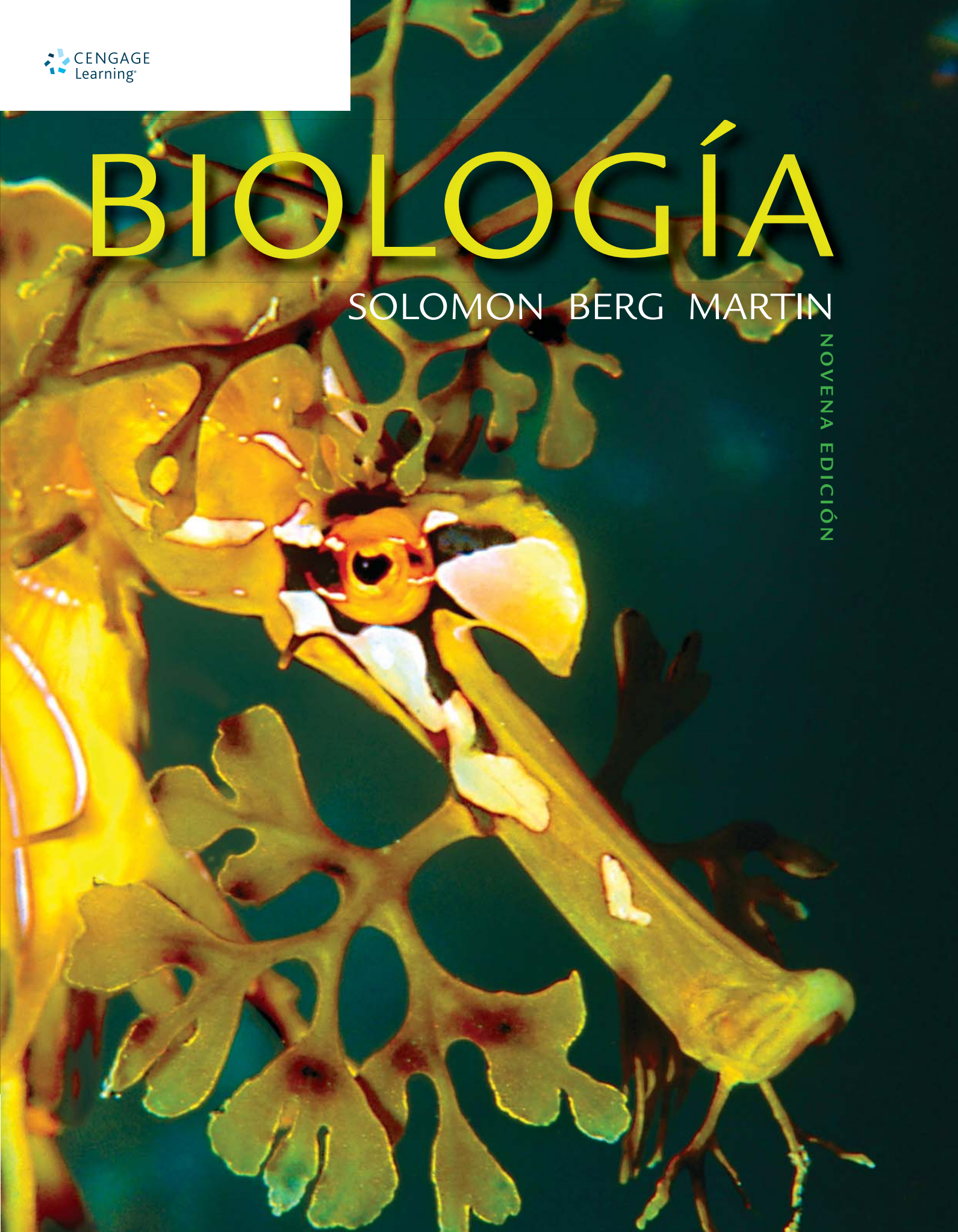
CENGAGE Learning

BIOLOGÍA

SOLOMON BERG MARTIN

NOVENA EDICIÓN



booksmedicos.org

Biología

NOVENA EDICIÓN

ELDRA P. SOLOMON

afiliaciones anteriores:

University of South Florida, Tampa

Hillsborough Community College

LINDA R. BERG

afiliaciones anteriores:

University of Maryland, College Park

St. Petersburg College

DIANA W. MARTIN

Rutgers University

Traducción

Ana Elizabeth García Hernández

Hugo Villagómez Velázquez

Jorge Humberto Romo Muñoz

Víctor Campos Olguín

Revisión técnica

Dra. Yazmín Nieves-Jiménez

Catedrática e Investigadora Científica
Universidad de Puerto Rico
Recinto de Río Piedras

Lic. Rocío Cárdenas Romero

Licenciada en Biología y Química, Universidad Libre de Colombia
Especialista en metodología de la educación, Universidad de Sao Paulo
Aspirante al título de Magister en Edición digital de la Universidad de Alcalá

Lic. Pablo S. Salomón

Diplomado Superior en Enseñanza de las Ciencias por la
Facultad Latinoamericana de Ciencias Sociales sede académica Argentina (FLACSO/Argentina)
Licenciado en Ciencias Biológicas por la Universidad de Buenos Aires (UBA).

CENGAGE Learning®

Australia • Brasil • Corea • España • Estados Unidos • Japón • México • Reino Unido • Singapur

CENGAGE Learning®

Biología
Novena edición
Eldra P. Solomon/Linda R. Berg/
Diana W. Martin

Presidente de Cengage Learning Latinoamérica:
Fernando Valenzuela Migoya

Director Editorial, de Producción y de Plataformas Digitales para Latinoamérica:
Ricardo H. Rodríguez

Gerente de Procesos para Latinoamérica:
Claudia Islas Licona

Gerente de Manufactura para Latinoamérica:
Raúl D. Zendejas Espejel

Gerente Editorial de Contenidos en Español:
Pilar Hernández Santamarina

Gerente de Proyectos Especiales:
Luciana Rabuffetti

Coordinador de Manufactura:
Rafael Pérez González

Editores:
Sergio R. Cervantes González
Timoteo Eliosa García

Diseño de portada:
John Walker

Imagen de portada:
Dragon frondoso de mar (*Phycodurus eques*) en el oceáno Antártico; Michael Aw/Getty Images

Composición tipográfica:
Ediciones OVA

© D.R. 2013 por Cengage Learning Editores, S.A. de C.V., una Compañía de Cengage Learning, Inc.
Corporativo Santa Fe
Av. Santa Fe núm. 505, piso 12
Col. Cruz Manca, Santa Fe
C.P. 05349, México, D.F.
Cengage Learning® es una marca registrada usada bajo permiso.

DERECHOS RESERVADOS. Ninguna parte de este trabajo amparado por la Ley Federal del Derecho de Autor, podrá ser reproducida, transmitida, almacenada o utilizada en cualquier forma o por cualquier medio, ya sea gráfico, electrónico o mecánico, incluyendo, pero sin limitarse a lo siguiente: fotocopiado, reproducción, escaneo, digitalización, grabación en audio, distribución en Internet, distribución en redes de información o almacenamiento y recopilación en sistemas de información a excepción de lo permitido en el Capítulo III, Artículo 27 de la Ley Federal del Derecho de Autor, sin el consentimiento por escrito de la Editorial.

Traducido del libro
Biology, Ninth Edition.
Eldra P. Solomon/Linda R. Berg/Diana W. Martin
Publicado en inglés por Brooks/Cole,
una compañía de Cengage Learning © 2011
ISBN: 978-0-538-74125-5

Datos para catalogación bibliográfica:
Solomon, Eldra P., Linda R. Berg y Diana W. Martin
Biología, *Novena edición*
ISBN: 978-607-481-934-2

Visite nuestro sitio en:
http://latinoamerica.cengage.com

Impreso en México
1 2 3 4 5 6 7 15 14 13 12

DEDICATORIA

A nuestras familias, amigos y compañeros que nos han regalado desinteresadamente su cariño, apoyo, conocimientos y tiempo durante la elaboración de esta novena edición de *Biología*.

*Espec*ialmente a
Freda, Kathleen, Mical, Amy y Belicia
Alan y Jeniffer
Chuck y Margaret

ACERCA DE LAS AUTORAS

ELDRA P. SOLOMON ha escrito varios libros de texto destacados a nivel universitario de biología, anatomía humana y fisiología. Sus libros han sido traducidos a más de 10 idiomas. La Dra. Solomon obtuvo la Maestría en Ciencias por la Universidad de Florida y la Maestría en Administración, así como el Doctorado, de la Universidad del Sur de la Florida. Ha sido profesora de biología y enfermería durante más de 20 años.

Además de ser bióloga y autora científica, la Dra. Solomon es psicóloga con un interés especial en la neurofisiología de experiencias traumáticas. Su investigación se ha centrado en los efectos neurológicos, endocrinos y psicológicos de traumas, incluyendo el trastorno del estrés postraumático y desarrollo de estrategias para manejos mal adaptados.

La Dra. Solomon ha presentado su trabajo de investigación en numerosas conferencias nacionales e internacionales, y sus obras han aparecido en las principales publicaciones profesionales. La Dra. Solomon ha sido citada en más de 30 ocasiones en importantes ediciones , incluyendo *Who's Who in America, Who's Who in Science and Engineering, Who's Who in Medicine and Healthcare, Who's Who in American Education, Who's Who of American Women* y *Who's Who in the World.*

LINDA R. BERG es profesora y autora de libros de texto galardonada. Es licenciada en Educación científica, y realizó su Maestría en Ciencias en botánica y el Doctorado en filosofía vegetal en la Universidad de Maryland. Su investigación se ha enfocado hacia las implicaciones evolutivas de las rutas de biosíntesis de esteroides en diversos organismos.

La Dra. Berg ha sido profesora en el Colegio Universitario Park de la Universidad de Maryland durante 17 años y en el Colegio Universitario de San Petersburg en Florida durante 8 años. En su carrera, ha impartido cursos de introducción a la biología, botánica y ciencias ambientales a miles de estudiantes. En la Universidad de Maryland recibió numerosos premios de excelencia educativa y de servicio. La Dra. Berg también ha recibido múltiples premios regionales y nacionales, incluyendo el Premio de la Sociedad Nacional de profesores a la innovación de la enseñanza científica en la Universidad, el premio por servicios a estudiantes discapacitados en el área de la capital de la nación, así como el Premio de la Academia de Ciencias de Washington por la enseñanza de ciencias de la Universidad.

Durante su carrera profesional como escritora científica profesional, la Dra. Berg ha sido la autora o coautora de varios e importantes textos científicos universitarios. Su escritura refleja su estilo de enseñanza y su amor por la ciencia.

DIANA W. MARTIN es la directora de la sección de Biología General de la División de ciencias de la vida de la Universidad de Rutgers, en el plantel de New Brunswick. Realizó su Maestría en ciencias en la Universidad Estatal de Florida, donde estudió los cromosomas de especies vegetales relacionadas entre sí para comprender sus relaciones evolutivas. Obtuvo el Doctorado en la Universidad de Texas en Austin, donde estudió la genética de la mosca de la fruta, *Drosophila melanogaster* y, a continuación, realizó su investigación posdoctoral en la Universidad de Princeton. Ha enseñado biología general y otros cursos en la Universidad de Rutgers durante más de 25 años y ha participado en la escritura de libros de texto desde 1988. Se siente inmensamente feliz de que su decisión de estudiar biología en la universidad haya dado lugar a una carrera que le ha permitido encontrar muchas formas de compartir su emoción sobre cualquier aspecto de la biología.

Contenido abreviado

Prefacio xxv

Al estudiante xxxi

Parte 1 LA ORGANIZACIÓN DE LA VIDA 1

1 Una visión de la vida 1

2 Átomos y moléculas: La base química de la vida 26

3 La química de la vida: Compuestos orgánicos 46

4 Organización de la célula 74

5 Membranas biológicas 106

6 Comunicación celular 134

Parte 2 TRANSFERENCIA DE ENERGÍA A TRAVÉS DE SISTEMAS VIVOS 154

7 Energía y metabolismo 154

8 ¿Cómo producen ATP las células? Rutas de liberación de energía 172

9 Fotosíntesis: captura de energía luminosa 193

Parte 3 LA CONTINUIDAD DE LA VIDA: GENÉTICA 213

10 Cromosomas, mitosis y meiosis 213

11 Los principios básicos de la herencia 237

12 ADN: Molécula portadora de la información genética 263

13 Expresión génica 282

14 Regulación génica 307

15 Tecnología ADN y genómica 323

16 Genética humana y el genoma humano 347

17 Genética del desarrollo 369

Parte 4 LA CONTINUIDAD DE LA VIDA: EVOLUCIÓN 391

18 Introducción a la evolución darwiniana 391

19 Cambio evolutivo en poblaciones 411

20 Especiación y macroevolución 426

21 El origen e historia evolutiva de la vida 446

22 La evolución de los primates 465

Parte 5 LA DIVERSIDAD DE LA VIDA 481

23 Comprensión de la diversidad: sistemática 481

24 Virus y agentes subvirales 501

25 Bacterias y arqueas 517

26 Protistas 537

27 Plantas sin semillas 561

28 Plantas con semillas 582

29 Los hongos 601

30 Introducción a la diversidad animal 626

31 Esponjas, cnidarios, ctenóforos y protóstomos 640

32 Los deuteróstomos 675

Parte 6 ESTRUCTURA Y PROCESOS VITALES EN PLANTAS 708

33 Estructura, crecimiento y desarrollo vegetal 708

34 Estructura y función de la hoja 728

35 Estructura y transporte en el tallo 744

36 Raíces y nutrición mineral 761

37 Reproducción en plantas con flores 781

38 Respuestas de desarrollo en plantas a señales externas e internas 803

Parte 7 ESTRUCTURA Y PROCESOS VITALES EN ANIMALES 821

39 Estructura y función animal. Una introducción 821

40 Protección, sostén y movimiento 842

41 Señalización neuronal 860

42 Regulación neuronal 882

43 Sistemas sensoriales 911

44 Transporte interno 937

45 El sistema inmunológico: Defensa interna 963

46 Intercambio de gases 993

47 Procesamiento de alimentos y nutrición 1012

48 Osmorregulación y desecho de residuos metabólicos 1034

49 Regulación endocrina 1052

50 Reproducción 1077

51 Desarrollo animal 1106

52 Comportamiento animal 1127

Parte 8 LAS INTERACCIONES DE LA VIDA: ECOLOGÍA 1153

53 Introducción a la ecología: Ecología de poblaciones 1153

54 Ecología de comunidades 1173

55 Ecosistemas y la biosfera 1196

56 Ecología y geografía de la vida 1218

57 Diversidad biológica y biología de la conservación 1242

Apéndice A Tabla periódica de los elementos A-1

Apéndice B Clasificación de los organismos A-2

Apéndice C Comprensión de términos biológicos A-6

Apéndice D Abreviaturas A-9

Apéndice E Respuestas a Evalúe su comprensión A-11

Glosario G-1

Índice I-1

Contenido

Parte 1 LA ORGANIZACIÓN DE LA VIDA 1

1 Una visión de la vida 1

Tres temas básicos 2

Características de la vida 2

Los organismos están compuestos por células 2
Los organismos crecen y se desarrollan 3
Los organismos regulan sus procesos metabólicos 3
Los organismos responden a estímulos 4
Los organismos se reproducen 4
Las poblaciones evolucionan y se adaptan al medio ambiente 5

Niveles de organización biológica 5

Los organismos presentan diferentes niveles de organización 6
Se pueden identificar varios niveles de organización ecológica 6

Transferencia de Información 6

El ADN transmite información de una generación a la siguiente 6
La información se transmite por señales químicas y eléctricas 8

La energía de la vida 8

Evolución: El concepto básico unificador en biología 10

Los biólogos utilizan un sistema binominal para nombrar a los organismos 11
La clasificación taxonómica es jerárquica 11
El árbol evolutivo de la vida incluye tres dominios y varios reinos 11
Las especies se adaptan en respuesta a cambios en el ambiente 14
La selección natural es un importante mecanismo por el cual la evolución sigue su curso 14
Las poblaciones evolucionan como resultado de presiones selectivas de los cambios en su entorno 15

El proceso de la ciencia 15

La ciencia requiere de procesos de pensamiento sistemáticos 16
Los científicos hacen observaciones cuidadosas y preguntas críticas 16
La oportunidad con frecuencia desempeña un papel en el descubrimiento científico 17
Una hipótesis es una afirmación comprobable 17
Muchas predicciones se pueden probar por experimentación 18
Los investigadores deben evitar el sesgo 19
Los científicos interpretan los resultados de los experimentos y obtienen conclusiones 19
Una teoría se apoya con la prueba de hipótesis 19
Muchas hipótesis no pueden ser probadas con experimentación directa 19
Los cambios de paradigma permiten nuevos descubrimientos 21
La biología sistémica integra diferentes niveles de información 21
La ciencia tiene dimensiones éticas 22

2 Átomos y moléculas: la base química de la vida 26

Elementos y átomos 27

Un átomo se identifica únicamente por su número de protones 27
La suma de protones y neutrones determina la masa atómica 28
Los isótopos de un elemento difieren en el número de neutrones 29
Los electrones se mueven en orbitales que corresponden a diferentes niveles de energía 30

Reacciones químicas 31

Los átomos forman compuestos y moléculas 31
Las fórmulas químicas simplificadas, moleculares, y estructurales dan información diferente 31
Un mol de cualquier sustancia contiene el mismo número de unidades 31
Las ecuaciones químicas describen reacciones químicas 32

Enlaces químicos 32

En los enlaces covalentes se comparten los electrones 32
Se forman enlaces iónicos entre los cationes y aniones 34
Los enlaces o puentes de hidrógeno son atracciones débiles 36
Las interacciones de van der Waals son fuerzas débiles 36

Reacciones redox 36

Agua 37

Los enlaces de hidrógeno se forman entre moléculas de agua 37
Las moléculas de agua interactúan con sustancias hidrófilas mediante enlaces de hidrógeno 38
El agua ayuda a mantener la temperatura estable 38

Ácidos, bases y sales 40

El pH es una medida conveniente de acidez 41
Los amortiguadores minimizan los cambios de pH 42
Un ácido y una base reaccionan para formar una sal 42

3 La química de la vida: compuestos orgánicos 46

Átomos de carbono y moléculas orgánicas 47

Los isómeros tienen la misma fórmula molecular pero diferente estructura 48

Los grupos funcionales modifican las propiedades de las moléculas orgánicas 48
Muchas moléculas biológicas son polímeros 51

Carbohidratos 51
Los monosacáridos son azúcares simples 52
Los disacáridos están formados por dos unidades de monosacáridos 53
Los polisacáridos pueden almacenar energía o servir de estructura 53
Algunos carbohidratos modificados y complejos tienen funciones especiales 55

Lípidos 56
Los triacilgliceroles (triglicéridos) se forman a partir de glicerol y tres ácidos grasos 57
Los ácidos grasos saturados e insaturados difieren en sus propiedades físicas 57
Los fosfolípidos son componentes de las membranas celulares 58
Los carotenoides y otros muchos pigmentos se derivan de unidades de isopreno 59
Los esteroides tienen cuatro anillos de átomos de carbono 59
Algunos mediadores químicos son lípidos 59

Proteínas 60
Los aminoácidos son las subunidades de las proteínas 60
Los aminoácidos están unidos por enlaces peptídicos 61
Las proteínas tienen cuatro niveles de organización 61
La secuencia de aminoácidos de una proteína determina su conformación 66

Ácidos nucleicos 68
Algunos nucleótidos son importantes en las transferencias de energía y en otras funciones celulares 68

Identificación de las moléculas biológicas 69

4 Organización de la célula 74

La célula: Unidad básica de la vida 75
La teoría celular es un concepto unificador en biología 75
La organización de todas las células es básicamente semejante 75
El tamaño celular es limitado 75
El tamaño y la forma de la célula se adaptan a la función 76

Métodos para estudiar las células 77
Los microscopios ópticos se utilizan para estudiar células teñidas o vivas 77
Los microscopios electrónicos proporcionan imágenes de alta resolución que se pueden ampliar enormemente 79
Los biólogos utilizan técnicas bioquímicas para estudiar los componentes de la célula 79

Células procariotas y eucariotas 81
Los orgánulos de células procariotas no están rodeados de membranas 81
Las membranas dividen a la célula eucariota en compartimentos 82

El núcleo de la célula 86

Orgánulos del citoplasma 89
Los ribosomas fabrican proteínas 89
El retículo endoplásmico es una red de membranas internas 89
El complejo de Golgi procesa, clasifica y modifica las proteínas 91
Los lisosomas son compartimentos para la digestión 93
Las vacuolas son grandes sacos llenos de fluido con diversas funciones 93
Los peroxisomas metabolizan compuestos orgánicos pequeños 93
Las mitocondrias y los cloroplastos son orgánulos que convierten la energía 94
Las mitocondrias producen ATP a través de la respiración celular 94
Los cloroplastos convierten la energía de la luz en energía química por medio de la fotosíntesis 96

El citoesqueleto 97
Los microtúbulos son cilindros huecos 97
Los centrosomas y los centriolos participan en la división celular 98
Los cilios y los flagelos están compuestos de microtúbulos 98
Los microfilamentos están compuestos de cadenas entrelazadas de actina 99
Los filamentos intermedios ayudan a estabilizar la forma de la célula 101

Moléculas que rodean las células o cubiertas celulares 101

5 Membranas biológicas 106

La estructura de las membranas biológicas 107
Los fosfolípidos forman bicapas en el agua 107
El modelo de mosaico fluido explica la estructura de membrana 108
Las membranas biológicas son fluidos bidimensionales 109
Las membranas biológicas se fusionan y forman vesículas cerradas 111
Las proteínas de membrana incluyen proteínas integrales y periféricas 111
Las proteínas están orientadas asimétricamente a través de la bicapa 113

Descripción de las funciones de las proteínas de membrana 114

Estructura y permeabilidad de la membrana celular 115
Las membranas biológicas constituyen una barrera para las moléculas polares 115
Las proteínas de transporte pasan las moléculas de un lado a otro de las membranas 115

Transporte pasivo 116
La difusión se produce por un gradiente de concentración 116
La ósmosis es la difusión de agua a través de una membrana semipermeable 117
La difusión facilitada se realiza a favor de un gradiente de concentración 119

Transporte activo 121
El sistema de transporte activo "bombea" sustancias contra sus gradientes de concentración 121
Las proteínas transportadoras pueden transportar uno o dos solutos 123

Los sistemas de cotransporte proporcionan energía indirectamente para el transporte activo 123

Exocitosis y endocitosis 123

En la exocitosis, las vesículas exportan grandes moléculas 123

En la endocitosis, la célula importa materiales 125

Uniones celulares 127

Las uniones de anclaje conectan las células de una lámina epitelial 127

Las uniones estrechas sellan los espacios intercelulares entre algunas células animales 128

Las uniones en hendidura permiten la transferencia de pequeñas moléculas y iones 129

Los plasmodesmos le permiten a ciertas moléculas y iones moverse entre las células vegetales 129

6 Comunicación celular 134

Comunicación celular: Resumen general 135

Envío de señales 136

Recepción de señales 137

Las células regulan la recepción 138

En la superficie celular hay tres tipos de receptores 139

Algunos receptores se localizan dentro de la célula 141

Transducción de señal 141

Las moléculas de señalización pueden actuar como interruptores moleculares 141

Los receptores acoplados a canal iónico abren o cierran canales 141

Los receptores acoplados a proteínas G inician la transducción de señal 142

Los segundos mensajeros son agentes de señalización intracelulares 143

Muchos receptores acoplados a enzima activan proteínas quinasa para rutas de señalización 146

Muchos receptores intracelulares activados son factores de transcripción 147

Las proteínas de andamiaje aumentan la eficiencia 147

Las señales pueden ser transmitidas en varias direcciones 147

Respuestas a las señales 147

Las rutas Ras implican a los receptores tirosina quinasa y a las proteínas G 148

La respuesta a una señal es amplificada 148

Las señales deben terminar 149

Evolución de la comunicación celular 150

Parte 2 TRANSFERENCIA DE ENERGÍA A TRAVÉS DE SISTEMAS VIVOS 154

7 Energía y metabolismo 154

Trabajo biológico 155

Los organismos realizan conversiones entre energía potencial y energía cinética 155

Las leyes de la termodinámica 155

La energía total en el universo no cambia 155

La entropía del universo es creciente 156

Energía y metabolismo 156

La entalpía es la energía potencial total de un sistema 157

La energía libre está disponible para realizar trabajo celular 157

Las reacciones químicas implican cambios en la energía libre 157

La energía libre disminuye durante una reacción exergónica 157

La energía libre se incrementa durante una reacción endergónica 157

La difusión es un proceso exergónico 158

Los cambios en la energía libre dependen de la concentración de reactivos y productos 158

Las células impulsan reacciones endergónicas acoplándolas a reacciones exergónicas 158

ATP, la moneda energética de la célula 159

El ATP cede energía mediante la transferencia de un grupo fosfato 160

El ATP acopla reacciones exergónicas y endergónicas 160

La célula mantiene una muy alta proporción de ATP a ADP 160

Transferencia de energía en reacciones redox 161

La mayoría de los transportadores de electrones transfieren átomos de hidrógeno 161

Enzimas 162

Todas las reacciones requieren de energía de activación 162

Una enzima disminuye la energía de activación de una reacción 163

Una enzima funciona formando un complejo enzima-sustrato 163

Las enzimas son específicas 164

Muchas enzimas requieren cofactores 164

Las enzimas son más efectivas en condiciones óptimas 165

Las enzimas se organizan en equipos en las rutas metabólicas 166

La célula regula la actividad enzimática 166

Las enzimas son inhibidas por ciertos agentes químicos 168

Algunos fármacos son inhibidores enzimáticos 168

8 ¿Cómo producen ATP las células? Rutas de liberación de energía 172

Reacciones redox 173

Las cuatro etapas de la respiración aeróbica 173

En la glucólisis, la glucosa produce dos piruvatos 175

El piruvato se convierte en acetil CoA 177

El ciclo del ácido cítrico oxida la acetil CoA 177

La cadena de transporte de electrones está acoplada a la síntesis de ATP 177

Preguntas acerca de: Transporte de electrones y calor 183

La respiración aeróbica de una molécula de glucosa produce un máximo de 36 a 38 ATP 184

Las células regulan la respiración aeróbica 186

Producción de energía a partir de nutrientes diferentes a la glucosa 186

Respiración anaeróbica y fermentación 187

La fermentación alcohólica y la fermentación del lactato son ineficientes 188

9 Fotosíntesis: captura de energía luminosa 193

Luz y fotosíntesis 194

Cloroplastos 195

La clorofila se localiza en la membrana del tilacoide 195

La clorofila es el principal pigmento fotosintético 196

Resumen general de fotosíntesis 198

El ATP y el NADPH son productos de las reacciones dependientes de luz: Un resumen general 198

Los carbohidratos se producen durante las reacciones de fijación de carbono: Una descripción 199

Reacciones dependientes de luz 199

Los fotosistemas I y II consisten en un centro de reacción y de múltiples complejos antena 200

El transporte acíclico de electrones produce ATP y NADPH 200

El transporte cíclico de electrones produce ATP pero no NADPH 202

La síntesis de ATP ocurre por quimiosmosis 202

Reacciones de fijación de carbono 204

La mayoría de las plantas utilizan el ciclo de Calvin para fijar el carbono 204

La fotorrespiración reduce la eficiencia fotosintética 206

La etapa inicial de la fijación del carbono difiere en las plantas C_4 y en las plantas CAM 206

Las plantas CAM fijan el CO_2 durante la noche 207

Diversidad metabólica 208

Fotosíntesis en plantas y en el ambiente 209

Parte 3 LA CONTINUIDAD DE LA VIDA: GENÉTICA 213

10 Cromosomas, mitosis y meiosis 213

Cromosomas eucariotas 214

El ADN está organizado en unidades de información llamadas genes 214

El ADN se condensa en forma altamente organizada en los cromosomas 214

El número de cromosomas y el contenido de información difieren entre las especies 215

Ciclo celular y mitosis 217

Los cromosomas se duplican durante la interfase 217

Los cromosomas duplicados se hacen visibles al microscopio durante la profase 218

La prometafase inicia cuando se rompe la envoltura nuclear 220

Durante la metafase los cromosomas duplicados se alinean sobre el plano medio 220

Durante la anafase, los cromosomas se mueven hacia los polos 221

Durante la telofase, se forman dos núcleos separados 221

La citocinesis forma dos células hijas separadas 222

La mitosis produce dos células genéticamente idénticas a la célula parental 222

Sin núcleos, las procariotas se dividen por fisión binaria 222

Regulación del ciclo celular 223

Reproducción sexual y meiosis 225

La meiosis produce células haploides con combinaciones genéticas únicas 227

La profase I incluye sinapsis y entrecruzamiento 230

Durante la meiosis I, los cromosomas homólogos se separan 231

Las cromátidas se separan en la meiosis II 231

La mitosis y la meiosis conducen a resultados contrarios 231

Ciclos de vida sexuales 233

11 Los principios básicos de la herencia 237

Principios de Mendel sobre la herencia 238

Los alelos se separan antes de que se formen los gametos: principio de segregación 241

Los alelos ocupan lugares correspondientes en los cromosomas homólogos 242

Un cruzamiento monohíbrido implica individuos con diferentes alelos de un locus dado 242

Cruzamiento dihíbrido implica a individuos que tienen diferentes alelos en dos loci 245

Los alelos sobre cromosomas no homólogos están aleatoriamente distribuidos en los gametos: el principio de transmisión independiente 245

El reconocimiento del trabajo de Mendel se dio a principios del siglo XX 246

Uso de probabilidad para predecir la herencia mendeliana 247

Preguntas acerca de: Resolución de Problemas Genéticos 248

Las reglas de la probabilidad se pueden aplicar a diferentes cálculos 248

Herencia y cromosomas 249

Los genes ligados no se transmiten independientemente 249

Cálculo de la frecuencia de entrecruzamiento que revela el orden lineal de los genes ligados a un cromosoma 250

Generalmente, el sexo se determina por cromosomas sexuales 251

Extensiones de la genética mendeliana 255

La dominancia no siempre es completa 255

En una población pueden existir múltiples alelos para un locus 256

Un solo gen puede afectar múltiples aspectos del fenotipo 257

Los alelos de diferentes loci pueden interactuar para producir un fenotipo 257

En la herencia poligénica, el descendiente muestra una variación continua en los fenotipos 257
Los genes interactúan con el ambiente para formar al fenotipo 258

12 ADN: Molécula portadora de la información genética 263

Evidencias del ADN como el material hereditario 264
El ADN es el principio de transformación en las bacterias 264
El ADN es el material genético en ciertos virus 265

La estructura del ADN 265
Los nucleótidos pueden unirse covalentemente en cualquier orden para formar polímeros largos 267
El ADN está formado por dos cadenas de polinucleótidos entrelazadas para formar una doble hélice 268
En la doble cadena del ADN, los enlaces de hidrógeno se forman entre A y T y entre G y C 269

Replicación del ADN 271
Meselson y Stahl comprobaron el mecanismo de la replicación semiconservativa 271
La replicación semiconservativa explica la perpetuación de las mutaciones 272
La replicación del ADN requiere de una "maquinaria" proteínica 273
Las enzimas revisan y reparan los errores en el ADN 276
Los telómeros del cromosoma eucariota protegen los extremos 277

13 Expresión génica 282

Descubrimiento de la relación gen-proteína 283
Beadle y Tatum propusieron la hipótesis un gen-una enzima 283

Flujo de información del ADN a la proteína: un resumen general 285
El ADN se transcribe para formar ARN 285
El ARN se traduce para formar un polipéptido 285
En la década de 1960 los biólogos descifraron el código genético 287
El código genético es virtualmente universal 288
El código genético es redundante 288

Transcripción 288
La síntesis de ARNm incluye iniciación, elongación y terminación 289
El ARN mensajero contiene secuencias de bases que no codifican directamente a la proteína 290
El ARNm eucariota se modifica después de la transcripción y antes de la traducción 291

Traducción 293
Un aminoácido se une al ARNt antes de su incorporación en un polipéptido 293
Los componentes de la maquinaria de traducción se unen en los ribosomas 294
La traducción empieza con la formación de un complejo de iniciación 294
Durante la elongación, se agregan aminoácidos a la cadena polipeptídica en crecimiento 295
Uno de los tres codones de parada indica la terminación de la traducción 296

Variaciones en la expresión génica 297
En las bacterias, la transcripción y la traducción están acopladas 297
Los biólogos discuten la evolución de la estructura del gen eucariota 298
Varios tipos de ARN eucariota tienen una función en la expresión génica 298
La definición de gen ha evolucionado conforme los biólogos han aprendido más acerca de ellos 300
La dirección usual de flujo de información tiene excepciones 300

Mutaciones 300
Las mutaciones por cambio de un par de bases, resultan del reemplazo de un par de base por otro 301
Las mutaciones con cambio del marco de lectura resultan de la inserción o eliminación de pares de bases 301
Algunas mutaciones implican elementos genéticos móviles 303
Las mutaciones tienen varias causas 303

14 Regulación génica 307

Regulación génica en bacterias y eucariotas: una visión general 308

Regulación génica en las bacterias 309
Los operones en las bacterias facilitan el control coordinado de genes relacionados funcionalmente 309
Alguna regulación postranscripcional se produce en las bacterias 313

Regulación génica en las células eucariotas 314
La transcripción eucariota se controla en muchos sitios y por muchas moléculas reguladoras 315
Los ARNm de las eucariotas tienen muchos tipos de control postranscripcional 319
Las modificaciones químicas postraduccionales pueden alterar la actividad de las proteínas eucariotas 320

15 Tecnología ADN y genómica 323

Clonación del ADN 324
Las enzimas de restricción son "tijeras moleculares" 324
El ADN recombinante se forma cuando el ADN está empalmado en un vector 324
El ADN puede ser clonado en el interior de las células 326
Una biblioteca de ADNc es complementaria al ARNm y no contiene intrones 329
La reacción en cadena de la polimerasa amplifica el ADN in vitro 329

Análisis del ADN 331
La electroforesis en gel se emplea para separar macromoléculas 331
La transferencia de ADN, ARN y proteínas permite identificar fragmentos específicos 331
Los polimorfismos de longitud de los fragmentos de restricción son una medida de las relaciones genéticas 331
Métodos que se han creado para secuenciar rápidamente el ADN 333

Genómica 335
La identificación de genes codificantes de proteínas es útil en la investigación y en aplicaciones médicas 336
Una manera de estudiar la función génica es silenciar los genes uno a la vez 336
Los microarreglos de ADN son una poderosa herramienta para estudiar la expresión génica 336
El Proyecto Genoma Humano motivó estudios de secuenciación del genoma para otras especies 338
Han surgido varios campos científicos: bioinformática, farmacogenética y proteómica 338

Aplicaciones de tecnologías del ADN 339
La tecnología del ADN ha revolucionado la medicina 339
La impronta de ADN tiene numerosas aplicaciones 340
Los organismos transgénicos tienen ADN ajeno incorporado en sus células 340

La tecnología del ADN ha originado preocupaciones por la seguridad 343

16 Genética humana y el genoma humano 347

Estudio de la genética humana 348
Los cromosomas humanos se estudian mediante el cariotipo 348
La genealogía familiar ayuda a identificar ciertas condiciones heredadas 349
En el Proyecto Genoma Humano se secuenció el ADN de todos los cromosomas humanos 349
La genómica comparativa ha revelado varios centenares de segmentos de ADN idénticos en los genomas humano y de ratón 351
Los investigadores utilizan los ratones como organismos modelo para estudiar enfermedades genéticas humanas 351

Anomalías en el número y la estructura cromosómicos 351
El síndrome de Down está causado normalmente por la trisomía 21 352
La mayoría de las aneuploidías de cromosomas sexuales son menos severas que las aneuploidías autosómicas 354
Las anomalías en la estructura cromosómica causan ciertos desórdenes 355
La impronta genómica está determinada por si la herencia es del progenitor macho o hembra 356

Enfermedades genéticas causadas por mutaciones de genes individuales 358
Muchas enfermedades genéticas se heredan como rasgos autosómicos recesivos 358
Algunas enfermedades genéticas se heredan como rasgos autosómicos dominantes 360
Algunas enfermedades genéticas se heredan como rasgos recesivos ligados al cromosoma X 361

Terapia génica 361
Los programas de terapia génica se examinan cuidadosamente 361

Pruebas genéticas y consejería 362
El diagnóstico prenatal detecta anomalías cromosómicas y defectos génicos 362
El cribado genético para buscar genotipos o cariotipos 364
Los consejeros genéticos educan a la gente respecto a las enfermedades genéticas 364

Genética humana, sociedad y ética 365
La discriminación genética provoca un acalorado debate 365
Se deben tratar muchas cuestiones éticas relacionadas con la genética humana 366

17 Genética del desarrollo 369

Diferenciación celular y equivalencia nuclear 370
La mayoría de las diferencias celulares se deben a una expresión génica diferencial 370
Un núcleo totipotente contiene todas las instrucciones para el desarrollo 372
El primer mamífero clonado fue una oveja 373
Las células madre se dividen y conducen a células diferenciadas 373

El control genético del desarrollo 375
Una variedad de organismos modelo proporcionan claves sobre los procesos biológicos básicos 376
Muchos genes que controlan el desarrollo se han identificado en la mosca de la fruta 376
Caenorhabditis elegans tiene un patrón de desarrollo relativamente rígido 381
El ratón es un modelo para el desarrollo en mamíferos 384
La *Arabidopsis* es un modelo para el estudio del desarrollo en plantas, incluidos los factores de transcripción 386

Cáncer y desarrollo celular 387

Parte 4 LA CONTINUIDAD DE LA VIDA: EVOLUCIÓN 391

18 Introducción a la evolución darwiniana 391

¿Qué es evolución? 392

Ideas predarwinianas acerca de la evolución 392

Darwin y la evolución 393
Darwin propuso que la evolución ocurría mediante selección natural 395
La síntesis moderna combina la teoría de Darwin con la genética 395
Los biólogos estudian el efecto del azar sobre la evolución 396

Evidencia de la evolución 397
El registro fósil proporciona fuerte evidencia de la evolución 397
La distribución de plantas y animales apoyan la evolución 400
La anatomía comparada de especies relacionadas demuestra semejanzas en sus estructuras 402
Las comparaciones moleculares entre organismos proporcionan evidencia de la evolución 404
La biología del desarrollo ayuda a revelar patrones evolutivos 406
Las hipótesis evolutivas se ponen a prueba experimentalmente 407

19 Cambio evolutivo en poblaciones 411

Genotipo, fenotipo y frecuencias alélicas 412

El principio de Hardy-Weinberg 412

El equilibrio genético ocurre si se satisfacen ciertas condiciones 414

Los grupos sanguíneos humanos MN son una valiosa ilustración del principio de Hardy-Weinberg 414

Microevolución 415

El apareamiento no aleatorio cambia las frecuencias genotípicas 415

Las mutaciones aumentan la variación dentro de una población 416

En la deriva genética, los eventos aleatorios cambian las frecuencias alélicas 416

El flujo genético suele aumentar la variación dentro de una población 417

La selección natural cambia las frecuencias alélicas en una forma que aumenta la adaptación 417

Variación genética en poblaciones 420

El polimorfismo genético puede estudiarse en varias formas 420

El polimorfismo equilibrado existe durante largos períodos 420

La variación neutra puede no brindar ventaja o desventaja selectiva 422

Las poblaciones en diferentes áreas geográficas con frecuencia muestran adaptaciones genéticas a ambientes locales 422

20 Especiación y macroevolución 426

¿Qué es una especie? 427

El concepto de especie biológica se basa en el aislamiento reproductivo 427

El concepto de especie filogenética define las especies con base en evidencia como la secuenciación molecular 427

Aislamiento reproductivo 428

Las barreras precigóticas interfieren con la fecundación 428

Las barreras postcigóticas evitan el flujo genético cuando ocurre fecundación 430

Los biólogos descubren genes responsables de los mecanismos de aislamiento reproductivo 430

Especiación 430

El prolongado aislamiento físico y las diferentes presiones selectivas resultan en especiación alopátrica 432

Dos poblaciones divergen en la misma ubicación física mediante especiación simpátrica 434

El estudio de las zonas híbridas ha hecho importantes aportaciones a lo que se sabe acerca de la especiación 437

La tasa de cambio evolutivo 438

Macroevolución 439

Las novedades evolutivas se originan mediante modificaciones de las estructuras preexistentes 440

La radiación adaptativa es la diversificación de una especie ancestral en muchas especies 441

La extinción es un importante aspecto de la evolución 441

¿La microevolución se relaciona con la especiación y la macroevolución? 442

21 El origen e historia evolutiva de la vida 446

Evolución química de la tierra primigenia 447

En la Tierra primitiva se formaron las moléculas orgánicas 448

Las primeras células 449

El origen de un metabolismo simple dentro de una frontera membranosa pudo ocurrir temprano en la evolución de las células 449

La reproducción molecular fue un paso crucial en el origen de las células 450

La evolución biológica comenzó con las primeras células 451

Es probable que las primeras células fueran heterótrofas 452

Los aerobios aparecieron después de que el oxígeno aumentó en la atmósfera 453

Las células eucariotas descendieron de las células procariotas 453

La historia de la vida 455

Rocas del período Ediacárico contienen fósiles de células y animales simples 455

Una diversidad de organismos evolucionó durante la era Paleozoica 455

Dinosaurios y otros reptiles dominaron la era Mesozoica 458

La era Cenozoica es la era de los mamíferos 461

22 La evolución de los primates 465

Adaptaciones primates 466

Clasificación de los primates 467

El suborden Anthropoidea incluye monos, simios y humanos 467

Los simios son los parientes vivos más cercanos de los humanos 469

Evolución homínina 471

Los primeros homíninos quizá vivieron hace 6 a 7 millones de años 472

Ardipithecus, *Australopithecus* y *Paranthropus* son australopitecinos, o "simios hombres del sur" 472

El *Homo habilis* es el miembro más antiguo del género *Homo* 474

El *Homo ergaster* quizás surgió a partir del *H. habilis* 474

El *Homo erectus* probablemente evolucionó a partir del *H. ergaster* 474

Los humanos arcaicos datan de hace aproximadamente 1.2 millones de años a 200,000 años 475

Los neandertales aparecieron hace aproximadamente 250,000 años 475

Preguntas acerca de: Los humanos más pequeños 476

Los científicos casi llegan a un consenso acerca del origen del *Homo sapiens* moderno 476

Cambio cultural 478

El desarrollo de la agricultura resultó en una fuente de alimento más confiable 478

La cultura humana ha tenido un profundo impacto sobre la biosfera 478

Parte 5 LA DIVERSIDAD DE LA VIDA 481

23 Comprensión de la diversidad: sistemática 481

Clasificación de los organismos 482
Los organismos se nombran usando un sistema binomial 482
Cada nivel taxonómico es más general que el que está abajo de él 483

Determinación de las principales ramas en el árbol de la vida 483
La sistemática es una ciencia en evolución 483
Los tres dominios forman las tres ramas principales del árbol de la vida 485
Algunos biólogos se alejan de las categorías de Linneo 486
Los árboles filogenéticos muestran hipótesis de relaciones evolutivas 486
Los sistemáticos todavía consideran otras hipótesis 487

Reconstrucción de la historia evolutiva 488
Las estructuras homólogas son importantes para determinar las relaciones evolutivas 489
Los caracteres derivados compartidos proporcionan pistas acerca de la filogenia 489
Los biólogos eligen con cuidado los criterios taxonómicos 489
Las homologías moleculares ayudan a aclarar la filogenia 490
Los taxones se agrupan con base en sus relaciones evolutivas 491

Construcción de árboles filogenéticos 493
El análisis de grupos externos se usa para construir e interpretar cladogramas 493
Un cladograma se construye al considerar caracteres derivados compartidos 494
En un cladograma, cada punto de ramificación representa un gran paso evolutivo 494
Los sistemáticos usan los principios de parsimonia y máxima probabilidad para tomar decisiones 496

24 Virus y agentes subvirales 501

Categoría y estructura de los virus 502
Los virus son muy pequeños 502
Un virus consiste de ácido nucleico rodeado por un recubrimiento proteico 502
El cápside es un recubrimiento proteico protector 502
Algunos virus están rodeados por una envoltura 503

Clasificación de los virus 504

Replicación viral 504
Los bacteriófagos infectan bacterias 505
Los virus se replican dentro de las células huésped 505

Enfermedades virales 506
Los virus causan severas enfermedades en las plantas 506
Los virus causan enfermedades severas en los animales 507

Preguntas acerca de: Influenza y otras enfermedades emergentes 509

Evolución de los virus 512

Agentes subvirales 513
Los satélites dependen de virus auxiliares 513
Los viroides son los patógenos más pequeños conocidos 513
Los priones son partículas proteicas 513

25 Bacterias y arqueas 517

La estructura de bacterias y arqueas 518
Los procariotas tienen varias formas comunes 518
Las células procariotas no tienen organelos encerrados en membranas 518
Una pared celular protege a la mayoría de los procariotas 519
Algunas bacterias producen cápsulas o capas mucilaginosas 519
Algunos procariotas tienen fimbrias o pelos 519
Algunas bacterias sobreviven a condiciones desfavorables al formar endosporas 520
Muchos tipos de procariotas son móviles 520

Reproducción y evolución procariota 521
La reproducción rápida contribuye al éxito de los procariotas 522
Los procariotas transfieren información genética 522
La evolución procede rápidamente en las poblaciones bacteriales 523

Adaptaciones nutricionales y metabólicas 524
La mayoría de los procariotas requieren oxígeno 524
Algunos procariotas fijan y metabolizan nitrógeno 525

La filogenia de los dos dominios procariotas 525
Principales caracteres que distinguen los tres dominios 525
La taxonomía de arqueas y bacterias cambia continuamente 526
Muchas arqueas habitan ambientes hostiles 526
Las bacterias son los procariotas más familiares 527

Impacto sobre ecología, tecnología y comercio 530
Los procariotas forman relaciones íntimas con otros organismos 530
Los procariotas tienen papeles ecológicos clave 530
Los procariotas son importantes en muchos procesos comerciales y tecnológicos 531

Bacterias y enfermedades 532
Muchos científicos contribuyeron a la comprensión de las enfermedades infecciosas 532
Muchas adaptaciones contribuyen al éxito patógeno 532
La resistencia a los antibióticos es un gran problema de salud pública 534

26 Protistas 537

Diversidad en los protistas 538

¿Cómo evolucionaron los eucariotas? 539
Mitocondrias y cloroplastos probablemente se originaron a partir de endosimbiontes 539
Comienza a surgir un consenso acerca de la clasificación de eucariotas 539

Excavados 540
Los diplomonados son pequeños flagelados principalmente parásitos 542

Los parabasálidos son endosimbiontes anaerobios que viven en animales 542
Euglenoides y tripanosomas tienen especies tanto de vida libre como parásitas 543

Cromalveolados 544
La mayoría de los dinoflagelados son parte del plancton marino 545
Los apicomplejos son formadores de esporas que parasitan animales 545
Los ciliados usan cilios para locomoción 547
Los oomicetos producen células reproductoras biflageladas 548
Las diatomeas tienen conchas compuestas de dos partes 549
Las algas pardas son estramenópilos multicelulares 549
La mayoría de las algas doradas son biflagelados unicelulares 550

Rizarios 551
Los foraminíferos extienden proyecciones citoplásmicas que forman una red interconectada con forma de hilo 551
Los actinópodos proyectan axópodos delgados 552

Arqueplástidos 552
Las algas rojas no producen células mótiles 552
Las algas verdes comparten muchas semejanzas con las plantas terrestres 553

Unicontos 554
Los amebozoos son unicontos con seudópodos lobosos 555

27 Plantas sin semillas 561

Adaptaciones de las plantas a la vida sobre la tierra 562
El ciclo vital de las plantas alterna entre generaciones haploide y diploide 562
En la actualidad existen cuatro grupos principales de plantas 564

Briofitas 565
Los musgos gametofitos se diferencian en "hojas" y "tallos" 565
Las gametofitas hepáticas son o taloides o foliosas 567
Las gametofitas antoceros son plantas taloides poco notorias 570
Las briofitas se utilizan para estudios experimentales 570
Recapitulación: los detalles de la evolución briofita se basan en fósiles y en evidencia estructural y molecular 570

Plantas vasculares sin semillas 571
Los licopodios son plantas pequeñas con rizomas y cortas ramas erguidas 572
Los helechos son un grupo diverso de plantas vasculares que forman esporas 572

Preguntas acerca de: Plantas antiguas y formación de carbón 574
Algunos helechos y licopodios son heterosporos 576
Las plantas vasculares sin semillas se usan para estudios experimentales 578
Las plantas vasculares sin semillas surgieron hace más de 420 ma 578

28 Plantas con semillas 582

Introducción a las plantas con semillas 583

Gimnospermas 584
Las coníferas son plantas leñosas que producen semillas en conos 584
Las cícadas tienen conos de semillas y hojas compuestas 587
Ginkgo biloba es la única especie viva en este filo 587
Las gnetofitas incluyen tres géneros raros 588

Plantas con flores 589
Monocotiledóneas y eudicotiledóneas son las dos clases más grandes de plantas con flores 590
La reproducción sexual tiene lugar en las flores 591
El ciclo de vida de las plantas con flores incluye fecundación doble 592
Después de la fecundación se desarrollan semillas y frutos 594
Las plantas con flores tienen muchas adaptaciones que explican su éxito 594
La estructura floral ofrece comprensión acerca del proceso evolutivo 594

La evolución de las plantas con semillas 595
En años recientes se han realizado grandes avances en la comprensión de la evolución de las plantas con flores 595

29 Los hongos 601

Características de los hongos 602
Los hongos absorben alimento del ambiente 602
Los hongos tienen paredes celulares que contienen quitina 602
La mayoría de los hongos consisten en una red de filamentos 602

Reproducción fúngica 603
Muchos hongos se reproducen asexualmente 603
La mayoría de los hongos se reproduce sexualmente 604

Diversidad fúngica 605
Los hongos se asignan al clado opistoconto 605
Diversos grupos de hongos han evolucionado 605
Los quitridiomicetos tienen esporas flageladas 606
Los cigomicetos se reproducen sexualmente al formar cigosporas 607
Los microsporidios son un misterio taxonómico 609
Los glomeromicetos son simbiontes con raíces de plantas 609
Los ascomicetos se reproducen asexualmente al formar ascosporas 611
Los basidiomicetos se reproducen sexualmente mediante la formación de basidiosporas 612

Importancia ecológica de los hongos 615
Los hongos forman relaciones simbióticas con algunos animales 615
Las micorrizas son asociaciones simbióticas entre hongos y raíces de las plantas 617
Un liquen consta de dos componentes: un hongo y un fotoautótrofo 617

Repercusión económica, biológica y médica de los hongos 619
Los hongos proporcionan bebidas y alimentos 619
Los hongos son importantes para la biología y la medicina modernas 620
Los hongos se usan en biorremediación y para el control biológico de plagas 621

Algunos hongos causan enfermedades en humanos y otros animales 621
Los hongos causan muchas importantes enfermedades en las plantas 622

30 Introducción a la diversidad animal 626

Características animales 627

Adaptaciones al océano, al agua dulce y a los hábitats terrestres 627
Los hábitats marinos ofrecen muchas ventajas 627
Algunos animales están adaptados a hábitats de agua dulce 628
La vida en tierra requiere más adaptaciones 628

Evolución animal 629
La sistemática molecular ayuda a los biólogos a interpretar el registro fósil 629
Los biólogos plantean hipótesis acerca de la evolución del desarrollo 630

Reconstrucción de la filogenia animal 630
Los animales presentan dos tipos principales de simetría corporal 630
Los planes corporales animales están ligados al nivel de desarrollo de tejido 631
La mayoría de los animales bilaterales tienen una cavidad corporal recubierta con mesodermo 632
Los animales bilaterales forman dos clados principales con base en diferencias en el desarrollo 633
Los biólogos identificaron los principales clados animales con base en estructura, desarrollo y datos moleculares 633

31 Esponjas, cnidarios, ctenóforos y protóstomos 640

Esponjas, cnidarios y ctenóforos: animales con asimetría, simetría radial o simetría birradial 641
Las esponjas tienen coanocitos y otras células especializadas 641
Los cnidarios tienen células urticantes únicas 643
Las medusas peine tienen células adhesivas que atrapan presas 647

Los lophotrochozoa 648
Los gusanos planos son acelomados bilaterales 648
Los nemertinos se caracterizan por sus probóscides 651
Los moluscos tienen un pie muscular, masa visceral y manto 652
Los anélidos son gusanos segmentados 656
Los lofoforados se distinguen por un anillo ciliado de tentáculos 658
Los rotíferos tienen una corona de cilios 660

Los ecdysozoa 661
Los gusanos redondos son de gran importancia ecológica 661
Los artrópodos se caracterizan por apéndices articulados y un exoesqueleto de quitina 661

32 Los deuteróstomos 675

¿Qué son los deuteróstomos? 676

Equinodermos 676
Las estrellas pluma y los lirios de mar se alimentan por suspensión 678
Muchas estrellas de mar capturan presas 678
Estrellas cesta y estrellas quebradizas constituyen el grupo más grande de equinodermos 679
Erizos de mar y dólares de arena tienen espinas móviles 679
Los pepinos de mar son lentos animales alargados 679

Los cordados: características definitorias 680

Cordados invertebrados 681
Los tunicados son animales marinos comunes 681
Los anfioxos muestran claramente características de cordados 682
Los sistemáticos debaten la filogenia de los cordados 682

Introducción a los vertebrados 683
La columna vertebral es una característica derivada de los vertebrados 683
La taxonomía vertebrada es una obra en continua construcción 685

Peces sin mandíbulas 685

Evolución de mandíbulas y extremidades: peces con mandíbulas y anfibios 687
La mayoría de los peces cartilaginosos habitan ambientes marinos 687
Los peces con aletas radiadas dieron origen a los peces óseos modernos 689
Los descendientes de los peces pulmonados se mudan a tierra 690
Los anfibios fueron los primeros vertebrados terrestres exitosos 692

Amniotas 693
La comprensión de la filogenia amniota está cambiando 693
Los reptiles tienen muchas adaptaciones terrestres 694
Los reptiles existentes pueden asignarse a cinco grupos 695
Las tortugas tienen conchas protectoras 696
Lagartos y serpientes son los reptiles modernos más comunes 697
Las tuátaras superficialmente parecen lagartos 697
Los crocodilios tienen un cráneo alargado 697
¿Cómo se sabe que las aves son realmente dinosaurios? 697
Las aves modernas están adaptadas para el vuelo 699
Los mamíferos tienen pelo y glándulas mamarias 700
El descubrimiento de nuevos fósiles cambia la comprensión de la evolución temprana de los mamíferos 700
Los mamíferos modernos se asignan a tres subclases 701

Parte 6 ESTRUCTURA Y PROCESOS VITALES EN PLANTAS 708

33 Estructura, crecimiento y desarrollo vegetal 708

El cuerpo de la planta 709
El cuerpo de la planta consiste en células y tejidos 709
El sistema fundamental está compuesto de tres tejidos simples 709
El tejido vascular consiste en dos tejidos complejos 714
El tejido epidérmico consiste en dos tejidos complejos 717

Meristemas vegetales 718
El crecimiento primario tiene lugar en meristemas apicales 719
El crecimiento secundario tiene lugar en meristemas laterales 719

Desarrollo de forma 720
El plano y la simetría de la división celular afectan la forma de la planta 721
La orientación de las microfibrillas de celulosa afecta la dirección de la expansión celular 721
La diferenciación celular depende en parte de la ubicación de una célula 722
La morfogénesis ocurre a través de la formación de patrón 723

34 Estructura y función de la hoja 728

Forma y estructura de la hoja 729
La estructura de la hoja está adaptada para maximizar la absorción de luz 730

Apertura y cierre de estomas 734
La luz azul activa la apertura de las estomas 735
Factores adicionales afectan la apertura y el cierre de estomas 736

Transpiración y gutación 736
Algunas plantas exudan agua líquida 737

Abscisión foliar 738
En muchas hojas, la abscisión ocurre en una zona de abscisión cerca de la base del peciolo 738

Hojas modificadas 738
Las hojas modificadas de las plantas carnívoras capturan insectos 739

35 Estructura y transporte en el tallo 744

Crecimiento y estructura del tallo 745
Los tallos de las eudicotiledóneas y monocotiledóneas herbáceas difieren en estructura interna 745
Las plantas leñosas tienen tallos con crecimiento secundario 746

Transporte de agua 753

En el xilema se transportan agua y minerales 753
El movimiento del agua puede explicarse en el potencial hídrico, 754
De acuerdo con el modelo tensión-cohesión el agua es jalada arriba de un tallo 754
La presión en la raíz empuja el agua desde la raíz a lo largo de un tallo 756

Translocación de azúcar en disolución 756
El modelo presión-flujo explica la traslocación en floema 756

36 Raíces y nutrición mineral 761

Estructura y función de la raíz 762
Las raíces tienen caliptra y pelos radicales 762
La disposición de los tejidos vasculares distingue las raíces de eudicotiledóneas y monocotiledóneas herbáceas 763
Las plantas leñosas tienen raíces con crecimiento secundario 767
Algunas raíces están especializadas para funciones poco usuales 767

Asociaciones e interacciones de raíces 768
Las micorrizas facilitan la ingesta de minerales esenciales por parte de las raíces 770
Las bacterias rizobias fijan nitrógeno en las raíces de las plantas leguminosas 771

El ambiente del suelo 772
El suelo está compuesto de minerales inorgánicos, materia orgánica, aire y agua 773
Los organismos del suelo forman un ecosistema complejo 774
El pH del suelo afecta sus características y el crecimiento de las plantas 775
El suelo proporciona la mayoría de los minerales que se encuentran en las plantas 775
El suelo puede dañarse por el mal manejo de los humanos 776

37 Reproducción en plantas con flores 781

Ciclo de vida de las plantas con flores 782
Las flores se desarrollan en meristemas apicales 782
Cada parte de una flor tiene una función específica 782

Polinización 784
Muchas plantas tienen mecanismos que evitan la autopolinización 784
Las plantas con flores y sus animales polinizadores coevolucionaron 784
Algunas plantas con flores dependen del viento para dispersar polen 789

Fecundación y desarrollo de semilla/fruto 789
En las plantas con flores ocurre un proceso único de doble fecundación 789
El desarrollo embrionario en las semillas es ordenado y predecible 790
La semilla madura contiene una planta embrionaria y almacena materiales 790
Los frutos son ovarios maduros 793
La dispersión de semillas es sumamente variada 794

Germinación y crecimiento temprano 796
Algunas semillas no germinan de inmediato 796
Eudicotiledóneas y monocotiledóneas muestran patrones característicos de crecimiento temprano 797

Reproducción asexual en plantas con flores 797
La apomixis es la producción de semillas sin el proceso sexual 799

Comparación de las reproducciones sexual y asexual 799
La reproducción sexual tiene algunas desventajas 800

38 Respuestas de desarrollo en plantas a señales externas e internas 803

Tropismos 804

Hormonas vegetales y desarrollo 805
Las hormonas vegetales actúan por transducción de señales 805
Las auxinas promueven la elongación celular 807

Las giberelinas promueven la elongación del tallo 809
Las citoquininas promueven la división celular 810
El etileno promueve la abscisión y la maduración del fruto 810
El ácido abscísico promueve la latencia de semillas 811
Los brasinosteroides son hormonas esteroides vegetales 812
La identificación de una señal universal de promoción de flores sigue siendo difícil 812

Señales luminosas y desarrollo de las plantas 813
El fitocromo detecta la longitud del día 814
La competencia por la luz solar entre plantas que evitan la sombra implica al fitocromo 815
El fitocromo está implicado en otras respuestas a la luz, incluyendo la germinación 816
El fitocromo actúa por transducción de señales 816
La luz afecta los ritmos circadianos 816

Respuestas a herbívoros y patógenos 817
El ácido jasmónico activa varias defensas de las plantas 817
El salicilato de metilo puede inducir resistencia sistémica adquirida 818

Parte 7 ESTRUCTURA Y PROCESOS VITALES EN ANIMALES 821

39 Estructura y función animal. Una introducción 821

Tejidos, órganos y sistemas de órganos 822
Los tejidos epiteliales cubren el cuerpo y revisten sus cavidades 822
Los tejidos conectivos soportan otras estructuras del cuerpo 823
El tejido muscular está especializado para contraerse 828
El tejido nervioso controla los músculos y las glándulas 829
Los tejidos y los órganos forman los sistemas de órganos del cuerpo 830

Preguntas acerca de: Tejidos no deseados. Tipos de cáncer 831

Regulación del ambiente interno 834
Los sistemas de retroalimentación negativa restauran la homeostasis 834
En el cuerpo operan algunos sistemas de retroalimentación positiva 835

Termorregulación 835
Los ectotermos absorben calor de su entorno 836
Los endotermos obtienen calor de procesos metabólicos 836
Muchos animales se ajustan a cambios de temperatura desafiantes 837

40 Protección, sostén y movimiento 842

Revestimientos epiteliales 843
El epitelio de los invertebrados puede secretar una cutícula 843
La piel de los vertebrados funciona como protección y para regular la temperatura 843

Sistemas óseos 844
En los esqueletos hidrostáticos los fluidos corporales transmiten fuerza 844
Los moluscos y artrópodos poseen exoesqueletos no vivos 845
Los esqueletos internos son capaces de crecer 845
El esqueleto vertebrado tiene dos divisiones principales 846
Un hueso largo típico amplifica el movimiento generado por los músculos 846
Los huesos se remodelan durante toda la vida 847
Las articulaciones son las uniones entre los huesos 847

Contracción muscular 848
El músculo de invertebrados varía entre los grupos 848
Los músculos de vuelo de los insectos están adaptados para contracción rápida 849
Los músculos del esqueleto vertebrado actúan de manera antagónica entre sí 849
Un músculo vertebrado puede constar de miles de fibras musculares 850
La contracción ocurre cuando los filamentos de actina y miosina se deslizan unos sobre otros 852
El ATP da energía a la contracción muscular 852
El tipo de fibras musculares determina la fuerza y la resistencia 855
Varios factores afectan la intensidad de la contracción muscular 855
El músculo liso y el músculo cardiaco son involuntarios 856

41 Señalización neuronal 860

Señalización neuronal: Una visión general 861

Neuronas y células gliales 862
Las neuronas reciben estímulos y transmiten señales neuronales 862
Ciertas regiones del SNC producen nuevas neuronas 862
Los axones se agregan para formar nervios y tractos 863
Las células gliales desempeñan un papel crítico en la función neuronal 863

Transmisión de información a lo largo de la neurona 865
Los canales iónicos y las bombas iónicas mantienen el potencial de reposo de la neurona 865
Las señales locales graduadas varían en magnitud 867
Los axones transmiten señales denominadas potenciales de acción 867
El potencial de acción es una respuesta total o nula 869
Un potencial de acción se propaga por sí mismo 870

Transmisión de información a través de las sinapsis 872
Las señales a través de sinapsis pueden ser eléctricas o químicas 872
Las neuronas usan neurotransmisores para enviar señales a otras células 872

Preguntas acerca de: La enfermedad de Alzheimer 874
Los neurotransmisores se unen con receptores en neuronas postsinápticas 875
Los receptores activados pueden enviar señales excitatorias o inhibitorias 875

Integración neuronal 877
Los potenciales postsinápticos se suman en el tiempo y el espacio 877

¿Dónde se lleva a cabo la integración neuronal? 878

Circuitos neuronales: señalización de información compleja 878

42 Regulación neuronal 882

Sistemas nerviosos de los invertebrados: Tendencias en la evolución 883

El sistema nervioso de los vertebrados: Estructura y función 884

Evolución del cerebro de los vertebrados 886

El cerebro anterior se desarrolla en la médula, la protuberancia anular y el cerebelo 886

El cerebro medio es prominente en peces y anfibios 888

El cerebro posterior origina el tálamo, el hipotálamo y el cerebro 888

El sistema nervioso central humano 888

La médula espinal transmite impulsos hacia el cerebro y desde éste 889

La parte más prominente del encéfalo humano es el cerebro 891

El cuerpo sigue un ciclo circadiano de sueño y vigilia 894

El sistema límbico afecta aspectos emocionales del comportamiento 897

Preguntas acerca de: La neurobiología de la experiencia traumática 898

El aprendizaje y la memoria implican cambios a largo plazo en las sinapsis 899

El lenguaje implica comprensión y expresión 901

El sistema nervioso periférico 902

La división somática ayuda a que el cuerpo se ajuste al ambiente externo 902

La división autónoma regula el ambiente interno 902

Efectos de los fármacos en el sistema nervioso 904

Preguntas acerca de: El alcohol: la droga que más se consume 905

43 Sistemas sensoriales 911

Cómo funcionan los sistemas sensoriales 912

Los receptores sensoriales reciben información 912

Los receptores sensoriales transducen energía 912

La entrada sensorial es integrada a muchos niveles 912

Podemos clasificar receptores sensoriales con base en la ubicación de estímulos o en el tipo de energía que transducen 914

Termorreceptores 915

Electrorreceptores y receptores electromagnéticos 916

Nociceptores 916

Mecanorreceptores 916

Los receptores táctiles se encuentran en la piel 916

Los proprioceptores ayudan a coordinar el movimiento muscular 918

Muchos invertebrados tienen receptores de la gravedad denominados estatocistos 918

Las células ciliadas están caracterizadas por estereocilios 919

Los órganos de la línea lateral complementan la visión en los peces 919

El aparato vestibular mantiene el equilibrio 919

Los receptores auditivos están localizados en la cóclea 920

Quimiorreceptores 924

Los receptores gustativos detectan moléculas de alimento disueltas 925

El epitelio olfatorio es responsable del sentido del olfato 926

Muchos animales se comunican con feromonas 926

Fotorreceptores 927

Los fotorreceptores de los invertebrados incluyen manchas oculares, ojos simples y ojos compuestos 927

Los ojos de los vertebrados forman imágenes nítidas 928

La retina contiene bastoncillos y conos sensibles a la luz 929

La luz activa la rodopsina 930

La visión a color depende de tres tipos de conos 932

La integración de información visual empieza en la retina 933

44 Transporte interno 937

Tipos de sistemas circulatorios 938

Muchos invertebrados tienen un sistema circulatorio abierto 939

Algunos invertebrados tienen un sistema circulatorio cerrado 939

Los vertebrados tienen un sistema circulatorio cerrado 940

Sangre de los vertebrados 940

El componente líquido de la sangre es el plasma 940

Las células sanguíneas rojas transportan oxígeno 941

Las células sanguíneas blancas defienden al cuerpo contra organismos patógenos 942

Las plaquetas funcionan en la coagulación de la sangre 943

Vasos sanguíneos de los vertebrados 945

Evolución del sistema cardiovascular de los vertebrados 946

El corazón humano 946

Cada latido del corazón es iniciado por un marcapasos 948

El ciclo cardiaco consta de periodos alternos de contracción y relajamiento 949

El sistema nervioso regula el ritmo cardiaco 950

El volumen sistólico depende del retorno venoso 951

El gasto cardiaco varía con las necesidades del cuerpo 951

Presión sanguínea 951

La presión sanguínea varía en diferentes vasos sanguíneos 953

La presión sanguínea es regulada cuidadosamente 954

El patrón de la circulación 954

La circulación pulmonar oxigena la sangre 955

La circulación sistémica suministra sangre a los tejidos 955

El sistema linfático 956

El sistema linfático consta de vasos linfáticos y tejido linfático 956

El sistema linfático desempeña un papel importante en la homeostasis de los líquidos 957

Enfermedad cardiovascular 957

45 El sistema inmunológico: Defensa interna 963

Evolución de las respuestas inmunológicas 964

Los invertebrados lanzan respuestas inmunológicas no específicas 964

Los vertebrados lanzan respuestas inmunológicas no específicas y específicas 965

Respuestas inmunológicas no específicas 966

Las barreras físicas impiden la entrada de la mayoría de patógenos al cuerpo 966

Los receptores de reconocimiento de patrones activan respuestas inmunológicas no específicas 966

Las células de sistemas inmunológicos no específicos destruyen patógenos y elaboran productos químicos 966

Las citocinas y el complemento median respuestas inmunológicas 967

La inflamación es una respuesta de protección 968

Respuestas inmunológicas específicas 970

En las respuestas inmunológicas específicas están implicados muchos tipos de células 971

El complejo mayor de histocompatibilidad es responsable del autorreconocimiento 973

Inmunidad mediada por células 973

Inmunidad mediada por anticuerpos 975

Un anticuerpo típico consta de cuatro cadenas de polipéptidos 977

Los anticuerpos están agrupados en cinco clases 978

La unión antígeno-anticuerpo activa otras defensas 978

El sistema inmunológico responde a millones de antígenos diferentes 978

Los anticuerpos monoclonales son altamente específicos 979

La memoria inmunológica es responsable de la inmunidad a largo plazo 979

Respuesta a la enfermedad, insuficiencia inmunológica y reacciones dañinas 982

Las células cancerosas evaden al sistema inmunológico 982

La enfermedad por inmunodeficiencia puede ser hereditaria o adquirida 983

El VIH es la causa más importante de inmunodeficiencia adquirida en adultos 984

En una enfermedad autoinmune, el cuerpo ataca sus propios tejidos 986

La incompatibilidad del Rh puede resultar en hipersensibilidad 986

Las reacciones alérgicas son dirigidas contra antígenos ambientales normales 987

El rechazo de los injertos es una respuesta inmunológica contra el tejido trasplantado 988

46 Intercambio de gases 993

Adaptaciones para el intercambio de gases en aire o agua 994

Tipos de superficies respiratorias 994

La superficie del cuerpo puede ser adaptada para el intercambio de gases 994

Los sistemas de tubos traqueales suministran aire directamente a las células 994

Las branquias son las superficies respiratorias en muchos animales acuáticos 996

Los vertebrados terrestres intercambian gases a través de los pulmones 996

El sistema respiratorio de los mamíferos 998

Las vías respiratorias conducen aire hacia los pulmones 998

El intercambio de gases ocurre en los alveolos de los pulmones 1001

La ventilación es llevada a cabo por la respiración 1001

La cantidad de aire respirado es mensurable 1002

El intercambio de gases se lleva a cabo en los alveolos 1002

El intercambio de gases se lleva a cabo en los tejidos 1003

Los pigmentos respiratorios incrementan la capacidad para transportar oxígeno 1003

El bióxido de carbono es transportado principalmente como iones de bicarbonato 1004

La respiración es regulada por centros respiratorios en el cerebro 1004

La hiperventilación reduce la concentración de bióxido de carbono 1006

Volar muy alto o bucear muy profundo puede interrumpir la homeostasis 1006

Algunos mamíferos están adaptados para bucear 1006

Respiración de aire contaminado 1007

Preguntas acerca de: Los efectos de fumar 1008

47 Procesamiento de alimentos y nutrición 1012

Estilos y adaptaciones nutricionales 1013

Los animales están adaptados a su modo de nutrición 1013

Algunos invertebrados tienen una cavidad digestiva con una sola abertura 1015

Los sistemas digestivos de la mayoría de los animales tienen dos aberturas 1015

El sistema digestivo de los vertebrados 1016

El procesamiento de alimentos empieza en la boca 1017

La faringe y el esófago conducen alimentos al estómago 1017

El alimento es digerido mecánica y enzimáticamente en el estómago 1018

La mayor parte de la digestión enzimática se lleva a cabo en el intestino delgado 1020

El hígado secreta bilis 1021

El páncreas secreta enzimas digestivas 1021

Los nutrientes son digeridos a medida que se mueven a lo largo del sistema digestivo 1021

Nervios y hormonas regulan la digestión 1022

La absorción se lleva a cabo principalmente por medio de las vellosidades del intestino delgado 1023

El intestino grueso elimina los desechos 1023

Nutrientes requeridos 1024

Los carbohidratos proporcionan energía 1024

Los lípidos proporcionan energía y se usan para elaborar moléculas biológicas 1024

Las proteínas sirven como enzimas y como componentes estructurales de las células 1026
Las vitaminas son compuestos orgánicos esenciales para el metabolismo normal 1026
Los minerales son nutrientes inorgánicos 1026
Los antioxidantes protegen contra los oxidantes 1027
Los fitoquímicos desempeñan papeles importantes en el mantenimiento de la salud 1028

Metabolismo energético 1029
El metabolismo energético es regulado por señalización compleja 1029
La obesidad es un problema nutricional grave 1030
La desnutrición puede provocar graves problemas de salud 1030

48 Osmorregulación y desecho de residuos metabólicos 1034

Mantenimiento del balance de líquidos y electrolitos 1035

Productos de desecho metabólicos 1035

Osmorregulación y excreción en invertebrados 1036
Los órganos nefridiales están especializados en la osmorregulación y/o excreción 1037
Los túbulos de Malpighi conservan agua 1038

Osmorregulación y excreción en los vertebrados 1038
Los vertebrados de agua dulce deben deshacerse por sí mismos del exceso de agua 1038
Los vertebrados marinos deben reemplazar el líquido perdido 1039
Los vertebrados terrestres deben conservar agua 1039

El sistema urinario 1040
La nefrona es la unidad funcional del riñón 1042
La orina es producida por filtración, reabsorción y secreción 1043
La orina se vuelve concentrada a medida que pasa por el túbulo renal 1045
La orina consta de agua, desechos nitrogenados y sales 1046
Las hormonas regulan la función del riñón 1046

49 Regulación endocrina 1052

Panorama de la regulación endocrina 1053
El sistema endocrino y el sistema nervioso interactúan para regular el cuerpo 1053
Los sistemas de retroalimentación negativa regulan la actividad endocrina 1053
Las hormonas son asignadas a cuatro grupos químicos 1054

Tipos de señalización endocrina 1055
Las neurohormonas son transportadas en la sangre 1055
Algunos reguladores locales son considerados hormonas 1055

Preguntas acerca de: Esteroides anabólicos y otras hormonas de las que se abusa 1056

Mecanismos de la acción hormonal 1057
Algunas hormonas entran en células diana y activan genes 1057
Muchas hormonas se unen a receptores en la superficie celular 1058

Regulación neuroendocrina en invertebrados 1060

Regulación endocrina en vertebrados 1060
La homeostasis depende de las concentraciones normales de hormonas 1061
El hipotálamo regula la glándula pituitaria 1061
El lóbulo posterior de la glándula pituitaria libera hormonas producidas por el hipotálamo 1061
El lóbulo anterior de la glándula pituitaria regula el crecimiento y a otras glándulas endocrinas 1063
Las hormonas de la tiroides incrementan la tasa metabólica 1066
Las glándulas paratiroides regulan la concentración de calcio 1067
Los islotes del páncreas regulan la concentración de glucosa 1067
Las glándulas suprarrenales ayudan al cuerpo a responder al estrés 1071
Se conocen muchas otras hormonas 1073

50 Reproducción 1077

Reproducción asexual y sexual 1078
La reproducción asexual es una estrategia eficiente 1078
La mayoría de los animales se reproducen sexualmente 1078
La reproducción sexual incrementa la variabilidad genética 1079

Reproducción humana: el hombre 1080
Los testículos producen gametos y hormonas 1080
Una serie de conductos almacena y transporta el esperma 1081
Glándulas accesorias producen la porción líquida del semen 1082
El pene transfiere esperma a la mujer 1083
La testosterona tiene múltiples efectos 1083
El hipotálamo, la glándula pituitaria y los testículos regulan la reproducción masculina 1084

Reproducción humana: la mujer 1084
Los ovarios producen gametos y hormonas sexuales 1085
Los oviductos transportan al oocito secundario 1086
El útero incuba el embrión 1087
La vagina recibe esperma 1087
La vulva son estructuras genitales externas 1088
Los pechos funcionan en la lactación 1088
El hipotálamo, la glándula pituitaria y los ovarios regulan la reproducción femenina 1089

Preguntas acerca de: Cáncer de mama 1090
El ciclo menstrual se detiene en la menopausia 1093
La mayoría de los mamíferos tienen ciclo estral 1093

Fertilización, embarazo y nacimiento 1093
La fertilización es la unión del espermatozoide y el huevo 1093

Preguntas acerca de: Nuevos orígenes 1094
Las hormonas son necesarias para mantener el embarazo 1095
El proceso de nacimiento depende de un sistema de retroalimentación positiva 1096

Respuesta sexual humana 1097

Métodos anticonceptivos y aborto 1098

Existen muchos métodos anticonceptivos disponibles 1098

La mayoría de las hormonas anticonceptivas impiden la ovulación 1098

Los dispositivos intrauterinos se usan ampliamente 1099

Los métodos anticonceptivos de barrera incluyen el diafragma y el condón 1100

Ya hay disponibles anticonceptivos de emergencia 1100

La esterilización hace que una persona sea incapaz de tener descendencia 1100

En el futuro los anticonceptivos podrían controlar los péptidos regulatorios 1101

El aborto puede ser espontáneo o inducido 1101

Enfermedades de transmisión sexual 1101

51 Desarrollo animal 1106

Desarrollo de la forma 1107

Fecundación 1107

El primer paso en la fecundación implica contacto y reconocimiento 1107

La entrada del espermatozoide es regulada 1108

La fecundación activa al óvulo 1109

Los pronúcleos del espermatozoide y el óvulo se unen, restaurando el estado diploide 1109

Segmentación 1109

El patrón de segmentación es afectado por la yema 1109

La segmentación puede distribuir determinantes del desarrollo 1111

La segmentación provee los bloques de construcción para el desarrollo 1112

Gastrulación 1112

La cantidad de yema afecta el patrón de gastrulación 1113

Organogénesis 1115

Membranas extraembrionarias 1116

Desarrollo humano 1117

La placenta es un órgano de intercambio 1118

El desarrollo de los órganos empieza durante el primer trimestre 1118

El desarrollo continúa durante el segundo y tercer trimestres 1120

Más de un mecanismo puede conducir a parto múltiple 1121

Factores ambientales afectan al embrión 1121

El neonato debe adaptarse a su nuevo entorno 1121

El envejecimiento no es un proceso uniforme 1123

La respuesta homeostática al estrés disminuye con el envejecimiento 1123

52 Comportamiento animal 1127

Conducta y adaptación 1128

Las conductas tienen costos y beneficios 1128

Los genes interactúan con el entorno 1128

El comportamiento depende de la preparación fisiológica 1130

Muchos patrones de comportamiento dependen de programas motores 1130

Aprendizaje: el cambio de comportamiento como resultado de la experiencia 1131

Un animal se habitúa a estímulos irrelevantes 1131

La impronta ocurre durante un período crítico temprano 1131

En el condicionamiento clásico, un reflejo se asocia con un nuevo estímulo 1132

En el condicionamiento operante, la conducta espontánea es reforzada 1132

La cognición animal es controversial 1133

Jugar puede ser una práctica conductual 1134

Respuestas conductuales a estímulos ambientales 1134

Los ritmos biológicos regulan muchas conductas 1134

Las señales ambientales activan respuestas fisiológicas que llevan a la migración 1135

Comportamiento de forrajeo 1136

Costos y beneficios del comportamiento social 1137

La comunicación es necesaria para el comportamiento social 1138

Las jerarquías de dominancia establecen la posición social 1139

Muchos animales defienden un territorio 1140

Algunas sociedades de insectos están bastante organizadas 1141

Selección sexual 1142

Los animales del mismo sexo compiten por parejas 1142

Los animales seleccionan parejas de calidad 1143

La selección sexual favorece los sistemas de apareamiento polígineo 1143

Algunos animales cuidan de sus crías 1144

Comportamiento de ayuda 1146

La conducta altruista puede explicarse por aptitud inclusiva 1146

El comportamiento de ayuda puede tener otras explicaciones 1146

Algunos animales ayudan a no familiares 1148

Cultura en las sociedades de vertebrados 1148

Algunos vertebrados transmiten cultura 1148

La sociobiología explica el comportamiento social humano en términos de la adaptación 1149

Parte 8 LAS INTERACCIONES DE LA VIDA: ECOLOGÍA 1153

53 Introducción a la ecología: ecología de poblaciones 1153

Características de las poblaciones 1154

La densidad y la dispersión son características importantes de las poblaciones 1154

Cambios en el tamaño de la población 1156
La dispersión afecta la tasa de crecimiento de algunas poblaciones 1156
Cada población tiene una tasa intrínseca de crecimiento característica 1157
Ninguna población puede crecer exponencialmente de manera indefinida 1157

Factores que afectan el tamaño de la población 1158
Los factores dependientes de la densidad regulan el tamaño de una población 1158
Los factores independientes de la densidad suelen ser abióticos 1160

Características de historia de la vida 1161
Las tablas de vida y las curvas de supervivencia indican mortalidad y sobrevivencia 1163

Metapoblaciones 1164

Poblaciones humanas 1165
No todos los países tienen la misma tasa de crecimiento 1167
La estructura de edad de un país ayuda a pronosticar el crecimiento futuro de la población 1168
La degradación ambiental está relacionada con el crecimiento de la población y el consumo de recursos 1169

54 Ecología de comunidades 1173

Estructura y funcionamiento de la comunidad 1174
Las interacciones comunitarias son complicadas y a menudo no son fácilmente evidentes 1175
El nicho es un papel ecológico de una especie en la comunidad 1175
La competencia es intraespecífica o interespecífica 1177
La selección natural conforma los cuerpos y las conductas de la presa y del depredador 1180
La simbiosis implica una asociación estrecha entre especies 1182

Preguntas acerca de: Mimetismo en las mariposas 1183

Intensidad y dirección de las interacciones comunitarias 1185
Otras especies de una comunidad dependen de las especies clave o son afectadas en gran medida por ellas 1185
Las especies dominantes influyen a una comunidad como resultado de su mayor tamaño o abundancia 1186
La regulación de un ecosistema ocurre abajo-arriba y arriba-abajo 1186

Biodiversidad comunitaria 1187
Los ecólogos buscan explicar por qué algunas comunidades tienen más especies que otras 1188
La riqueza de especies puede promover la estabilidad de la comunidad 1190

Desarrollo comunitario 1190
Las perturbaciones afectan la sucesión y la riqueza de especies 1191
Los ecólogos continúan estudiando la estructura comunitaria 1192

55 Ecosistemas y la biosfera 1196

Flujo de energía a través de los ecosistemas 1197
Las pirámides ecológicas ilustran la manera en que trabajan los ecosistemas 1199
Los ecosistemas varían en productividad 1200
Cadenas alimentarias y venenos en el ambiente 1202

Ciclos de la materia en los ecosistemas 1203
El bióxido de carbono es la molécula pivote en el ciclo del carbono 1203
Las bacterias son esenciales para el ciclo del nitrógeno 1204
El ciclo del fósforo carece de un componente gaseoso 1206
El agua se mueve entre el océano, la tierra y la atmósfera en el ciclo hidrológico 1207

Factores abióticos en los ecosistemas 1208
El Sol calienta la Tierra 1208

Preguntas acerca de: Vida sin el Sol 1209
La atmósfera contiene varios gases esenciales para los organismos 1210
Los océanos del mundo cubren la mayor parte de la superficie terrestre 1211
El clima afecta profundamente a los organismos 1212
Los incendios son una perturbación común en algunos ecosistemas 1213

Procesos para el estudio de ecosistemas 1214

56 Ecología y geografía de la vida 1218

Biomas 1219
La tundra son las llanuras frías y pantanosas del extremo norte 1219

Preguntas acerca de: La distribución de la vegetación en las montañas 1220
El bosque boreal es el bosque siempre verde del norte 1221
El bosque lluvioso templado tiene clima más frío, neblina densa y alta precipitación 1221
El bosque caducifolio templado tiene un dosel de árboles de hoja ancha 1222
Los pastizales templados existen en áreas de precipitación moderada 1222
El chaparral es un matorral de arbustos de hojas perennes y árboles pequeños 1223
Los desiertos son ecosistemas áridos 1224
La sabana es una pradera tropical con árboles dispersos 1225
Hay dos tipos básicos de bosques tropicales 1225

Ecosistemas acuáticos 1228
Los ecosistemas de agua dulce están ligados a la tierra y a los ecosistemas marinos 1228
Los estuarios existen donde se encuentren el agua dulce y el agua salada 1231
Los ecosistemas marinos dominan en la superficie de la Tierra 1232

Ecotonos 1236

Biogeografía 1237
Las áreas terrestres están divididas en seis reinos biogeográficos 1238

57 Diversidad biológica y biología de la conservación 1242

La crisis de la biodiversiddad 1243

Las especies en peligro de extinción tienen ciertas características en común 1244

Preguntas acerca de: Disminución de las poblaciones de anfibios 1245

Las actividades humanas contribuyen a la disminución de la diversidad biológica 1246

Biología de la conservación 1249

La conservación in situ es la mejor manera de preservar la diversidad biológica 1249

La conservación ex situ intenta salvar especies que están al borde de la extinción 1251

La Ley de Especies en Peligro de Extinción proporciona algo de protección legal para especies y hábitats 1252

Los acuerdos internacionales proporcionan algo de protección a especies y hábitats 1253

Deforestación 1253

¿Por qué están desapareciendo los bosques tropicales? 1254

¿Por qué están desapareciendo los bosques boreales? 1255

Cambio climático 1255

Los gases de efecto invernadero provocan el cambio climático 1256

¿Cuáles son los efectos probables del cambio climático? 1257

Disminución del ozono estratosférico 1259

Ciertos productos químicos destruyen el ozono estratosférico 1259

El agotamiento de la capa de ozono daña a los organismos 1260

La cooperación internacional está ayudando a reparar la capa de ozono 1260

Apéndice A Tabla periódica de los elementos A-1

Apéndice B Clasificación de los organismos A-2

Apéndice C Comprensión de términos biológicos A-6

Apéndice D Abreviaturas A-9

Apéndice E Respuestas a Evalúe su comprensión A-11

Glosario G-1

Índice I-1

Prefacio

Esta novena edición de *Biología* de Solomon, Berg y Martin continúa transmitiendo nuestra visión de la ciencia dinámica de biología y cómo afecta a cada aspecto de nuestra vida, desde nuestra salud y comportamiento hasta aspectos del desafío de conservación del medio ambiente al que nos enfrentamos. Los recientes descubrimientos de las ciencias biológicas han aumentado nuestra comprensión tanto de la unidad como de la diversidad de los procesos y adaptaciones vitales. Con este conocimiento, hemos sido más conscientes de nuestra interdependencia con la inmensa variedad de organismos con que compartimos el planeta Tierra.

BIOLOGÍA: ES UN LIBRO PARA ESTUDIANTES

El estudio de la biología puede ser un viaje apasionante de descubrimiento para quienes empiezan a estudiar esta materia. En la novena edición de *Biología* exploramos los diversos organismos, sus notables adaptaciones al medio ambiente, así como sus relaciones evolutivas y ecológicas. Presentamos la labor de la ciencia y las aportaciones de científicos, cuyos descubrimientos no sólo amplían nuestro conocimiento de la biología sino que ayudan a moldear y proteger el futuro de nuestro planeta. Este libro de *Biología* nos da una idea muy completa de lo que es la ciencia, cómo trabajan los científicos, lo que nos han aportado y la forma en que el conocimiento científico afecta nuestra vida diaria.

Desde la primera edición de *Biología* hemos intentado presentar los principios biológicos en una forma integrada que es precisa, interesante y conceptualmente accesible al estudiante. En esta novena edición continuamos con esta tradición. También continuamos presentando la biología en un marco basado en la investigación. Algunos profesores interpretan la investigación como un método de aprendizaje que tiene lugar en el laboratorio cuando los estudiantes realizan experimentos; el laboratorio es parte integrante del aprendizaje basado en la investigación, pero también ésta es una forma de aprender en la que el estudiante persigue de manera activa el conocimiento fuera del laboratorio. En *Biología* siempre hemos presentado la historia de los avances científicos, incluyendo debates científicos, para ayudar al estudiante a entender que la ciencia es un proceso (es decir, un campo de investigación). En la novena edición de *Biología* hacemos un trabajo concertado para integrar el aprendizaje basado en la investigación en el libro de texto, con la introducción de nuevas secciones y la expansión de otras varias (que se estudian en las siguientes secciones).

En todo el texto, estimulamos el interés al relacionar conceptos y con experiencias dentro del marco de referencia del estudiante. Al ayudar al estudiante a hacer estas conexiones, facilitamos su dominio de conceptos generales. Esperamos que el efecto combinado de un estilo de escritura agradable y apartados interesantes lo motive al estudio de la biología.

SISTEMA DE APRENDIZAJE DE SOLOMON/BERG/MARTIN

En la novena edición hemos continuado refinando nuestro altamente exitoso *Learning System (Sistema de Enseñanza),* que proporciona al estudiante las estrategias de aprendizaje necesarias para integrar conceptos biológicos y demostrar su dominio de estos conceptos. Aprender biología es un desafío, porque el tema está lleno de nuevos términos y datos que deben integrarse en el marco de trabajo de principios biológicos generales. Para ayudar al estudiante a concentrarse en principios y conceptos importantes, proporcionamos la sección de *Learning Outcomes* (*Resultados del aprendizaje)* para el curso y *Learning Objectives* (*Objetivos de aprendizaje)* para cada sección importante de cada capítulo. Al final de cada sección, proporcionamos las *Review Questions* (*Preguntas de repaso*) basadas en los Objetivos de aprendizaje de manera que los estudiantes puedan evaluar su nivel de comprensión del material presentado en la sección. Al final de cada capítulo, incluimos un *Summary: Focus on Learning Objectives (Resumen: Enfoque en los objetivos de aprendizaje)*. El *Resumen* está seguido por preguntas de *Test Your Understanding (Evalúe su comprensión),* que incluyen ejercicios de opción múltiple y leyendas de diagramas así como preguntas de *Critical Thinking (Pensamiento crítico)*.

En todo el libro, los estudiantes son dirigidos a CengageNOW, una poderosa herramienta de diagnóstico en línea que ayuda a los estudiantes a evaluar sus necesidades de estudio y dominar objetivos del capítulo. Después de tomar un examen en CengageNOW, los estudiantes reciben retroalimentación con base en sus respuestas; reciben también un Plan Personalizado de Estudio con ligas para animaciones y otros recursos que se compaginan con sus necesidades de aprendizaje específicas. Ilustraciones seleccionadas del texto también armonizan con figuras *Animated (Animadas)* en CengageNOW.

Artículos pedagógicos

Nuestro *Sistema de aprendizaje* incluye numerosas estrategias de aprendizaje que ayudan a los estudiantes a aumentar su éxito:

- ***NOVEDAD*** Un *art program (programa de figuras)* actualizado y aumentado refuerza los conceptos estudiados en el texto, y presenta procesos complejos en pasos claros. Esta edición aumenta el número de figuras de *Key Experiment (Experimento clave)* que estimulan al estudiante a evaluar métodos de investigación seguidos por científicos. Las figuras de *Experimento clave* destacan el proceso científico en investigación clásica y moderna; ejemplos incluyen las Figuras 8-9, 20-13, 22-9, 27-11 y 52-21. También están ampliadas en esta edición las figuras de *Key Point (Punto clave)*, en las que se expresan conceptos importantes en diagramas de procesos de temas complejos; ejemplos incluyen

las Figuras 1-11, 6-6, 8-2, 29-4 y 32-7. Muchas de las figuras de *Punto clave* tienen partes numeradas que muestran secuencias de eventos y procesos biológicos de ciclos vitales. Numerosas fotografías, tanto solas como combinadas con dibujos, ayudan a estudiantes a comprender conceptos al enlazar lo "real" con lo "ideal". Los dibujos usan características como lo son los *orientation icons (iconos de orientación)* para ayudar al estudiante a poner las figuras detalladas en un contexto más general. Usamos símbolos y colores de manera consistente en todo el libro para ayudar a los estudiantes a enlazar conceptos. Por ejemplo, los mismos cuatro colores y formas se usan en todo el libro para identificar guanina, citosina, adenina y tiamina. Del mismo modo, se usan los mismos colores de manera consistente en ilustraciones y tablas para indicar clados específicos de organismos.

- ***NOVEDAD*** Las figuras del *Research Method (*Método de investigación) describen la razón por la que los biólogos usan un método particular y explican cómo se ejecuta el método. Ejemplos incluyen las Figuras 12-6, 15-5 y 23-11.
- ***NOVEDAD*** Las cajas de *Inquiring About (Aplicación de conceptos)* exploran aspectos de importancia especial para los estudiantes, como los efectos del tabaco y el abuso del alcohol. Estos cuadros también proporcionan un foro para discusión de determinados aspectos de especial interés con más detalle, como los humanos primitivos más pequeños, plantas primitivas y formación de carbón, comunidades de chimeneas hidrotermales y descenso de poblaciones de anfibios.
- Una lista de *Conceptos clave* al principio de cada capítulo proporciona una vista general y ayuda al estudiante a enfocarse en los importantes principios que se estudian en el capítulo.
- *Los Objetivos de aprendizaje* al inicio de cada sección principal del capítulo indican, en términos de comportamiento, lo que el estudiante debe hacer para demostrar dominio del material de esa sección.
- Cada sección principal del capítulo viene seguida de una serie de *Preguntas de repaso* que evalúan la comprensión pidiendo al estudiante que describa, explique, compare, contraste o ilustre conceptos importantes. Las *Preguntas de repaso* se basan en la sección *Objetivos de aprendizaje*.
- Los *Epígrafes de definición de conceptos* introducen secciones, anticipan y resumen la idea o ideas clave que se estudian en esa sección.
- Los *Resúmenes secuenciados* del texto simplifican y resumen la información presente en el párrafo. Por ejemplo, los párrafos que describen la circulación de la sangre por el organismo, o los pasos mediante los cuales las células incorporan ciertos materiales, van seguidos de un resumen secuencial que enumera las estructuras o los pasos.
- Numerosos *cuadros*, muchos de ellos ilustrados, ayudan al estudiante a organizar y resumir la materia presentada en el texto.
- Un *Resumen: Enfoque en los objetivos de aprendizaje*, al final de cada capítulo, está organizado a partir de los *Objetivos de aprendizaje*. Este resumen presenta un repaso del material y, debido a que los términos clave seleccionados están en letras negritas, los estudiantes aprenden términos del vocabulario en el contexto de conceptos relacionados entre sí.
- Las preguntas de final de capítulo dan a los estudiantes la oportunidad de evaluar su comprensión del material del capítulo. La *Evalúe su comprensión* consta de preguntas de opción múltiple, algunas de las cuales están basadas en el recuerdo de términos importantes, mientras que otras desafían al estudiante a integrar sus conocimientos. Las respuestas a *Evalúe su comprensión* se encuentran en el Apéndice E. Las preguntas al *Pensamiento crítico* estimulan al estudiante a aplicar sus conocimientos recién adquiridos para nuevas situaciones o hacer conexiones entre conceptos importantes. Cada capítulo tiene una o más preguntas sobre *Vínculo con la evolución* en la sección de *Pensamiento crítico*. Muchos capítulos contienen una o más preguntas de *Análisis de datos* que requieren que el estudiante interprete de manera activa los datos experimentales presentados en el capítulo.
- ***NOVEDAD*** Muchas secciones de *Pensamiento crítico* también incluyen una o más preguntas de *Ciencia, tecnología y sociedad*.
- El *Glosario* al final del libro, el más completo que se pueda hallar en cualquier texto de biología, contiene definiciones precisas de términos. El *Glosario* es especialmente útil debido a que presenta referencias cruzadas de forma extensa e incluye pronunciaciones para muchos términos. Las barras verticales azules del margen facilitan un acceso rápido al mismo. El sitio web acompañante también incluye tarjetas de relámpago del glosario con pronunciaciones de audio.

Resultados de aprendizaje del curso

Al final de un estudio exitoso de una introducción a la biología, el estudiante puede demostrar su dominio de conceptos de biología al responder con precisión los siguientes *Resultados del aprendizaje del curso:*

- Diseñar un experimento para probar una hipótesis determinada, usando el procedimiento y terminología del método científico.
- Citar la teoría de la célula, y relacionar la estructura de orgánulos con sus funciones tanto en células procariontes como en eucariontes.
- Describir los mecanismos de evolución, explicar por qué la evolución es el principal concepto unificador en biología, así como discutir la selección natural como el agente primario del cambio evolutivo.
- Explicar la función de la información genética en todas las especies y discutir aplicaciones de la genética que afectan a la sociedad.
- Describir varios mecanismos por los cuales las células y organismos transfieren información, incluyendo el uso de ácidos nucleicos en transmisión genética de información, transducción de señales, señales químicas (hormonas y feromonas), señales eléctricas (transmisión nerviosa), sonidos e imágenes visuales.
- Argumentar a favor o en contra de la clasificación de organismos en tres dominios y varios reinos o supergrupos, caracterizando cada uno de estos clados; con base en su conocimiento de genética y evolución, dé ejemplos específicos de la unidad y diversidad de organismos en diferentes dominios y supergrupos.
- Comparar las adaptaciones estructurales, procesos vitales y ciclos de vida de una procarionte, protista, hongo, planta y animal.
- Definir la *homeostasis* y dar ejemplos de mecanismos regulatorios, incluyendo sistemas de retroalimentación.
- Seguir el flujo de materia y energía a través de una célula fotosintética y una célula no fotosintética, y a través de la biosfera, comparando las funciones de productores, consumidores y descomponedores.
- Describir el estudio de la ecología en los niveles de un organismo individual, una población, una comunidad y un ecosistema.

NOVEDADES: UNA VISIÓN GENERAL DE *BIOLOGÍA*, NOVENA EDICIÓN

Tres temas se entremezclan en todo este libro de *Biología*: la evolución de la vida, la transmisión de información biológica y el flujo de energía a través de sistemas vivos. A medida que introduzcamos los conceptos de la biología moderna, explicamos en qué forma están conectados y cómo es que la vida depende de ellos.

Los profesores presentan en varias formas los temas principales de un curso de introducción a la biología. Por esta razón, este libro ha sido diseñado cuidadosamente en ocho partes de modo que ninguna de ellas dependa en gran medida de los capítulos y partes precedentes. Esta flexible organización significa que un profesor puede presentar los 57 capítulos en cualquier número de secuencias con éxito pedagógico. El Capítulo 1, que introduce al estudiante a los principios de biología más importantes, es un punto de partida muy completo para discusiones ulteriores, ya sea que el maestro prefiera un método de "arriba hacia abajo" o "de abajo hacia arriba".

En esta edición, como en las previas, examinamos todos los renglones y todos los capítulos en cuanto a precisión y actualidad, e hicimos un cuidadoso esfuerzo por actualizar todos los temas y verificar todo el material nuevo. El breve resumen siguiente proporciona una vista general de la organización de *Biología* y algunos cambios hechos a la novena edición.

Parte 1 La organización de la vida

Los seis capítulos que componen la Parte 1 presentan los principios básicos de la biología y los conceptos de química y biología celular que son la base sobre la que se construyen las partes restantes del libro. Iniciamos el Capítulo 1 con una exposición de las epidemias de gripe y el modo en que la comunidad científica responde a nuevas variedades de patógenos. A continuación introducimos los temas principales del libro, que son evolución, transferencia de información, así como transferencia de energía. El Capítulo 1 examina varios conceptos fundamentales en biología y la naturaleza del proceso científico, incluyendo una discusión de la biología de sistemas. Los Capítulos 2 y 3, que se concentran en el nivel molecular de organización, establecen las bases en química necesarias para comprender los procesos biológicos. Los Capítulos 4, 5 y 6 se enfocan en el nivel celular de organización, incluyendo la estructura y función de células, membranas celulares y comunicación celular. Hemos ampliado la cobertura de rutas de comunicación y la evolución de la comunicación celular. Por ejemplo, agregamos un estudio de las vías Ras, así como un *Key Experiment (Experimento clave)* en una vía Ras que regula la reproducción en mamíferos.

Parte 2 Transferencia de energía a través de sistemas vivos

Debido a que todas las células vivas necesitan energía para sus procesos vitales, el flujo de energía por sistemas vivos (es decir, capturar energía y convertirla en formas útiles) es un tema básico de *Biología*. El Capítulo 7 examina el modo en que las células capturan, transfieren, almacenan y usan energía. Los Capítulos 8 y 9 examinan las adaptaciones metabólicas por medio de las cuales los organismos obtienen y usan energía por medio de respiración celular y fotosíntesis. Esta sección tiene una nueva figura de *Experimento clave* sobre la evidencia para quimiósmosis. También, se ha incluido el concepto de resonancia en la explicación para transferencia de energía dentro de un fotosistema.

Parte 3 La continuidad de la vida: genética

Para la novena edición hemos actualizado y ampliado los ocho capítulos de la Parte 3. Iniciamos esta unidad discutiendo la mitosis y la meiosis en el Capítulo 10, que incluye un nuevo *Experimento clave* sobre el uso de fotoblanqueo láser para determinar la forma en que los cromosomas son transportados hacia los polos de huso durante la anafase y una nueva figura sobre puntos clave de repaso en el ciclo de una célula. El Capítulo 11, que considera la genética de Mendel y formas afines de herencia, tiene nuevos párrafos sobre la naturaleza vs. nutrición en caracteres humanos y sobre el color de la flor de hidrangea como ilustración de la influencia del medio ambiente sobre el fenotipo. A continuación llevamos nuestra atención a la estructura y reproducción del ADN en el Capítulo 12. Incluimos nuevas fotografías de Rosalind Franklin, Watson y Crick, fagos, reproducción del ADN en *E. coli* y telómeros. El Capítulo 13 presenta una exposición del ARN y síntesis proteínica, incluyendo nueva información sobre las aportaciones de Roger Kornberg, transposones en el genoma humano, y el porcentaje de codificación del ADN para polipéptidos vs. el porcentaje de nuestro genoma que se expresa. La regulación génica se estudia en el Capítulo 14, que incluye nuevo material sobre promotoras y mejoradoras eucariontes y silenciadores, así como sobre herencia epigenética. En el Capítulo 15, nos concentramos en tecnología del ADN y genómica, incluyendo una exposición ampliada de especies diseñadas de *E. coli*, sondas de ácido nucleico, blots del Norte y del Oeste, así como evolución molecular. Estos capítulos con la base necesaria para explorar la genética humana y el genoma humano en el Capítulo 16, que incluye nuevas secciones sobre impronta genómica y sobre escaneos de asociación del ancho del genoma (GWA). En el Capítulo 17, introducimos la función de los genes en el desarrollo, destacando estudios sobre organismos modelo específicos que han llevado a espectaculares avances en este campo; los cambios incluyen nuevo material sobre células madre pluripotentes inducidas (iPS).

Parte 4 La continuidad de la vida: evolución

Aun cuando en este libro exploramos la evolución como la piedra angular de la biología, la Parte 4 profundiza sobre conceptos evolutivos. Presentamos la historia que hay detrás del descubrimiento de la teoría científica de la evolución, los mecanismos por los cuales ocurre y los métodos por medio de los cuales se estudia y prueba. El Capítulo 18 introduce el concepto de Darwin de la evolución y presenta varias clases de evidencia que apoyan la teoría científica de la evolución. En el Capítulo 19 examinamos la evolución al nivel poblacional. El Capítulo 20 describe la evolución de nuevas especies y estudia aspectos de macroevolución. El Capítulo 21 resume la historia evolutiva de la vida en la Tierra. En el Capítulo 22 describimos la evolución de los primates, incluyendo la de los seres humanos. Se han agregado numerosos temas y ejemplos a la novena edición, por ejemplo el nuevo material sobre secuencia del genoma, evolución de ballenas, polimorfismo génico, evolución de cíclidos, zonas híbridas, la hipótesis del metabolismo primero, y recientes descubrimientos en la evolución humana, incluyendo nuevo material sobre los *Ardipithecus, Homo ergaster,* el hombre arcaico (*H. antecessor* y *H. heidelbergensis*), y Neandertales.

Parte 5 La diversidad de la vida

Poniendo énfasis en el método cladista, usamos un marco evolutivo para estudiar cada grupo de organismos. Presentamos las hipótesis de cómo se relacionan grupos de organismos. El Capítulo 23 estudia *por qué* se

clasifican los organismos y da una nueva percepción sobre el proceso científico de decidir *cómo* se clasifican los organismos. Nuevos avances han permitido aclarar más la conexión entre la historia evolutiva y la sistemática en la novena edición. El ***NUEVO*** Capítulo 24 se enfoca ahora enteramente en los virus. Agregamos una discusión de polidnavirus, ilustrada por un nuevo *Experimento clave.* También ampliamos la discusión de agentes subvirales. El ***NUEVO*** Capítulo 25 está ahora dedicado a los procariontes. Agregamos información sobre los archaea, incluyendo una breve exposición de sus flagelos. La discusión de la resistencia a antibióticos ha sido ampliada y se ha agregado una imagen del *Staphylococcus aureus* resistente a la meticilina (MRSA). El Capítulo 26, que describe los protistas, ha sido completamente reorganizado y actualizado para reflejar la información evolutiva reciente; una nueva tabla con código de colores resume los cinco "supergrupos" de eucariontes. Los Capítulos 27 y 28 presentan los miembros del reino de las plantas; el Capítulo 28 incluye nuevos cladogramas que muestran la evolución de plantas terrestres y la evolución de plantas vasculares sin semillas. La discusión del origen y evolución temprana de las angiospermas se incluye en el Capítulo 28. El Capítulo 29 describe los hongos. Hemos agregado una descripción de relaciones simbióticas entre hongos, pasto y virus y también una discusión de comunicación celular en hongos micorrizas entre hongos y células de raíces. En los Capítulos 30 al 32, estudiamos la diversidad de animales. Hemos reorganizado parte de la exposición y hemos agregado varias tablas. Enfatizamos el método cladista, aun cuando continuamos para incluir filos y clases tradicionales.

Parte 6 Estructura y procesos vitales en plantas

La Parte 6 introduce a los estudiantes en el fascinante mundo vegetal. Hacemos hincapié en la relación entre la estructura y la función de células vegetales, tejidos, órganos y organismos individuales. En el Capítulo 33 introducimos la estructura de la planta, su crecimiento y diferenciación. El Capítulo 33 contiene una nueva sección acerca de la forma de plantas que incluya aspectos de la división celular, expansión de células, diferenciación de células, cultivo de tejidos, morfogénesis, formación de patrones, información posicional y mutantes *Arabidopsis*. Los Capítulos del 34 al 36 estudian las adaptaciones estructurales y fisiológicas de las hojas, tallos y raíces; estos capítulos incluyen una nueva exposición del control molecular de la forma de hojas de plantas, cotransporte en carga de floema, así como factores de transcripción que afectan el desarrollo de los pelos radicales. El Capítulo 37 describe la reproducción en plantas con flores, incluyendo reproducción asexual, flores, frutos y semillas. Novedoso en esta edición es una tabla y fotografías que muestran características florales asociadas con varios polinizadores animales. El Capítulo 38 se enfoca en respuestas al crecimiento y regulación del crecimiento. En la novena edición, presentamos los últimos descubrimientos generados por la continua explosión de conocimientos en biología de las plantas, en particular al nivel molecular. Nuevos temas incluyen avances en comunicación de auxina, señales de GA, señales de citoquinina, señales de etileno y receptores ABA.

Parte 7 Estructura y procesos vitales en animales

Hacemos un fuerte hincapié en la fisiología animal comparativa, mostrando las adaptaciones estructurales, funcionales y de comportamiento que ayuda a los animales a enfrentar los desafíos ambientales. Utilizamos un método comparativo para examinar la forma en que varios grupos de animales han resuelto problemas similares y diversos. En el Capítulo 39 estudiamos los sistemas básicos de tejidos y órganos del cuerpo de animales, la homeostasis y las formas en que los animales regulan la temperatura de su cuerpo. El Capítulo 40 se concentra en diferentes tipos de recubrimientos de cuerpos, esqueletos y músculos, y vemos cómo funcionan. En los Capítulos 41 al 43 discutimos la comunicación nerviosa, regulación nerviosa y recepción sensorial. En los Capítulos 44 al 51 comparamos el modo en que diferentes grupos de animales realizan procesos vitales, como el transporte interno, defensa interna, intercambio gaseoso, digestión, reproducción y desarrollo. Cada capítulo de esta parte considera las adaptaciones humanas para los procesos vitales que se estudian. La Parte 7 termina con una discusión de las adaptaciones de comportamiento en el Capítulo 52. Reflexionando sobre recientes descubrimientos de investigación, hemos modificado o agregado nuevo material en muchos temas, incluyendo neurotransmisores, aprendizaje, memoria, ciclos de sueño-vigilia, coevolución de murciélagos y polillas, enfermedades cardiovasculares, receptores tipo Toll, inflamación crónica y ciertas hormonas. El programa de figuras se ha actualizado y mejorado, y se han agregado numerosas fotografías y microfotografías nuevas.

Parte 8 Las interacciones de la vida: ecología

La Parte 8 se centra en la dinámica de poblaciones, comunidades y ecosistemas y en la aplicación de principios ecológicos para disciplinas como es la biología de conservación. Los Capítulos 53 al 56 dan al estudiante una interpretación de la ecología de poblaciones, comunidades, ecosistemas y la biosfera, mientras que el Capítulo 57 se enfoca sobre problemas ambientales. Entre los muchos nuevos temas de esta unidad están las correlaciones entre poblaciones de lemmings y el cambio climático; un estudio realizado en 2006 por Peter y Rosemary Grant acerca del cambio de carácter en pinzones de tierra; la evolución en serpientes rey escarlata lejos de su modelo, la serpiente de coral; la obra clásica de Paine con las estrellas marinas depredadoras de Pisaster en comunidades rocosas entre mareas; la acidificación de los océanos; invasión de muchos de los pastizales del mundo por árboles leñosos y arbustos; y datos sobre el cambio climático desde la Cuarta Evaluación IPCC.

UN PAQUETE COMPLETO PARA APRENDIZAJE Y ENSEÑANZA

Existe un paquete suplementario cuidadosamente diseñado para facilitar aun más el aprendizaje. Además de los recursos de impresión usuales, tenemos el gusto de presentar al estudiante unas herramientas de multimedia que han sido desarrolladas junto con el texto.

Recursos para estudiantes

(Los recursos citados a continuación se ofrecen sólo en inglés y a un costo adicional)

Aplia es una solución interactiva de tareas, en línea, que estimula el aprendizaje activo al incrementar el esfuerzo y entrega del estudiante. *Aplia* hace posible que los estudiantes optimicen el tiempo que dedican al curso. Los cursos de *Aplia* están personalizados para ajustarse al programa de estudios de cada profesor, y proporciona automáticamente tareas calificadas con retroalimentación detallada e inmediata sobre cada pregunta. Las herramientas interactivas de *Aplia* también sirven para aumentar la entrega y comprensión del estudiante. Las tareas de *Aplia* permiten que los estudiantes apliquen lo que aprenden en el texto y en la instrucción frente al profesor, directamente a su tarea.

La tarea de *Aplia* promueve el aprendizaje activo al:

- Dirigir al estudiante por los procesos de pensamiento de hacer ciencia
- Ayudar al estudiante a entender los procedimientos científicos que llevan a los resultados científicos tratados en este texto
- Enlazar figuras conceptuales con problemas científicos

Aplia Gradeboook Analytics muestra cómo trabaja cada estudiante con respecto a sus compañeros de clase. Esto permite que con rapidez y facilidad el profesor:

- Revise el avance de estudiante por estudiante, incluso a nivel de tareas y preguntas
- Utilice gráficas para monitorear el rendimiento del estudiante y del grupo
- Determine en qué partes de la materia es que los estudiantes tienen problemas y necesitan más repaso

El lenguaje fácil, con interfase sencilla e intuitiva para el estudiante y material en línea que refuerza al libro de texto, todo se combina para hacer que Aplia sea la solución que hace pensar al estudiante y le ayuda a aprender y retener conocimientos.

CengageNOW. Esta herramienta de aprendizaje y de tareas en línea, actualizada y ampliada, ayuda a estudiantes a evaluar sus necesidades personales de estudio enfocándose en el tiempo del que dispongan. Al aplicarse los estudiantes un examen previo, se les proporciona un Plan Personalizado de Estudio que los lleva a secciones del texto y animaciones narradas, muchas de ellas novedosas en esta edición, necesarias para un repaso. Si necesitan mejorar sus conocimientos básicos, la sección *How Do I Prepare?* los guía por materiales didácticos de matemáticas, química, habilidades de estudio y raíces de palabras. Las tareas y exámenes se pueden asignar por medio de *CengageNOW*, con calificación automática para preguntas de opción múltiple y de verdadero/falso.

Biology CourseMate. Este material de *Biology CourseMate* de Cengage Learning aclara conceptos con material interactivo, estudio y herramientas de preparación para exámenes que apoyan el texto impreso. Observe que el aprendizaje de estudiantes aumenta a medida que el grupo trabaja con el texto impreso y el sitio web específico del texto. *Biology CourseMate* incluye:

- Un eBook interactivo
- Herramientas interactivas de enseñanza y aprendizaje que contienen:
  - Preguntas
  - Videos
  - Animaciones
  - Tarjetas rápidas
  - Y más
- ***Engagement Tracker,*** herramienta primera en su clase que monitorea el rendimiento del estudiante en el curso

Pase a www.cengagebrain.com para tener acceso a estos recursos y busque el icono CourseMate, referente a un recurso disponible dentro del *CourseMate*.

Study Guide para acompañar a *Biología*, Novena Edición, por Jennifer Aline Metzler de Ball State University y Robert Yost de Indiana University y Purdue University, Indianapolis. Actualizada para esta edición, la guía de estudio da al estudiante numerosas oportunidades de repasar conceptos de capítulos. Las preguntas de estudio de opción múltiple, ejercicios del libro en color, ejercicios para aumentar vocabulario y muchos otros tipos de herramientas de aprendizaje activo se proporcionan para adaptarse a diferentes estilos de aprendizaje cognitivo.

A Problem-based Guide to Basic Genetics de Donald Cronkite del Hope College. Esta breve guía da a estudiantes un método sistemático para resolver problemas de genética, junto con numerosos problemas resueltos y problemas de práctica.

Spanish Glossary. Este glosario de términos de biología en español está disponible para estudiantes de habla hispana.

Audio Study Tools. Esta edición de *Biology* está acompañada de útiles herramientas de estudio, que contienen valiosa información y repasos de conceptos importantes, términos clave, preguntas y sugerencias de estudio. Los estudiantes pueden descargar las herramientas de audio para estudiar.

Virtual Biology Laboratory 4.0. Ahora con interfase actualizada para el usuario, estos 14 experimentos de laboratorio en línea permiten a estudiantes "hacer" ciencia al tener acceso a datos, realizar experimentos simulados y usar información para explicar conceptos biológicos. Las actividades asignadas fluyen automáticamente al libro de calificaciones del profesor. Las actividades que los estudiantes se asignen a sí mismos les piden planear sus procedimientos acerca de una pregunta experimental y a escribir sus resultados.

Recursos adicionales para profesores

El ejemplar de exámenes de esta edición para el profesor contiene un paquete completo de suplementos impresos y de multimedios, incluyendo recursos en línea, que pueden adquirir los estudiantes aventajados. Solicite informes a su representante local de ventas.

AGRADECIMIENTOS

El desarrollo y producción de la novena edición de *Biología* ha requerido una amplia interacción y colaboración entre los autores y muchas personas del ambiente de familia, social y profesional. Agradecemos la ayuda y apoyo de nuestros editores, colegas, estudiantes, familia y amigos. La preparación de un libro de esta complejidad es todo un desafío y exige de todo un equipo profesional unido, con talento y diligente. Apreciamos las contribuciones de todos los miembros del personal editorial y de producción de Brooks/Cole-Cengage Learning que trabajaron en esta novena edición de *Biology*. Agradecemos a nuestra editora Yolanda Cossio por su entrega a esta obra de *Biology* y por trabajar tan estrechamente con nosotros en todo el proceso de desarrollo y producción. También agradecemos la ayuda de nuestro Editor de Desarrollo, Christopher Delgado, que con toda diligencia nos mantuvo al tanto y coordinó numerosos aspectos de este complejo proyecto.

Damos las gracias a Tom Ziolkowski, nuestro Gerente de Marketing, cuya experiencia aseguró que los estudiantes se enteraran de nuestra novena edición.

Apreciamos la ayuda del Director Principal del Proyecto de Contenido, Hal Humphrey, que guió todo el proceso de producción del proyecto.

Agradecemos a las Asistentes Editoriales Brandusa Radoias y Joshua Taylor por proporcionarnos rápidamente los recursos siempre que los necesitamos.

Damos las gracias al Director Creativo Rob Hugel, Director de Figuras y al Diseñador de Portadas John Walker, así como al Diseñador

de Texto Tani Hasegawa. También damos las gracias a Jean Thompson por crear el prefacio del instructor.

Apreciamos el trabajo de Lauren Oliveira, Editora de Medios, quien coordinó los muchos componentes de alta tecnología de los aspectos computarizados de nuestro *Sistema de Aprendizaje*. Agradecemos a Alexis Glubka, Editor Asistente, por coordinar los suplementos impresos.

Estamos agradecidos a nuestra Editora de Producción, Joan Keyes de Dovetail Publishing Services, por coordinar a los muchos editores que intervinieron en la preparación de esta edición y reunir las miles de complejas piezas del proyecto para producir *Biology*, Novena Edición. Valoramos el cuidadoso trabajo de nuestra Editora de Copias, Susan Gall, que con paciencia nos ayudó a mantenernos consistentes y mejorar el manuscrito. Agradecemos a Amanda Bickel de Precision Graphics por ayudarnos grandemente a mejorar el programa de figuras para este libro. También apreciamos el trabajo del Editor de Fotografías Tim Herzog de Bill Smith Group por ayudarnos a hallar excelentes imágenes. Apreciamos la ayuda, paciencia y duro trabajo de nuestro equipo de producción. Nuestro programa para este proyecto fue muy demandante; a veces, parecía que todo el equipo trabajaba sin interrupción. Cuando enviamos un e-mail a las 11 p.m. o durante el fin de semana, con frecuencia recibíamos una respuesta inmediata.

Estos profesionales tan dedicados y muchos otros del equipo de Brooks/Cole dieron su experiencia, atención, paciencia y buen humor necesarios para producir *Biology,* Novena Edición. Les agradecemos su ayuda y apoya en todo este proyecto.

Agradecemos a la Dra. Susan Pross, Universidad de South Florida, College of Medicine, por sus útiles sugerencias para actualizar el capítulo de inmunología. Agradecemos la ayuda de la Dra. Amy Solomon, de ginecología y obstetricia, por su colaboración respecto a partos, nacimientos, contraceptivos y enfermedades de transmisión sexual. Apreciamos la experta ayuda de Mary Kay Hartung, Especialista de Investigación e Información de la Florida Gulf Coast University, en cuya ayuda nos apoyamos siempre que teníamos dificultad para hallar los estudios de investigación necesarios y otras informaciones. Agradecemos a la estudiante de doctorado Lois Ball de la Universidad de South Florida, quien calculó barras de escala para muchas de las fotomicrografías. Estamos agradecidos a Mical Solomon por su ayuda en computadoras.

Agradecemos a nuestras familias y amigos por su comprensión, apoyo y estímulo cuando luchábamos en las muchas revisiones e intensas fechas límite para entregas. Especialmente agradecemos a la Dra. Kathleen M. Heide, Freda Brod, Alan Berg, Jennifer y Pat Roath, Dr. Charles Martin y Margaret Martin por su apoyo y aportaciones.

Nuestros colegas y estudiantes que han utilizado nuestro libro nos han dado valiosas sugerencias al compartir sus respuestas a ediciones anteriores de *Biology.* Les agradecemos y les pedimos de nuevo sus comentarios y sugerencias cuando utilicen esta nueva edición. Pueden comunicarse con nosotros por Internet a nuestra página www.CengageBrain.com o a través de nuestros editores de Brooks/Cole, una división de Cengage Learning.

Expresamos nuestro agradecimiento a los muchos biólogos que han leído el manuscrito durante las diversas etapas de su desarrollo y nos dieron sus valiosas sugerencias para mejorarlo. Los revisores para la novena edición incluyen a las siguientes personas:

Karl Aufderheide, Texas A & M University
Felicitas Avendano, Grand View College, Iowa
Brian Bagatto, University of Akron
Catherine Black, Idaho State University
Susan Boothe, Alabama Southern Community College
Mark Browning, Purdue University
Jill Buettner, Richland College
Doug Burks, Wilmington College, Ohio
David Byres, Florida Community College at Jacksonville
Geoffrey Church, Fairfield University
Reggie Cobb, Nash Community College
Barbara Collins, California Lutheran University
Karen Curto, University of Pittsburgh
Phillippa Drennan, Loyola Marymount University
James DuMond, Texas Southern University
Wayne Elisens, University of Oklahoma
Cheryld Emmons, Alfred University, New York
Suzanne Gollery, Sierra Nevada College
Jack Holt, Susquehanna University
Ursula Howson, Monmouth University
Ken Klemow, Wilkes University
Paula Lemons, Duke University
Diana Lipscomb, George Washington University
Christopher Loretz, University of Buffalo
Kathi Maleug, University of Colorado at Colorado Springs
Paul Manos, Duke University
Helen McDearman, University of Tennessee at Chattanooga
Virginia McDonough, Hope College
Betsy Morgan, Lonestar College
Dana Nayduch, Georgia Southern University
Onesimus Otieno, Oakwood University
Michael Pallidino, Monmouth College
Craig Peebles, University of Pittsburgh
Ed Perry, Faulkner State Community College
Eric Ribbens, Western Illinois University
Laurel Roberts, University of Pittsburgh
Darrin Rubino, Hanover College, Indiana
Timothy Schuh, St. Cloud State University
Sharon Thoma, University of Wisconsin
Joanne Tillotson, Purchase College, State University of New York
Timothy Tripp, Sam Houston State University
Paul Trombley, Florida State University
Mary Tyler, University of Maine
Fred Wasserman, Boston University
Susan Whittemore, Keene State College
Lawrence Williams, University of Houston
Steven Wilt, Bellarmine College, Kentucky
Robert Yost, Indiana University–Purdue University, Indianapolis
Wendy Zomlefer, University of Georgia

También nos gustaría dar gracias a cientos de revisores de ediciones previas, tanto profesores como estudiantes, que son demasiado numerosos para mencionarlos aquí. Hicieron preguntas para reflexionar, nos dieron nuevas perspectivas, ofrecieron palabras alternativas para aclarar pasajes difíciles, y nos informaron de posibles errores. Estamos verdaderamente en deuda con su excelente retroalimentación. Sus sugerencias nos han ayudado a mejorar cada una de las ediciones de *Biology*.

Al estudiante

La biología es una disciplina científica llena de desafíos. Los miles de estudiantes a quienes hemos dado clases diferían en sus objetivos vitales y en sus estilos de aprendizaje. Algunos tenían una excelente formación en ciencias; otros, bastante mala. Cualquiera que fuera esa formación, es común que los estudiantes que reciben su primer curso de biología universitaria encuentren que es más difícil de lo que esperaban.

El *Sistema de aprendizaje* que utilizamos en este libro se describe en el Prefacio. El uso de las estrategias del *Sistema de Aprendizaje* ayudará al estudiante a dominar el lenguaje y conceptos de biología. También deseará usar las muchas herramientas en línea de que disponen los estudiantes de *Biology*. Estas herramientas, también descritas en el Prefacio, incluyen *Aplia*, *CengageNOW* y *Biology CourseMate*. Además de estas estrategias de aprendizaje, el lector puede hacer que la tarea de aprender biología sea más fácil si usa los métodos que han sido eficaces para una amplia gama de nuestros estudiantes durante años.

Hacer un programa de estudio

Muchos compañeros profesores sugieren que los estudiantes deben estudiar tres horas por cada hora de clase. Esta inversión en tiempo es una de las principales diferencias entre la preparatoria y la universidad. Para tener éxito a nivel académico, los estudiantes universitarios deben aprender a manejar con eficiencia su tiempo. El número real de horas que pasen estudiando biología tendrá variación dependiendo de la rapidez con que aprendan el material, así como de la carga del curso y responsabilidades personales, como son horarios de trabajo y compromisos familiares.

Los estudiantes más brillantes son a menudo los que están mejor organizados. Al principio del semestre, haga un detallado calendario diario. Marque las horas que tenga de clase, junto con el tiempo de desplazamiento hacia la universidad. Una vez que tenga el plan de estudio, agregue a su calendario las fechas de todos los exámenes, cuestionarios, trabajos académicos e informes. Como recordatorio, también es útil agregar una nota por cada examen o asignatura importantes una semana antes del examen o del día especificado. A continuación, al calendario agregue su horario de trabajo y otros compromisos personales. El uso del calendario ayuda a hallar tiempos de estudio más cómodos.

Muchos de nuestros mejores estudiantes reservan 2 horas al día para estudiar biología en lugar de depender de una sesión semanal de maratón de 8 a 10 horas durante el fin de semana (cuando esa clase de sesión raras veces ocurre). Anote sus horas de estudio en su calendario diario y apéguese a su horario.

Determinar si el profesor resalta la materia del texto o apuntes tomados en clase

Algunos profesores aplican exámenes con base casi exclusivamente en el material tratado en clase; otros, se apoyan en la mayor parte o en casi todo lo que aprenden sus estudiantes. Averigüe cuáles son los requisitos del profesor porque la manera de estudiar variará de acuerdo con esto.

Cómo estudiar cuando los profesores aplican exámenes sobre el material presentado en clase

Si las clases son la principal fuente de preguntas de examen, tome apuntes en la forma más completa y organizada que sea posible. Antes de ir a clase, haga un breve repaso del capítulo, identificando términos clave y examinando las figuras principales, de modo que pueda tomar apuntes de manera eficiente. No pase más de 1 hora en esto.

No más de 24 horas después de la clase, reescriba sus notas pero esta vez léales y haga anotaciones al margen acerca de algún punto que no le quede claro. A continuación lea el material correspondiente en su libro. Resalte o subraye cualquier sección que aclare dudas o preguntas que tuviera en sus notas. Lea todo el capítulo, incluyendo las partes que no se hayan tratado en clase. Esta información adicional ampliará sus conocimientos y le ayudará a entender los conceptos clave.

Después de leer el texto, estará listo para reescribir sus notas, incorporando material correspondiente del texto. También ayuda usar el Glosario para hallar definiciones de términos poco conocidos. Muchos estudiantes hacen un conjunto de tarjetas de términos y conceptos clave a modo de estudio. Esas tarjetas son herramientas útiles que ayudan a aprender terminología científica, son portátiles y se pueden usar a veces cuando no es posible otra forma de estudio, por ejemplo al viajar en autobús.

Las tarjetas no son eficaces cuando el estudiante trata de anticiparse al profesor(a) ("Ella no preguntará esto, de modo que no haré otra tarjeta para eso"); también son un estorbo cuando los estudiantes se apoyan casi exclusivamente en ellas; estudiarlas en lugar de leer el texto es casi como leer la primera página de cada capítulo de una novela de misterio: es difícil llenar las partes faltantes porque se aprende información en forma desorganizada.

Cómo estudiar cuando los profesores aplican exámenes sobre material del libro

Si las lecturas asignadas del libro de texto van a ser objeto de examen, debería usar el libro de manera intensiva. Después de leer la introducción del capítulo, lea la lista de Objetivos de aprendizaje de la primera sección. Estos objetivos están escritos en términos de comportamiento, es decir, piden al estudiante que "haga" algo para demostrar el dominio de sus conocimientos. Los objetivos dan al estudiante un conjunto concreto de objetivos para cada sección del capítulo. Al final de cada sección, se encuentran unas preguntas de repaso sobre los Objetivos de aprendizaje. Compruebe por sí mismo las respuestas, revisando el material para comprobarlas.

Lea activamente cada una de las secciones del capítulo; muchos estudiantes leen y estudian en forma pasiva. Un lector activo siempre tiene preguntas en la mente y constantemente establece relaciones. Por

ejemplo, existen muchos procesos que deben entenderse en biología. No trate de aprenderlos de memoria, sino que debe pensar en causas y efectos de modo que todo proceso se convierte en todo un caso. En última instancia, verá que muchos procesos están relacionados entre sí por elementos comunes.

Es probable que tenga que leer cada capítulo dos o tres veces antes de dominar el material. La segunda y tercera serán mucho más fáciles que la primera, porque estará reforzando conceptos que ya ha aprendido parcialmente.

Después de leer el capítulo, escriba un compendio de cuatro a seis páginas del capítulo usando para ello subtítulos del cuerpo del compendio (los títulos de primer nivel están en negritas, en color y todas en mayúsculas; los de segundo nivel están en color y no todos en mayúsculas). Amplíe su compendio al agregar conceptos importantes y términos en negritas con definiciones. Use este compendio cuando prepare su examen.

Ahora es el momento de examinarse a sí mismo. Conteste las preguntas de Evalúe su comprensión y verifique sus respuestas. Escriba respuestas a cada una de las preguntas de Pensamiento crítico. Por último, repase los Objetivos de aprendizaje del Resumen con Términos clave y trate de contestarlas antes de leer el resumen que se proporciona. Si su profesor(a) que parte del examen o parte de él será de respuestas cortas o estará en formato de ensayo, escriba la respuesta de cada Objetivo de aprendizaje. Recuerde que ésta es una evaluación. Si no sabe la respuesta a una pregunta, encuéntrela en el texto; si no puede hallar la respuesta, use el índice.

Aprender el vocabulario

Un escollo para muchos estudiantes es aprender los numerosos términos que conforman el lenguaje de biología. De hecho, sería mucho más difícil aprender y enseñar biología si no tuviéramos esta terminología, ya que estos términos son realmente herramientas para pensar. En general, aprender esta terminología se hace más fácil si se entiende que casi todos los términos son modulares, formados en su mayor parte por raíces latinas y griegas; una vez aprendidos muchos de éstos, el estudiante tendrá una buena idea del significado de una nueva palabra aun antes de definirla. Por esta razón, hemos incluido el Apéndice C, Comprensión de términos biológicos. Para estar seguro de que entiende la definición precisa de un término, use el Índice y el Glosario. Cuanto más use términos biológicos al hablar o escribir, se sentirá más cómodo.

Formar un grupo de estudio

El aprendizaje se facilita si parte del estudio se realiza en un grupo pequeño. En un grupo de estudio, los papeles del profesor y el estudiante se pueden intercambiar: una buena forma de aprender una materia es enseñándola. Un grupo de estudio permite enfrentar desafíos en un ambiente no agresivo y puede dar algún apoyo emocional. Los grupos de estudio son eficientes herramientas de aprendizaje cuando se combinan con estudio individual de texto y apuntes tomados en clase. No obstante, si algún miembro del grupo de estudio no se ha preparado para la reunión estudiando antes por su cuenta, la sesión de estudio puede ser una pérdida de tiempo.

Preparación para el examen

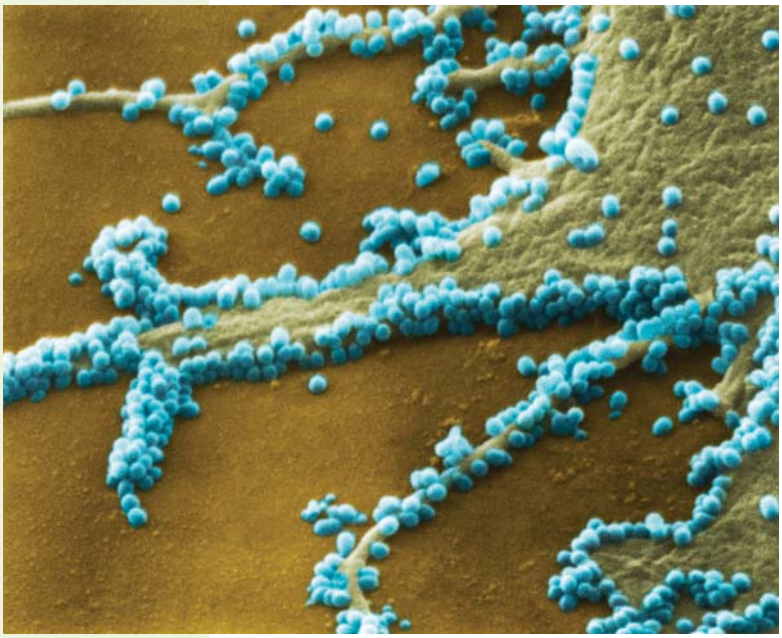
Su calendario le indicará que falta una semana para su primer examen de biología. Si ha estado siguiendo estas sugerencias, estará bien preparado y sólo necesitará un poco de repaso de último minuto. No se hace necesario estudiar toda la noche.

Durante la semana antes del examen, pase 2 horas diarias estudiando activamente sus apuntes tomados en clase o sus compendios de capítulo. Es útil que muchos estudiantes lean en voz alta estos apuntes (la mayoría de las personas escuchan lo que se dice). Empiece por la primera lección o capítulo que se incluya en el examen y continúe en el orden del programa de estudios en clase. Deténgase cuando haya llegado al final de su período de estudio de 2 horas; al día siguiente, empiece en donde se detuvo el día anterior. Cuando llegue al final de sus notas, empiece de nuevo y estúdielas una segunda vez. La segunda o tercera vez que las estudie ya debe estar familiarizado con la materia. En esta fase, utilice su libro sólo para responder preguntas o aclarar puntos importantes.

La noche anterior al examen, haga un repaso ligero de la materia del examen, cene bien y duerma toda la noche. En esta forma, llegará a clase al día siguiente con el cuerpo (y la mente) bien descansado y la confianza de estar bien preparado.

Eldra P. Solomon
Linda R. Berg
Diana W. Martin

1 Una visión de la vida



NIBSC/Science Photo Library

El virus H1N1 es la causa de la influenza H1N1 (gripe). Las partículas del virus H1N1 (azul) son visibles en la célula (verde). Cuando esta cepa de virus emergió, el sistema inmunológico humano no reconocía su nueva combinación de genes. Como resultado, el virus se propagó fácilmente, causando una pandemia. El color de la micrografía electrónica de barrido (SEM) ha sido mejorado.

CONCEPTOS CLAVE

1.1 Los temas básicos de biología incluyen evolución, transferencia o flujo de información y transferencia o flujo de energía.

1.2 Las características de la vida incluyen estructura celular, crecimiento y desarrollo, metabolismo autorregulador, respuesta a los estímulos, y reproducción.

1.3 La organización biológica es jerárquica e incluye moléculas, célula, tejido, órgano, sistema de órganos e individuo; la organización ecológica incluye la población, comunidad, ecosistema y biosfera.

1.4 La transferencia de información incluye la del ADN de una generación a la siguiente, la transmisión de señales químicas y eléctricas dentro de las células de cada organismo y entre ellas, y de los productos químicos, así como de la información visual y sonora que permiten en conjunto a los organismos comunicarse unos con otros e interactuar con su entorno.

1.5 Los individuos y ecosistemas enteros dependen de un aporte continuo de energía. La energía fluye dentro de las células y de un organismo a otro.

1.6 La evolución es el proceso mediante el cual los organismos de las poblaciones cambian con el tiempo, adaptándose a las modificaciones en su entorno; el árbol de la vida incluye tres ramas principales, o dominios de vida.

1.7 Los biólogos se preguntan, formulan hipótesis, hacen predicciones y recogen datos de una cuidadosa observación y experimentación, y con base en sus resultados, llegan a conclusiones.

El brote de influenza H1N1 (gripe) se convirtió en el centro de atención mundial en abril de 2009. En pocos meses, más de 200 países habían notificado casos confirmados de esta enfermedad viral, la gripe H1N1 había causado miles de muertes. De acuerdo con Centros para el Control y Prevención de Enfermedades (CDC), de Estados Unidos, más de 200 agentes patógenos conocidos (organismos causantes de enfermedades) tienen el potencial de amenaza mundial. Históricamente, las cepas virales nuevas han cobrado muchas vidas humanas. Por ejemplo, en 1918, una pandemia de gripe mató a más de 20 millones de personas en todo el mundo. Los epidemiólogos advierten que aún hoy en día una pandemia de gripe podría matar a millones de personas. Las pandemias como la gripe H1N1 tienen un impacto global negativo. Afectan muchos aspectos de la vida, como la economía, los viajes, el turismo y la educación.

Armados con nueva tecnología, los biólogos trabajan estrechamente con profesionales de la salud pública y de otras áreas de la salud para prevenir pandemias peligrosas. Cuando surge un nuevo agente causante de enfermedad, los biólogos estudian sus relaciones evolutivas con patógenos conocidos. Por ejemplo, los investigadores han determinado que la pandemia de gripe de 1918 fue causada por el virus de influenza A (H1N1) que pudo haber mutado y recientemente emergido de una cepa porcina o aviar. La cepa de H1N1 que fue identificada en 2009 estuvo relacionada con el patógeno de 1918.

Los biólogos determinaron que la cepa de H1N1 de 2009 evolucionó a partir de una combinación de cepas de este virus provenientes de cerdos, aves y seres humanos infectados. Además encontraron que esta cepa de H1N1 contiene una combinación única de segmentos de genes para los que los humanos no tienen inmunidad preexistente.

Conocer acerca de los orígenes de los virus proporciona pistas importantes sobre su estructura y comportamiento, y sugiere hipótesis para combatirla. Entonces, los científicos deben probar sus hipótesis en el laboratorio. Los investigadores fueron capaces de determinar los antígenos (ciertas proteínas) en la superficie del H1N1. Estos antígenos se unen con los receptores de las células humanas para infectarlas. Con base en estudios detallados de la gripe H1N1, la vacuna se desarrolló rápidamente.

Los agentes patógenos pueden atacar y expandirse rápidamente, y la continua evolución de los patógenos resistentes a los medicamentos constituye un reto importante. Las nuevas variedades de H1N1 siguen apareciendo, y los investigadores los deben caracterizar de forma rápida y evaluar su virulencia potencial. Los científicos predicen que las nuevas variedades pueden mostrar una mayor resistencia a los medicamentos y pueden ser más virulentas. Además, las vacunas que se han desarrollado recientemente podrían no ser efectivas. Las enfermedades emergentes se tratarán más adelante en el capítulo 24.

Este es un momento excitante para estudiar **biología**, la ciencia de la vida. Los importantes y nuevos descubrimientos biológicos que se están haciendo casi a diario afectan cada aspecto de nuestras vidas, incluyendo la salud, alimentación, seguridad, interacción con otras personas y seres vivos y con el entorno ambiental del planeta. Los conocimientos que surgen proporcionan nuevos puntos de vista acerca de la especie humana y de los millones de otros organismos con los que compartimos este planeta. La biología afecta nuestras decisiones personales, gubernamentales y sociales. Por ejemplo, se necesita un esfuerzo combinado de todos los niveles de la sociedad humana para proporcionar los recursos y conocimientos a fin de enfrentar los desafíos de una pandemia mundial.

Sea cual sea su especialidad universitaria o el objetivo de su carrera, los conocimientos de los conceptos biológicos son una herramienta vital para la comprensión de nuestro mundo y para cumplir con muchos de los retos personales, sociales y globales a los que nos enfrentamos. Entre estos desafíos están la creciente población humana, la disminución de la diversidad biológica, la disminución de los recursos naturales, el cambio climático global y la prevención y cura de enfermedades, tales como enfermedades del corazón, cáncer, diabetes, enfermedad de Alzheimer, síndrome de inmunodeficiencia adquirida (SIDA), y la gripe. Enfrentar estos desafíos requerirá de los esfuerzos combinados de biólogos y otros científicos, profesionales de la salud, educadores, políticos y ciudadanos con información de biología.

Este libro es un punto de partida para la exploración de la biología. Le proporcionará los conocimientos básicos y las herramientas para ser parte de esta fascinante ciencia, así como un miembro más informado de la sociedad.

1.1 TRES TEMAS BÁSICOS

OBJETIVO DE APRENDIZAJE

1 Describir los tres temas básicos de la biología.

En este primer capítulo se presentan los tres temas básicos de la biología. Ellos están conectados entre sí y con casi todos los conceptos que se analizan en este libro.

1. **Evolución.** Las poblaciones de organismos han evolucionado a través del tiempo a partir de formas primitivas de vida. Los científicos han acumulado una gran cantidad de evidencia que muestra que las diversas formas de vida en este planeta están relacionadas entre sí y que las poblaciones han *evolucionado*, es decir, han cambiado con el tiempo, a partir de las primeras formas de vida. El proceso de *evolución* es el marco para la ciencia de la biología y es un tema importante de este libro.
2. **Transferencia o flujo de información.** La información se debe transmitir dentro y entre los organismos, y éstos deben poder recibir información de su entorno. La supervivencia y la función de cada célula y cada organismo dependen de la transmisión ordenada de la información. La evolución depende de la transmisión de la información genética de una generación a otra.
3. **Transferencia o flujo de energía**. Todos los procesos de la vida, incluyendo miles de reacciones químicas que mantienen la organización de la vida, requieren de un aporte continuo de energía. La mayor parte de la energía utilizada por los seres vivos proviene de la luz solar. La energía del Sol se transfiere a través de sistemas vivientes desde los productores a los consumidores; los descomponedores obtienen energía de los cadáveres y de desechos de los productores y consumidores de los que se alimentan. La energía también se transfiere continuamente de un compuesto químico a otro dentro de cada célula.

La evolución, la transferencia de información y la transferencia de energía son las fuerzas que dan características únicas a la vida. Este estudio de la biología se inicia con el desarrollo de un conocimiento más preciso de las características fundamentales de los sistemas vivos.

Repaso

- ¿Por qué la evolución, la transferencia de información y transferencia de energía se consideran básicas para la vida?
- ¿Qué significa el término *evolución* aplicado a poblaciones de organismos?

1.2 CARACTERÍSTICAS DE LA VIDA

OBJETIVO DE APRENDIZAJE

2 Distinguir entre seres vivos y cosas no vivas mediante la descripción de rasgos que caracterizan a los organismos vivos.

Es fácil reconocer que un árbol de pino, una mariposa, y un caballo son seres vivos, mientras que una roca no lo es. A pesar de su diversidad, los organismos que habitan en nuestro planeta comparten un conjunto de características comunes que los distinguen de las cosas inertes. Estas características incluyen una clase precisa de organización, crecimiento y desarrollo, de metabolismo autorregulado, la capacidad de responder a los estímulos, reproducción y la adaptación al cambio ambiental.

Los organismos están compuestos por células

Aunque varían mucho en tamaño y apariencia, todos los organismos consisten de unidades básicas llamadas **células**. Las nuevas células se forman sólo por la división de células previamente existentes. Como se analizará en el capítulo 4, estos conceptos se expresan en la **teoría celular**, un concepto unificador fundamental de la biología.

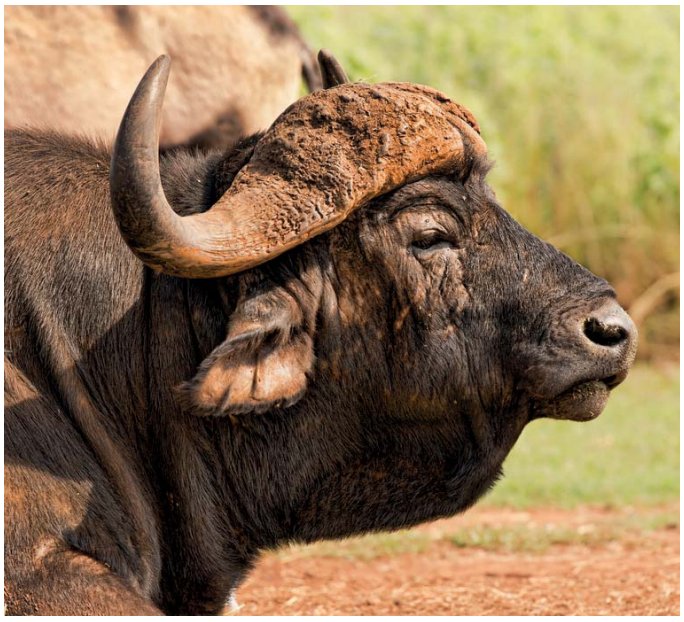
Algunas de las formas más simples de vida, como los protozoarios, son organismos **unicelulares**, lo que significa que cada uno consta de una sola célula (**FIGURA 1-1**). Por el contrario, el cuerpo de un perro o un árbol de arce están formados de miles de millones de células. En este tipo de organismos **multicelulares** complejos, los procesos de la vida dependen de las funciones coordinadas de sus componentes celulares que pueden estar organizadas en forma de tejidos, órganos y sistemas de órganos.

Cada célula está envuelta por una **membrana plasmática** que la protege y separa del medio ambiente externo que la rodea. La membrana plasmática regula el paso de materiales entre la célula y su entorno. Las células tienen moléculas especializadas que contienen instrucciones genéticas y transmiten información genética. En la mayoría de las células, las instrucciones genéticas están codificadas en el ácido desoxirribonucleico, conocido simplemente como **ADN**. Las células normalmente tienen estructuras internas llamadas orgánulos u **organelos** que están especializados para realizar funciones específicas.

Fundamentalmente hay dos tipos diferentes de células: procariotas y eucariotas. Las **células procariotas** son exclusivas de las bacterias y organismos microscópicos llamados *arqueas*. Todos los otros organismos se caracterizan por sus **células eucariotas**. En general estas células contienen diversos orgánulos delimitados por membranas, incluyendo un **núcleo**, que alberga el ADN. Las células procariotas son estructuralmente más simples, no tienen un núcleo ni otros orgánulos delimitados por membranas.

Mike Abbey/Visuals Unlimited, Inc.

(a) Los organismos unicelulares constan de una compleja organización de la célula que realiza todas las funciones esenciales para la vida. Los ciliados como este *Paramecium*, se mueven batiendo sus cilios de aspecto piloso.



© Andre Valadao/Shutterstock

(b) Los organismos multicelulares, como este búfalo africano (*Syncerus caffer*) y la hierba que pastan, pueden consistir en miles de millones de células especializadas para realizar funciones específicas.

FIGURA 1-1 **Formas de vida unicelulares y multicelulares**

Los organismos crecen y se desarrollan

El **crecimiento biológico** implica un aumento en el tamaño de las células individuales de un organismo, en el número de células, o en ambos. El crecimiento puede ser uniforme en las diversas partes de un organismo, o puede ser mayor en algunas partes que en otras, haciendo que las proporciones del cuerpo cambien a medida que se produce el crecimiento. Algunos organismos, por ejemplo la mayoría de los árboles, continúan creciendo durante toda su vida. Muchos animales tienen un período de crecimiento definido que termina cuando se alcanza el tamaño característico de adulto. Un aspecto interesante del proceso de crecimiento es que cada parte del organismo sigue funcionando normalmente a medida que crece.

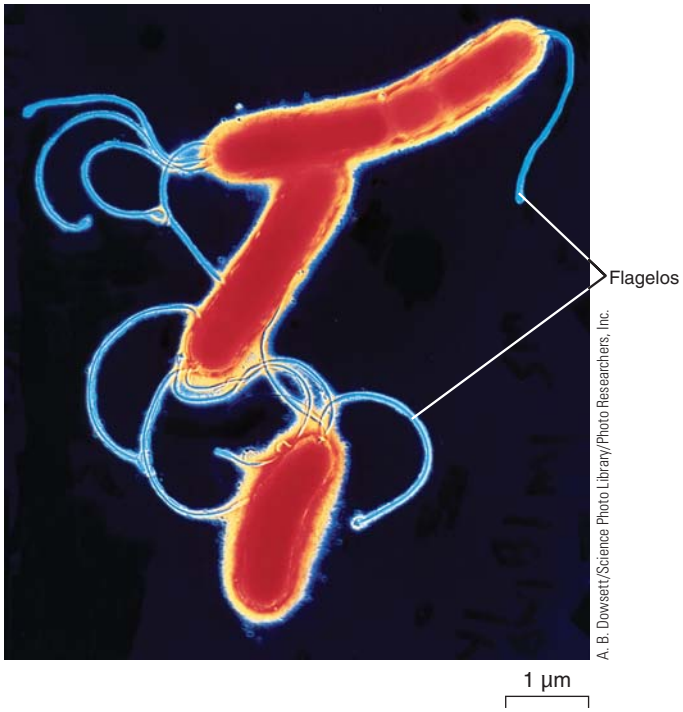
Los organismos vivos se desarrollan conforme crecen. El **desarrollo** incluye todos los cambios que tienen lugar durante la vida de los organismos. Al igual que muchos otros organismos, cada ser humano comienza su vida como un huevo fertilizado, que crece y se desarrolla. Las estructuras y la forma del cuerpo que se desarrollan están delicadamente adaptadas a las funciones que el organismo debe realizar.

Los organismos regulan sus procesos metabólicos

Dentro de todos los organismos, se realizan reacciones químicas y transformaciones de energía que son esenciales para la nutrición, el crecimiento y la reparación de las células, y la conversión de energía en formas útiles. La suma de todas las actividades químicas del organismo es su **metabolismo**.

Los procesos metabólicos ocurren de manera continua en todos los organismos, y deben ser cuidadosamente regulados para mantener la **homeostasis**, un ambiente interno adecuado y equilibrado. Cuando se ha elaborado una cantidad suficiente de un producto celular, se debe disminuir o suspender su producción. Cuando se requiere una sustancia en particular, se deben activar los procesos celulares que la producen. Estos *mecanismos homeostáticos* son sistemas de control de autorregulación que son muy sensibles y eficientes.

La regulación de la concentración de la glucosa (un azúcar simple) en la sangre de los animales complejos es un buen ejemplo de un mecanismo homeostático. Sus células requieren un suministro constante de moléculas de glucosa, que se desdobla o rompe para obtener energía. El sistema circulatorio proporciona glucosa y otros nutrientes a todas las células. Cuando la concentración de glucosa en la sangre se eleva por encima de los límites normales, el exceso de glucosa se almacena en el hígado y en las células musculares en forma de glucógeno. Si usted no come durante unas cuantas horas, la concentración de glucosa empieza a bajar. Su cuerpo convierte los nutrientes almacenados en glucosa, regresando los niveles normales de glucosa en la sangre. Cuando la concentración de glucosa disminuye, usted siente hambre y al comer se restauran los nutrientes.



A. B. Dowsett/Science Photo Library/Photo Researchers, Inc.

FIGURA 1-2 Movimiento biológico

Estas bacterias (*Helicobacter pylori*), equipadas con flagelos para su locomoción, se han relacionado con las úlceras de estómago. La fotografía fue tomada con un microscopio electrónico de barrido. Las bacterias no son realmente de color rojo y azul. Su color se ha mejorado artificialmente.

Los organismos responden a estímulos

Todas las formas de vida responden a **estímulos**, a los cambios físicos o químicos en su ambiente interno o externo. Los estímulos que provocan una respuesta en la mayoría de los organismos son los cambios en el color, intensidad o dirección de la luz; cambios de temperatura, presión, o el sonido; y cambios en la composición química del suelo, del aire o del agua circundante. Responder a estímulos implica movimiento, aunque no siempre locomoción (moverse de un lugar a otro).

En los organismos simples, el individuo entero puede ser sensible a los estímulos. Ciertos organismos unicelulares, por ejemplo, responden a la luz brillante retirándose. En algunos organismos, la locomoción se logra mediante la lenta formación de prolongaciones o seudópodos de la célula, el proceso de *movimiento ameboide*. Otros organismos se mueven batiendo las diminutas extensiones pilosas de la célula llamadas **cilios** o de estructuras más grandes conocidas como **flagelos** (**FIGURA 1-2**). Algunas bacterias se mueven haciendo rotar sus flagelos.

La mayoría de los animales se mueven de forma muy evidente. Se menean, gatean, nadan, corren o vuelan debido a la contracción de sus músculos. Las esponjas, corales y ostras tienen un nado libre en sus estadios larvarios, pero como adultos la mayoría son **sésiles**, lo que significa que no se pueden mover de un lugar a otro. De hecho, pueden permanecer firmemente unidos a una superficie, tal como el fondo del mar o una roca. Muchos organismos sésiles tienen cilios o flagelos que baten rítmicamente, llevándoles alimentos y oxígeno del agua circundante. Los animales complejos, como los saltamontes, lagartos, y los seres humanos, tienen células altamente especializadas que responden a tipos específicos de estímulos. Por ejemplo, las células de la retina del ojo de los vertebrados responden a la luz.

Aunque las respuestas pueden no ser tan obvias como las de los animales, las plantas responden a la luz, a la gravedad, al agua, al tacto, y otros estímulos. Por ejemplo, todas las plantas orientan sus hojas hacia el Sol y crecen hacia la fuente de luz. Muchas de las respuestas de las plantas implican diferentes tasas de crecimiento de varias partes del cuerpo de la planta. Algunas plantas, como la Venus atrapamoscas de los pantanos de Carolina, son muy sensibles al tacto y capturan insectos (**FIGURA 1-3**). Sus hojas están articuladas a lo largo de la nervadura, y tienen un olor que atrae a los insectos. Los pelos se activan sobre la superficie de la hoja al detectar la llegada de un insecto y estimulan a la hoja para que se doble. Cuando se unen los bordes, se entrelazan, impidiendo el escape de los insectos. Enseguida la hoja segrega enzimas que matan y digieren al insecto. La Venus atrapamoscas por lo general crece en suelo deficiente de nitrógeno. La planta obtiene parte del nitrógeno necesario para su crecimiento de los insectos que se "come".

© Gemsbok/Dreamstime

(a) Los pelos en la superficie de las hojas de la Venus atrapamoscas (*Dionaea muscipula*) detectan el toque de un insecto, y la hoja responde doblándose.

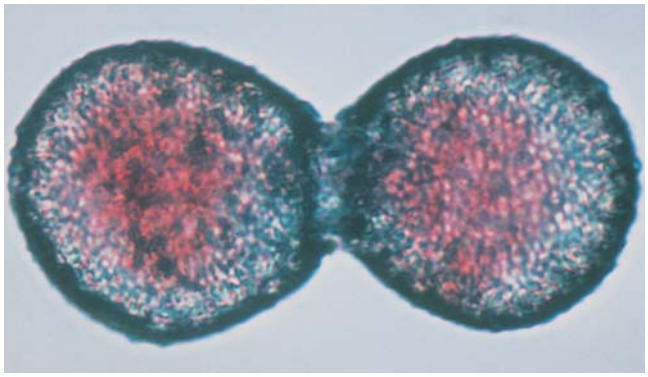
David M. Dennis/Tom Stack & Associates

(b) Los bordes de la hoja se juntan y entrelazan, para impedir que la mosca se escape. Entonces la hoja segrega enzimas que matan y digieren el insecto.

FIGURA 1-3 Plantas que responden a estímulos

Los organismos se reproducen

Hace tiempo, la gente pensaba que los gusanos surgían de forma espontánea a partir de la crin del caballo en una



Cabisco/Visuals Unlimited, Inc.

100 µm

(a) Reproducción asexual. Un individuo da lugar a dos o más descendientes que son similares al progenitor. Esta imagen muestra la división de la *Difflugia*, una ameba unicelular, para formar dos amebas.

L. E. Gilbert/Biological Photo Service

(b) Reproducción sexual. Generalmente, cada uno de los dos progenitores contribuye con un gameto (espermatozoide u óvulo). Los gametos se fusionan para producir los descendientes, cada uno de los cuales tienen una combinación de las características de ambos padres. Esta imagen muestra un par de moscas tropicales apareándose.

FIGURA 1-4 Reproducción asexual y sexual

cubeta de agua, las larvas a partir de la carne en descomposición, y las ranas a partir del lodo del Nilo.

Gracias al trabajo de varios científicos, entre ellos el médico italiano Francesco Redi en el siglo XVII y el químico francés Louis Pasteur en el siglo XIX, se sabe que todos los organismos provienen de otros organismos ya existentes.

Los organismos simples, como las amebas, se perpetúan por **reproducción asexual** (**FIGURA 1-4a**). Cuando una ameba ha crecido hasta un tamaño determinado, se reproduce dividiéndose a la mitad para formar dos nuevas amebas. Antes de que se divida una ameba, su material hereditario (conjunto de *genes*) se duplica, y un conjunto completo se distribuye en cada nueva célula. Excepto por el tamaño, cada nueva ameba es similar a la célula progenitora. La única manera de que se produzca la variación en un organismo de reproducción asexual es por *mutación* genética, un cambio permanente en los genes.

En la mayoría de las plantas y animales, la **reproducción sexual** se lleva a cabo por la fusión de un óvulo y un espermatozoide para formar un óvulo fecundado (**FIGURA 1-4b**). El nuevo organismo se desarrolla a

© Uryadnikov Sergey/Shutterstock

FIGURA 1-5 Adaptaciones

Estas cebras de Burchell (*Equus burchelli*), fotografiadas en Tanzania, adaptan su comportamiento para ponerse en una situación conveniente a fin de estar atentas ante los leones y otros depredadores. Se cree que las rayas son una adaptación para la protección visual contra los depredadores. Éstas les sirven como camuflaje o para romper la forma, cuando se ven a distancia. El estómago de la cebra está adaptado para alimentarse con pasto grueso que han dejado otros herbívoros, una adaptación que le ayuda al animal a sobrevivir cuando la comida escasea.

partir del óvulo fecundado. Los descendientes producidos por la reproducción sexual son el resultado de la interacción de varios genes aportados por la madre y el padre. Esta variación genética es importante en los procesos vitales de la evolución y la adaptación.

Las poblaciones evolucionan y se adaptan al medio ambiente

La capacidad de una población para evolucionar durante muchas generaciones y adaptarse a su entorno les permite sobrevivir en un mundo cambiante. Las **adaptaciones** son características que se heredan y que aumentan la capacidad de un organismo para sobrevivir en un entorno particular. La lengua larga y flexible de la rana es una adaptación para capturar insectos, las plumas y los huesos livianos de los pájaros son adaptaciones para volar, y la gruesa cubierta del pelo del oso polar es una adaptación para sobrevivir a las gélidas temperaturas. Las adaptaciones pueden ser estructurales, fisiológicas, bioquímicas, de comportamiento, o una combinación de las cuatro (**FIGURA 1-5**). Todos los organismos biológicamente exitosos son una compleja colección de adaptaciones coordinadas que se han producido a través de los procesos evolutivos.

Repaso

- ¿Qué características distinguen a un organismo vivo de un objeto inanimado?
- ¿Cuáles serían las consecuencias para un organismo si sus mecanismos homeostáticos fallaran? Explique su respuesta.
- ¿Qué se entiende por adaptaciones?

1.3 NIVELES DE ORGANIZACIÓN BIOLÓGICA

OBJETIVO DE APRENDIZAJE

3 Construir una jerarquía de organización biológica, que incluya los niveles característicos de los organismos individuales y los niveles característicos de sistemas ecológicos.

Ya sea que se estudie un solo organismo o los seres vivos como un todo, se puede identificar una jerarquía de organización biológica (**FIGURA 1-6**). En cualquier nivel, la estructura y la función están estrechamente relacionados. Una forma de estudiar un nivel en particular es observando sus componentes. Los biólogos pueden ampliar su punto de vista sobre las células con el estudio de los átomos y moléculas que la componen. Al aprendizaje sobre una estructura mediante el estudio de sus partes se le llama **reduccionismo**. Sin embargo, el todo es más que la suma de sus partes. Cada nivel tiene **propiedades emergentes**, características que no se encuentran en los niveles inferiores. Las poblaciones de organismos tienen propiedades emergentes tales como densidad de población, estructura de edad y tasas de natalidad y de mortalidad. Los *individuos* que conforman una población no tienen estas características. Considere también el cerebro humano. El cerebro está compuesto de millones de neuronas (células nerviosas). Sin embargo, se podrían estudiar todas estas neuronas individuales y no tener idea de las capacidades funcionales del cerebro. Sólo cuando las neuronas se conectan entre sí de manera precisa se hacen evidentes las propiedades emergentes, tales como la capacidad para pensar, hacer juicios y la coordinación motora.

Los organismos presentan diferentes niveles de organización

El nivel químico, el más básico de la organización biológica, incluye átomos y moléculas. Un **átomo** es la unidad más pequeña de un elemento químico que conserva las propiedades características de ese elemento. Por ejemplo, un átomo de hierro es la cantidad más pequeña posible de hierro. Los átomos se combinan químicamente para formar **moléculas**. Dos átomos de hidrógeno se combinan con un átomo de oxígeno para formar una sola molécula de agua. Aunque se compone de dos tipos de átomos que son gases, el agua puede existir como líquido o sólido. Las propiedades del agua son muy diferentes de las de sus componentes hidrógeno y oxígeno, este es un ejemplo de propiedades emergentes.

A nivel celular, muchos tipos de átomos y moléculas se asocian entre sí para formar *células*. Sin embargo, una célula es mucho más que un montón de átomos y moléculas. Sus propiedades emergentes hacen de ésta la unidad básica estructural y funcional de la vida, el componente más simple de la materia viva que puede realizar todas las actividades necesarias para vivir.

Durante la evolución de organismos multicelulares, las células se asociaron para formar **tejidos**. Por ejemplo, la mayoría de los animales tienen tejido muscular y tejido nervioso. Las plantas tienen epidermis, un tejido que sirve como una cubierta protectora, y tejidos vasculares que mueven los materiales a través del cuerpo de la planta. En la mayoría de los organismos complejos, los tejidos se organizan en estructuras funcionales llamadas **órganos**, tales como el corazón y el estómago en animales y las raíces y las hojas de las plantas. En los animales, cada grupo principal de funciones biológicas lo realiza un grupo coordinado de tejidos y órganos llamado **sistema de órganos**. Los sistemas circulatorio y digestivo son ejemplos de sistemas de órganos. Funcionando en conjunto con gran precisión, los sistemas de órganos constituyen un complejo **organismo** multicelular. Una vez más, las propiedades emergentes son evidentes. Un organismo es mucho más que los sistemas de órganos que lo componen.

Se pueden identificar varios niveles de organización ecológica

Los organismos interactúan para formar niveles aún más complejos de organización biológica. Todos los miembros de una misma especie que viven en la misma área geográfica, al mismo tiempo constituyen una **población**. Las poblaciones de diversos tipos de organismos que habitan en un área particular e interactúan entre sí forman una **comunidad**. Una comunidad puede constar de cientos de diferentes tipos de organismos.

Una comunidad, junto con su entorno inerte es un **ecosistema**. Un ecosistema puede ser tan pequeño como un estanque (o incluso un charco) o tan grande como las grandes planicies de América del Norte o la tundra ártica. Todos los ecosistemas de la Tierra en conjunto se conocen como la **biosfera**, que incluye a toda la Tierra habitada por organismos vivos, la atmósfera, la hidrosfera (agua en cualquier forma), y la litosfera (corteza de la Tierra). El estudio de cómo los organismos se relacionan entre sí y con su entorno físico se llama **ecología** (derivada del griego *oikos*, que significa "casa").

Repaso

- ¿Cuáles son los niveles de organización dentro de un organismo?
- ¿Cuáles son los niveles de organización ecológica?

1.4 TRANSFERENCIA DE INFORMACIÓN

OBJETIVO DE APRENDIZAJE

4 Resumir la importancia de la transferencia de información dentro y entre los sistemas de vida, dando ejemplos específicos.

Un organismo hereda la información que necesita para crecer, desarrollarse, autorregularse metabólicamente, responder a los estímulos, y reproducirse. Cada organismo contiene también instrucciones precisas para elaborar las moléculas necesarias para la comunicación de sus células. La información que un organismo requiere para realizar estos procesos de la vida se codifica y se transmite en forma de sustancias químicas e impulsos eléctricos. Los organismos también deben comunicar información entre sí.

El ADN transmite información de una generación a la siguiente

Los seres humanos procrean solamente bebés humanos, no jirafas o rosales. En los organismos que se reproducen sexualmente, cada descendiente es una combinación de los rasgos de sus padres. En 1953, James Watson y Francis Crick trabajaron con la estructura del ADN, la molécula de gran tamaño que constituye los **genes**, que son las unidades de material hereditario (**FIGURA 1-7**). Una molécula de ADN consiste de dos cadenas de átomos que se pliegan entre sí para formar una hélice. Como se describe en el capítulo 2, cada cadena se compone de una secuencia de subunidades químicas llamados **nucleótidos**. Hay cuatro tipos de nucleótidos en el ADN, y cada secuencia de tres nucleótidos es parte del código genético.

El trabajo de Watson y Crick permitió entender este código genético. La información codificada en las secuencias de nucleótidos en el ADN transmite la información genética de generación en generación. El código funciona algo así como un alfabeto. Los nucleótidos pueden "deletrear" una asombrosa variedad de instrucciones para la creación de organismos tan diversos como las bacterias, las ranas y los árboles secoya. El código genético es universal, es decir, prácticamente idéntico en todos los organismos, un ejemplo dramático de la unidad de la vida.

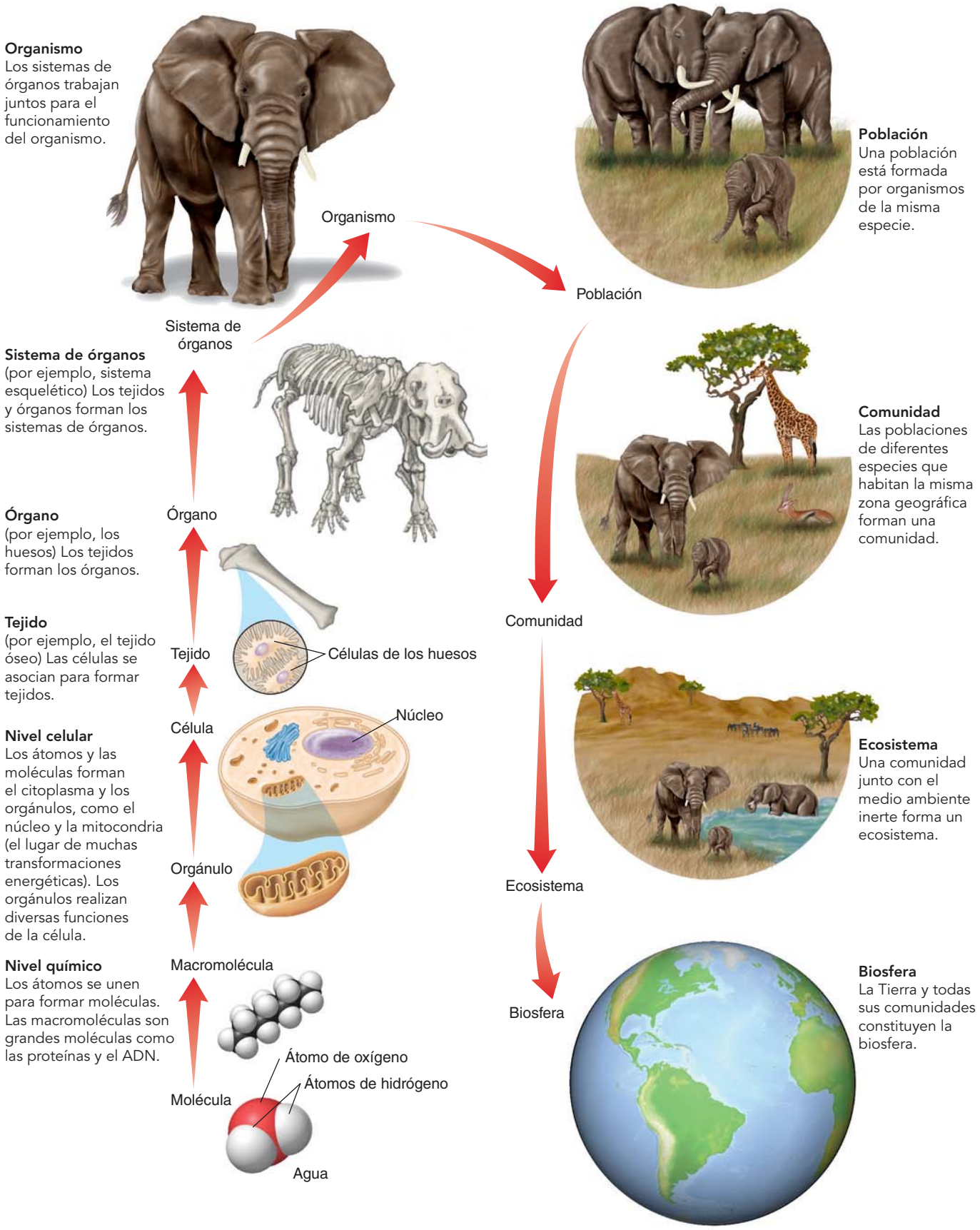


FIGURA 1-6 ***Animada*** **La jerarquía de la organización biológica**

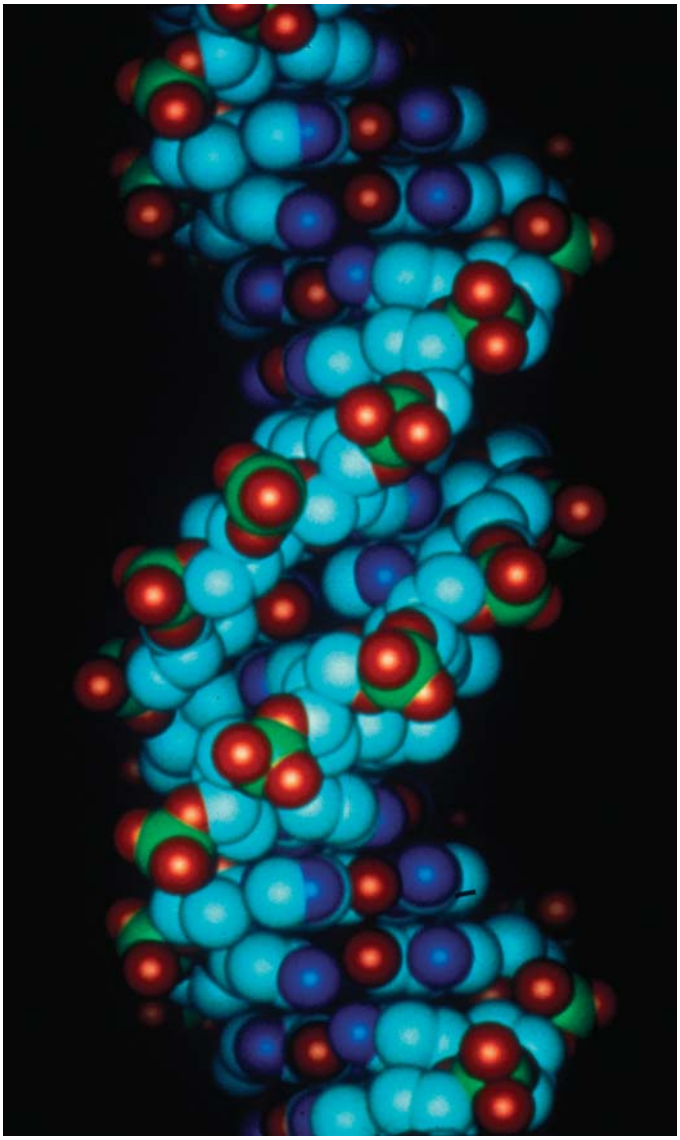


Imagen computarizada de ADN por Geis/Stodola. No puede ser reproducida sin autorización.

FIGURA 1-7 ADN

El ADN es el material hereditario que transmite información de una generación a otra. Como se muestra en este modelo, el ADN es una macromolécula que consiste en dos cadenas de átomos que se pliegan entre sí para formar una hélice. Cada cadena se compone de subunidades llamadas nucleótidos. La secuencia de nucleótidos constituye el código genético.

La información se transmite por señales químicas y eléctricas

Los genes controlan el desarrollo y funcionamiento de cada organismo. El ADN que constituye los genes contiene las "recetas" para hacer todas las proteínas requeridas por el organismo. Las **proteínas** son moléculas grandes o macromoléculas importantes en la determinación de la estructura y función de las células y tejidos. Por ejemplo, las células del cerebro se diferencian de las células musculares en gran parte debido a que tienen diferentes tipos de proteínas. Algunas proteínas son importantes en la comunicación dentro y entre las células. Ciertas proteínas que se encuentran en la superficie de una célula sirven como marcadores de manera que otras células las "reconozcan". Algunas proteínas de la superficie celular sirven como receptores que se combinan con los mensajeros químicos.

Las células utilizan las proteínas y muchos otros tipos de moléculas para comunicarse entre sí. En un organismo multicelular, las células producen compuestos químicos como las **hormonas**, un tipo de señalizadores celulares. Las hormonas y otros mensajeros químicos pueden ser señalizadores celulares en órganos distantes para que secreten una sustancia necesaria en particular o para cambiar alguna actividad metabólica. De esta manera, las señales químicas ayudan a regular el crecimiento, el desarrollo y los procesos metabólicos. Los mecanismos implicados en la **señalización celular** a menudo involucran procesos bioquímicos complejos.

La señalización celular es actualmente un área de intensa investigación. Un aspecto importante ha sido la transferencia de información entre las células del sistema inmunológico. Una mejor comprensión de cómo se comunican las células promete nuevos conocimientos sobre cómo el cuerpo se protege contra los organismos causantes de enfermedades. Aprender a manejar la señalización celular puede conducir a nuevos métodos de administración de fármacos en las células y nuevos tratamientos para el cáncer y otras enfermedades.

Algunos organismos utilizan señales eléctricas para transmitir información. La mayoría de los animales tiene un sistema nervioso que transmite la información a través de impulsos eléctricos y compuestos químicos conocidos como **neurotransmisores**. La información transmitida desde una parte del cuerpo a otra es importante en la regulación de los procesos vitales. En los animales complejos, el sistema nervioso es el que provee la información acerca del ambiente exterior transmitiendo señales desde los receptores sensoriales como los ojos y los oídos al cerebro.

La información también se debe transmitir de un organismo a otro. Los mecanismos para este tipo de comunicación incluyen la liberación de productos químicos como feromonas, las señales visuales y sonoras. Típicamente, los organismos utilizan una combinación de varios tipos de señales de comunicación. Un perro puede enviar señales de agresión al gruñir, con una expresión facial particular, y haciendo las orejas hacia atrás. Muchos animales realizan complejos rituales de cortejo en el que se muestran partes de sus cuerpos, a menudo elaboradamente decorados, para atraer a su pareja.

Repaso

- ¿Cuál es la función del ADN?
- Mencione dos ejemplos de señalización celular

1.5 LA ENERGÍA DE LA VIDA

OBJETIVO DE APRENDIZAJE

5 Resumir el flujo de energía a través de los ecosistemas y contrastar el papel de los productores, consumidores y descomponedores.

La vida depende de un aporte continuo de energía del Sol ya que cada actividad de una célula viva o un organismo requiere energía. Siempre que se utiliza energía para realizar trabajo biológico, una parte de ella se convierte en calor y se dispersa en el ambiente.

Recuerde que todas las transformaciones de energía y los procesos químicos que ocurren dentro de un organismo se conocen como su *metabolismo*. La energía es necesaria para realizar actividades metabólicas esenciales para el crecimiento, reparación y mantenimiento. Cada célula de un organismo requiere nutrientes que contienen energía. Durante la **respiración celular**, las células captan la energía liberada por las moléculas de nutrientes a través de una serie de reacciones químicas cuidadosamente reguladas (**FIGURA 1-8**). La célula puede utilizar esta energía para hacer

PUNTO CLAVE La mayor parte de la energía para la vida proviene de la energía luminosa del Sol, que se capta durante la fotosíntesis, parte de esta energía se almacena en los enlaces químicos de la glucosa y otros nutrientes.

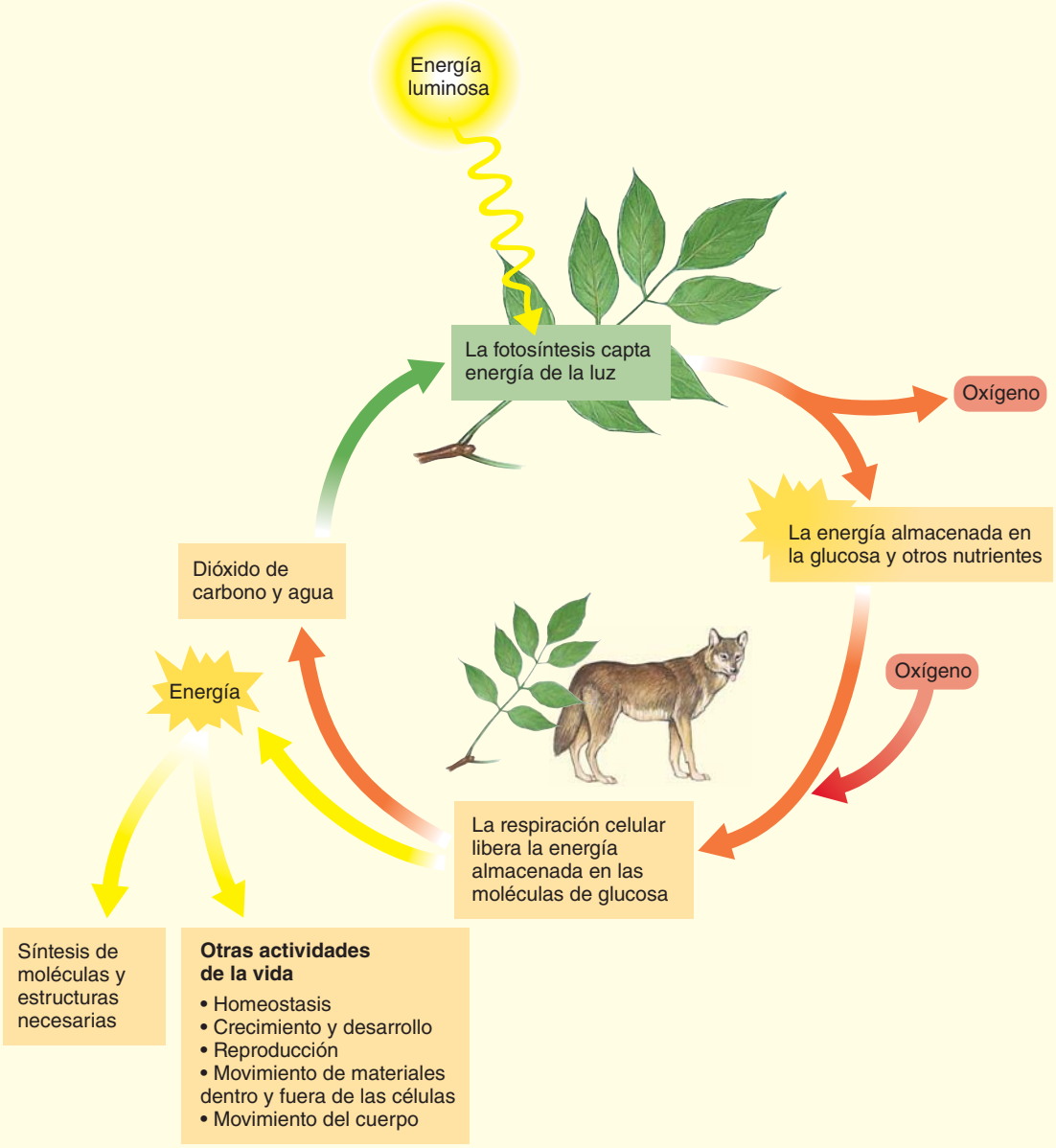


FIGURA 1-8 Flujo de energía dentro y entre los organismos

Las algas y ciertas células vegetales realizan la fotosíntesis, un proceso que utiliza energía del Sol para producir glucosa a partir de dióxido de carbono y agua. La energía se almacena en los enlaces químicos de la glucosa y de otros nutrientes producidos a partir de la glucosa. Mediante el proceso de la respiración celular, las células de todos los organismos, incluyendo algas y células vegetales, desdoblan la glucosa y otros nutrientes. La energía liberada se puede utilizar con el fin de producir las moléculas necesarias y el combustible para otras actividades de la vida.

su trabajo, incluyendo la síntesis de materiales necesarios para hacer una nueva célula. Prácticamente todas las células realizan respiración celular.

Al igual que los organismos individuales, los ecosistemas también dependen de un aporte de energía continuo. Un ecosistema autosuficiente contiene tres tipos de organismos: productores, consumidores y descomponedores, e incluye un entorno físico en el que puedan sobrevivir. Estos organismos dependen unos de otros y del ambiente, para obtener los nutrientes, la energía, el oxígeno y el dióxido de carbono. Hay un flujo unidireccional de energía a través de los ecosistemas. Los organismos no pueden crear energía ni utilizarla con total eficiencia. Durante cada transacción de energía, se dispersa un poco de ella en el ambiente en forma de calor que ya no está disponible para el organismo (**FIGURA 1-9**).

Las plantas (donde se incluyen las algas) y algunas bacterias son productores, o **autótrofos**, porque producen su propio alimento a partir

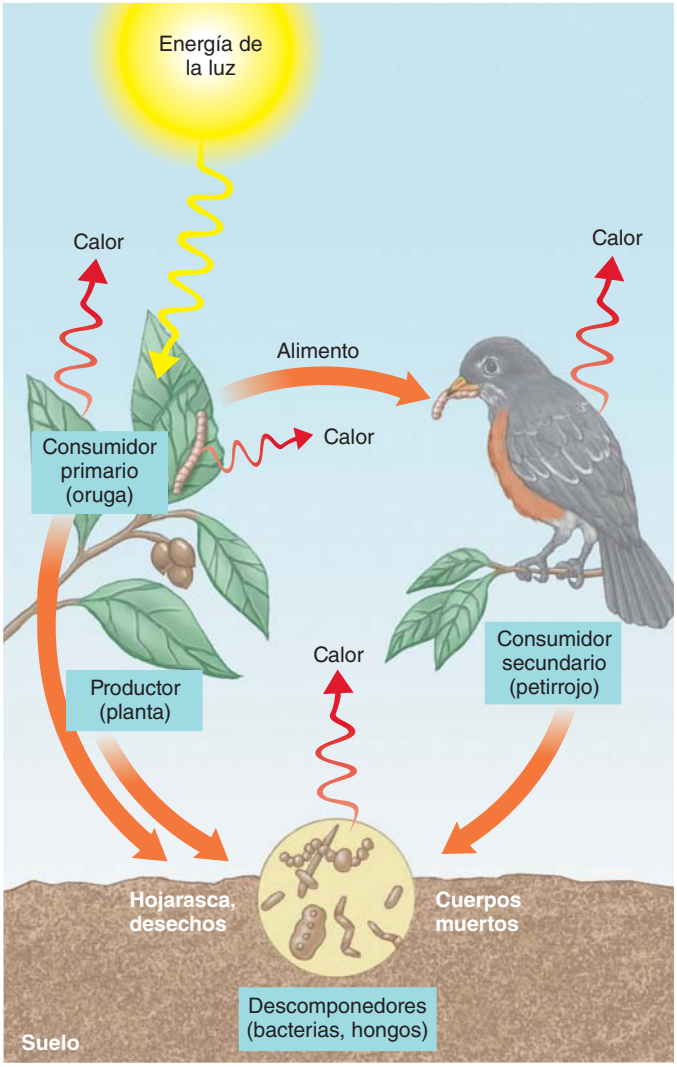


FIGURA 1-9 ***Animada*** **Flujo de energía a través de la biosfera**
El ingreso continuo de energía solar sostiene el funcionamiento de la biosfera. Durante la fotosíntesis, los productores utilizan la energía luminosa del Sol para formar moléculas complejas de dióxido de carbono y agua. Los consumidores primarios, como la oruga que se muestra aquí, obtienen energía, nutrientes y otros materiales necesarios cuando se comen a los productores. Los consumidores secundarios, como el petirrojo, obtienen energía, nutrientes y otros materiales requeridos cuando ellos comen a los consumidores primarios que a su vez se han comido a los productores. Los descomponedores obtienen su energía y nutrientes al descomponer los desechos y materia orgánica muerta. Durante cada transacción de energía, un poco de energía se pierde en los sistemas biológicos, dispersándose en el ambiente como calor.

de materias primas simples. La mayoría de estos organismos utilizan la luz del Sol como fuente de energía para realizar la **fotosíntesis**, que es el proceso mediante el cual los productores sintetizan moléculas complejas tales como glucosa (un azúcar) a partir del dióxido de carbono y agua. La energía luminosa se transforma en energía química, que se almacena en los enlaces químicos de las moléculas de los alimentos producidos. El oxígeno, que es requerido por las células de la mayoría de los organismos, incluyendo las células vegetales, es un subproducto de la fotosíntesis:

$$\text{dióxido de carbono} + \text{agua} + \text{energía de la luz} \longrightarrow \text{glucosa} + \text{oxígeno}$$

Los animales son **consumidores** o **heterótrofos**, es decir, organismos que dependen de los productores para obtener su alimento, energía y oxígeno. Los **consumidores primarios** se comen a los productores, mientras que los **consumidores secundarios** se comen a los consumidores primarios. Los consumidores obtienen energía rompiendo las moléculas de azúcares y otros alimentos producidos originalmente durante la fotosíntesis. Cuando los enlaces químicos se rompen durante el proceso de la respiración celular, la energía almacenada se hace accesible para los procesos vitales:

$$\text{glucosa} + \text{oxígeno} \longrightarrow \text{dióxido de carbono} + \text{agua} + \text{energía}$$

Los consumidores contribuyen al equilibrio del ecosistema. Por ejemplo, los consumidores producen el dióxido de carbono requerido por los productores. (Observe que los productores también realizan respiración celular). El metabolismo de los consumidores y los productores ayuda a mantener la mezcla de los gases en la atmósfera para mantener la vida.

La mayoría de las bacterias y los hongos son **descomponedores**, heterótrofos que obtienen nutrientes al descomponer material orgánico inerte como los desechos, hojas secas y ramas, y los cuerpos de los organismos muertos. En el proceso de obtención de energía, los descomponedores hacen que los componentes de estos materiales estén disponibles para su reutilización. Si los descomponedores no existieran los nutrientes permanecerían encerrados en los desechos y cadáveres, y el suministro de los elementos requeridos por los sistemas vivos no tardaría en agotarse.

Repaso

- ¿Qué componentes se podrían incluir en un ecosistema forestal?
- ¿De qué manera los consumidores dependen de los productores?, ¿de los descomponedores? Incluya los aspectos de la energía en su respuesta.

1.6 EVOLUCIÓN: EL CONCEPTO BÁSICO UNIFICADOR EN BIOLOGÍA

OBJETIVOS DE APRENDIZAJE

6 Demostrar el uso del sistema de nomenclatura binominal mediante ejemplos específicos para clasificar un organismo (como un ser humano) en su dominio, reino, filo, clase, orden, familia, género y especie.

7 Identificar los tres dominios y los reinos de los organismos vivos, y dar ejemplos de organismos asignados a cada grupo.

8 Describir brevemente la teoría científica de la evolución y explicar por qué es el concepto principal de unificación en la biología.

9 Aplicar la teoría de la selección natural para cualquier caso de adaptación dada y sugerir una explicación lógica de cómo esta adaptación pudo evolucionar.

La **evolución** es el proceso por el cual las poblaciones de organismos cambian con el tiempo. La teoría evolutiva se ha convertido en el concepto unificador más importante de la biología. Como veremos, la evolución consiste en pasar los genes de rasgos nuevos de una generación a otra, dando lugar a diferencias en las poblaciones. El punto de vista evolutivo es importante en cada campo especializado dentro de la biología. Los biólogos tratan de entender la estructura, función y comportamiento de los organismos y sus interacciones con otros, considerando estos aspectos a la luz de un largo y continuo proceso de evolución. Aunque la evolución se analizará en profundidad en los capítulos 18 a 22,

aquí se presenta una breve reseña con la información necesaria a fin de comprender otros aspectos de la biología. En primer lugar, se examinará cómo los biólogos organizan los millones de organismos que han evolucionado, y después se resumen algunos de los mecanismos que impulsan la evolución.

Los biólogos utilizan un sistema binominal para nombrar a los organismos

Los biólogos han identificado alrededor de 1.8 millones de especies de organismos existentes (actualmente vivos) y estiman que aún quedan varios millones más por descubrir. Para el estudio de la vida, se necesita un sistema para organizar, nombrar y clasificar sus múltiples formas. La **sistemática** es el campo de la biología que estudia la diversidad de los organismos y sus relaciones evolutivas. La **taxonomía**, una subespecialidad de la sistemática, es la ciencia que clasifica y denomina los organismos. En el siglo XVIII, Carolus Linneo, un botánico sueco, creó un sistema jerárquico para denominar y clasificar los organismos. Los biólogos aún utilizan este sistema hoy en día, con algunas modificaciones.

La **especie** es un grupo de organismos con una estructura, función y comportamiento similar. Una especie se compone de una o más poblaciones cuyos miembros son capaces de reproducirse con otro; en la naturaleza, no se reproducen con miembros de otras especies. Los miembros de una población contribuyen a un **acervo genético** común (todos los genes presentes en la población) y comparten un ancestro común. Las especies estrechamente relacionadas se agrupan en la siguiente categoría más amplia de la clasificación, el **género** (plural, *géneros*).

El sistema de Linneo para denominar especies se conoce como **sistema de nomenclatura binominal** porque a cada especie se le asigna un nombre de dos partes. La primera parte del nombre es el género, y la segunda parte, el **epíteto específico**, que designa una especie particular que pertenece a este género. El epíteto específico es a menudo una palabra descriptiva que expresa una cualidad del organismo. Siempre se utiliza junto con el nombre genérico completo o abreviado que le precede. El nombre genérico siempre se escribe con mayúscula, y el epíteto específico generalmente con minúscula. Ambos nombres se escriben siempre en cursiva o subrayado. Por ejemplo, el perro doméstico, *Canis familiaris* (abreviado *C. familiaris*), y el lobo gris, *Canis lupus* (*C. lupus*), pertenecen al mismo género. El gato doméstico, *Felis catus*, pertenece a un género diferente. El nombre científico del roble blanco americano es *Quercus alba*, mientras que el nombre del roble blanco europeo es *Quercus robur*. Otro árbol, el sauce blanco, *Salix alba*, pertenece a un género diferente. El nombre científico de nuestra especie es *Homo sapiens* ("hombre sabio").

La clasificación taxonómica es jerárquica

Así como las especies estrechamente relacionadas se pueden agrupar en un género común, los géneros relacionados se pueden agrupar en un grupo más amplio, en una **familia**. Las familias se agrupan en **órdenes**, las órdenes en **clases**, y las clases en **filos** (singular, *filo*). Los filos se pueden asignar a **reinos**, y los reinos se agrupan en **dominios**. Cada agrupación formal a cualquier nivel es un **taxón** (plural, *taxa*). Observe que cada taxón es más amplio que el taxón que está debajo de éste. Juntos forman una jerarquía que va de especie a dominio (**TABLA 1-1** y **FIGURA 1-10**).

Considere un ejemplo específico. La familia Canidae, que incluye a todos los carnívoros (animales que comen principalmente carne) como los perros, se compone de 12 géneros y alrededor de 34 especies vivientes. La familia Canidae, la Ursidae (osos), la Felidae (animales felinos), y varias otras familias que se alimentan principalmente de carne, hacen parte del orden Carnívora. El orden Carnívora, el orden Primates (al que pertenecen los chimpancés y los seres humanos), y algunas otras órdenes pertenecen a la clase Mammalia (mamíferos). La clase de los mamíferos se agrupa con otras clases como peces, anfibios, reptiles y aves en el subfilo de los vertebrados. Los vertebrados pertenecen al filo Chordata, que es parte del reino Animalia. Los animales se asignan al dominio Eukarya.

El árbol evolutivo de la vida incluye tres dominios y varios reinos

La sistemática misma ha evolucionado conforme los científicos han creado nuevas técnicas para inferir un ancestro común entre los grupos de organismos. Como se va a aprender, los biólogos intentan clasificar los organismos con base en las relaciones evolutivas. Estas relaciones se basan en las características comunes que distinguen a un grupo en particular. Un grupo de organismos con un antepasado común es un **clado**. Los sistemáticos han desarrollado un **árbol de la vida**, un árbol genealógico que representa las relaciones evolutivas entre los organismos. Estas relaciones se basan en características comunes, incluidas las similitudes estructurales, de desarrollo, de comportamiento, y moleculares, así como en la evidencia fósil. La **FIGURA 1-11** es un **cladograma**, un diagrama de ramificación que representa el árbol de la vida tal y como se entiende actualmente. Conforme los investigadores reportan nuevos descubrimientos, la clasificación de los organismos cambia y las ramas del árbol de la vida se deben redibujar.

Aunque el árbol de la vida es un trabajo en progreso, la mayoría de los biólogos en la actualidad asignan los organismos a uno de los tres dominios y reinos o clados. Las bacterias se han reconocido como las células procariotas unicelulares, que se diferencian de todos los demás organismos (excepto de las arqueas), en que son **procariotas**. El microbiólogo Carl Woese ha sido pionero en el desarrollo de métodos moleculares para la sistemática. Woese y sus colegas seleccionaron una molécula conocida como la subunidad pequeña del ARN ribosómico (ARNr) que funciona en el proceso de la fabricación de las proteínas en todos los organismos. Debido a su estructura molecular difiere un poco en diferentes organismos, la hipótesis de Woese es que la composición molecular del ARNr en organismos que están estrechamente relacionados sería más similar que en los organismos distantemente relacionadas.

TABLA 1-1 Clasificación del gato, el humano, y el árbol de roble blanco

Categoría	Gato	Humano	Roble blanco
Dominio	Eukarya	Eukarya	Eukarya
Reino	Animalia	Animalia	Plantae
Filo	Chordata	Chordata	Anthophyta
Subfilo	Vertebrata	Vertebrata	Ninguno
Clase	Mammalia	Mammalia	Eudicotyledones
Orden	Carnívora	Primates	Fagales
Familia	Felidae	Hominidae	Fagaceae
Género	*Felis*	*Homo*	*Quercus*
Especie	*Felis catus*	*Homo sapiens*	*Quercus alba*

PUNTO CLAVE Los biólogos utilizan un esquema de clasificación jerárquica, con una serie de categorías taxonómicas desde especies a dominio, cada categoría es más general y más amplia que la de abajo.

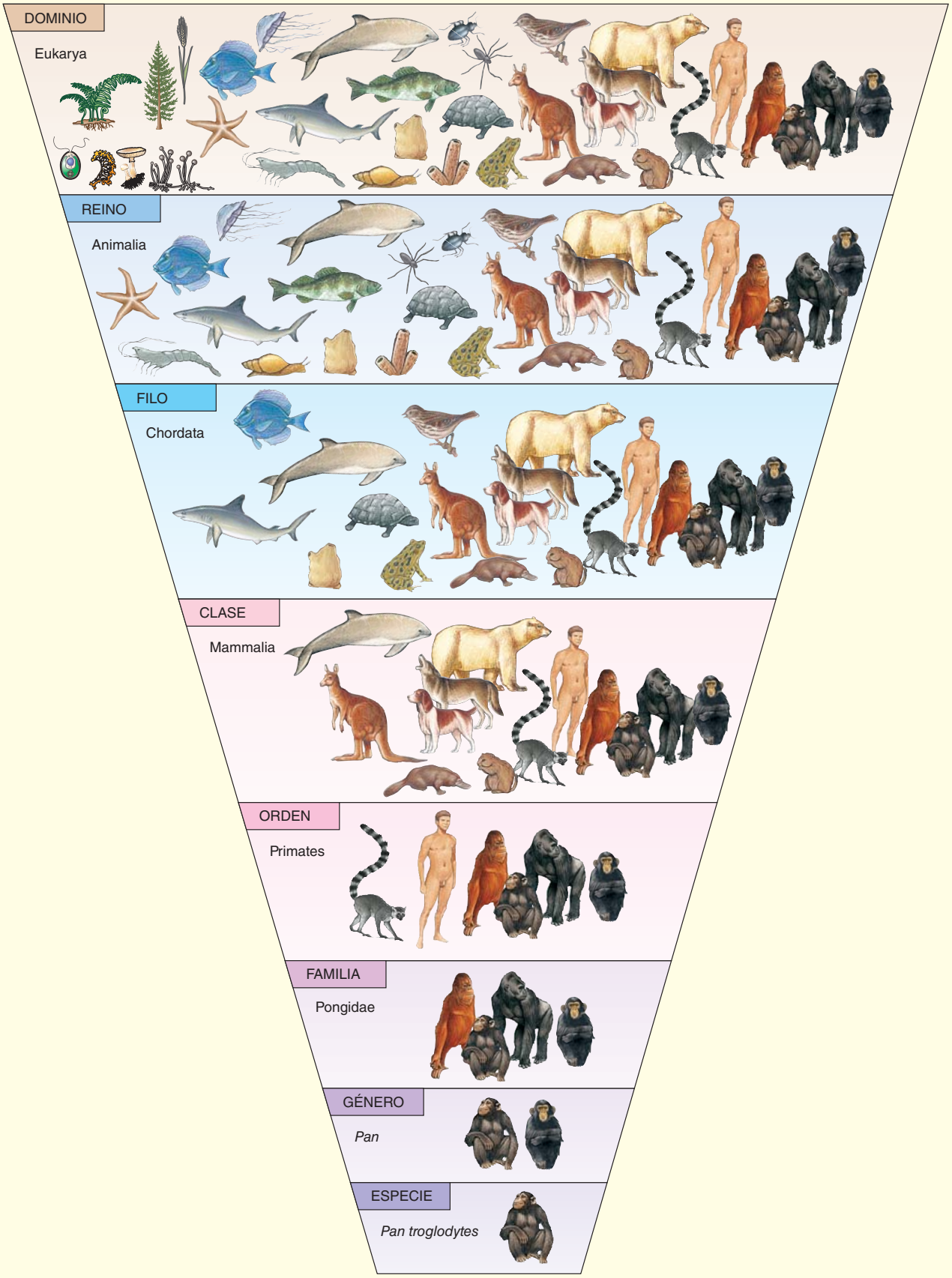


FIGURA 1-10 Clasificación del chimpancé (*Pan troglodytes*)

PUNTO CLAVE **Este cladograma muestra las relaciones evolutivas entre los tres dominios y entre los principales grupos de organismos que pertenecen a estos dominios.**

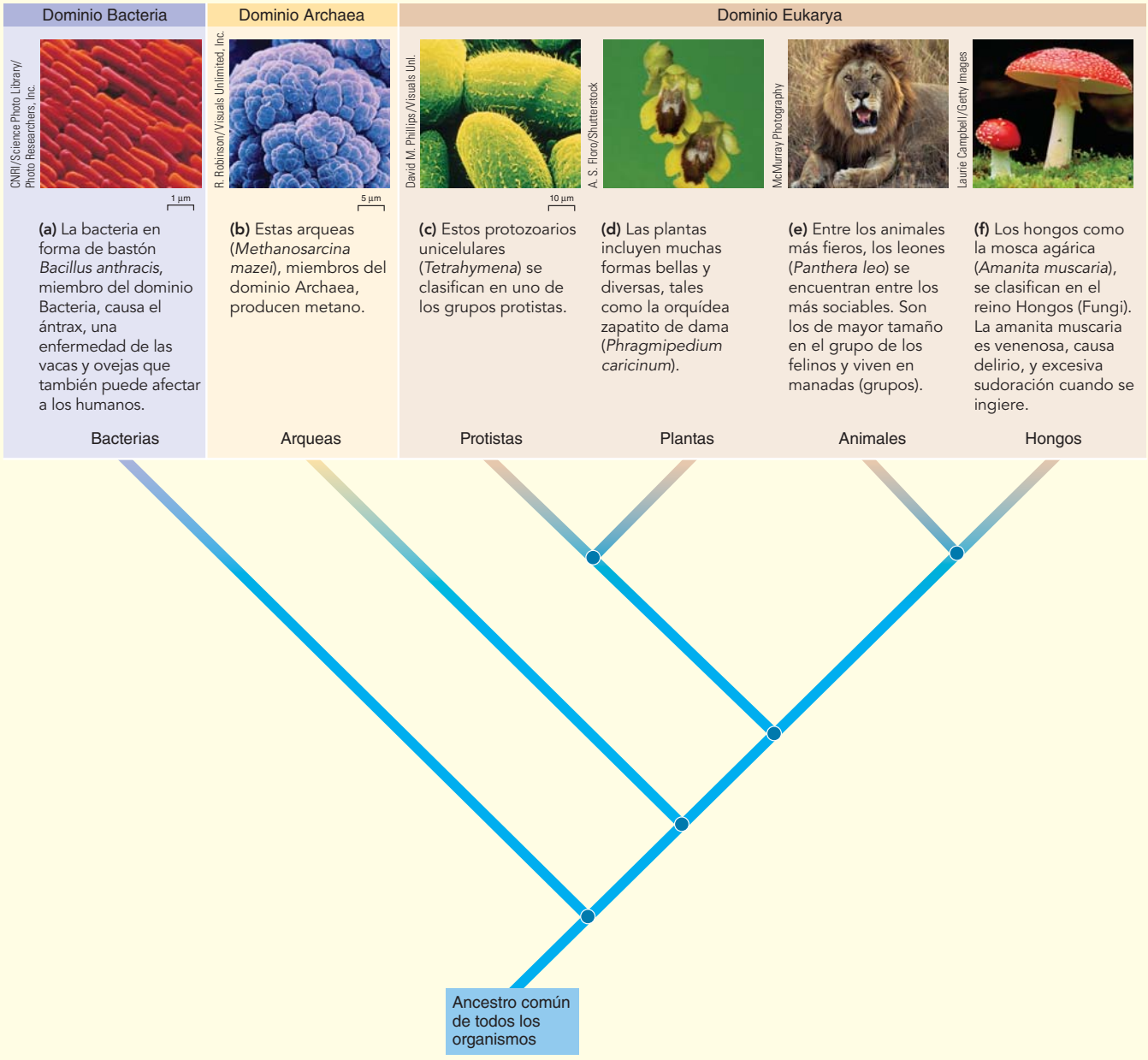


FIGURA 1-11 ***Animada*** **Un panorama de los tres dominios de vida**

Los biólogos clasifican los organismos en los tres dominios, varios reinos y otros grupos taxonómicos. Los protistas no forman un clado, y ya no se consideran un reino. Se asignan en cinco "supergrupos" (que no se incluyen aquí).

Los resultados de Woese mostraron que hay dos grupos distintos de los procariotas. Él estableció el nivel de dominio de la taxonomía y asignó los procariotas en dos dominios: **Bacteria** y **Archaea**. Los **eucariontes**, organismos con células eucariotas, se clasifican en el dominio **Eukarya**. El trabajo de Woese fue ampliamente aceptado a mediados de la década de 1990.

En el sistema de clasificación utilizado en este libro, cada organismo se asigna a un dominio y un reino o "supergrupo". Dos reinos conforman los dominios procarióticos: el reino Archaea corresponde al dominio Archaea, y el reino Bacteria corresponde al dominio Bacteria. Los otros reinos y grupos se asignan al dominio Eukarya.

Los **protistas** (por ejemplo, los hongos mucilaginosos, las amebas, y los ciliados) son unicelulares, coloniales u organismos multicelulares simples que tienen una organización de células eucariotas. El mundo *protista*, del griego "el primero", refleja la idea de que los protistas fueron los primeros eucariotas en evolucionar. Los protistas son principalmente

organismos acuáticos con diversidad de formas, tipos de reproducción, modos de nutrición y estilos de vida. Algunos protistas están adaptados para realizar la fotosíntesis. Basado principalmente en datos moleculares, que han aclarado muchas de las relaciones evolutivas entre los eucariotas, los protistas ya no se consideran un reino. Como se aprenderá en el capítulo 26, varios clados de protistas se han identificado, y muchos biólogos ahora clasifican a los protistas en cinco "supergrupos".

Los miembros del reino **Plantae** (Plantas) son organismos multicelulares complejos adaptados para realizar la fotosíntesis. Entre las principales características de las plantas están la *cutícula* (una cubierta cerosa sobre las partes aéreas que reduce la pérdida de agua) y los *estomas* (pequeñas aberturas en los tallos y las hojas para el intercambio de gases), muchas plantas tienen *gametangios* multicelulares (órganos que protegen el desarrollo reproductivo de las células). El reino Plantae incluye tanto a las plantas no vasculares (musgos) como a las plantas vasculares (helechos, coníferas y plantas con flores), los que tienen tejidos especializados para el transporte de materiales en todo el cuerpo de la planta. La mayoría de las plantas se adaptan a los ambientes terrestres.

El reino Hongos (**Fungi**) se compone de las levaduras, mohos, hongos, y setas. Los hongos no realizan la fotosíntesis. Ellos obtienen sus nutrientes secretando enzimas digestivas en los alimentos y al absorber el alimento predigerido. El reino Animales (**Animalia**) se compone de organismos multicelulares que se nutren al consumir otros organismos. La mayoría de los animales exhiben una considerable especialización celular y del tejido y organización del cuerpo. Estos caracteres han evolucionado junto con los órganos sensoriales complejos, el sistema nervioso y el sistema muscular. La mayoría de los animales se reproducen sexualmente, tienen grandes óvulos no móviles (no se mueven de un lugar a otro) y pequeños espermatozoides con flagelos que los impulsa en su viaje para encontrar al óvulo.

En este libro se ha presentado una introducción para los grupos de organismos que forman el árbol de la vida. Se hará referencia a ellos a lo largo de este libro, cuando se consideren los muchos tipos de retos que enfrentan los organismos y las diversas adaptaciones que han desarrollado en respuesta a ellos. Se analiza la diversidad de la vida con más detalle en los capítulos 23 a 32, y se presenta un resumen de la clasificación en el apéndice B.

Las especies se adaptan en respuesta a cambios en el ambiente

Cada organismo es el resultado de numerosas interacciones entre las condiciones ambientales y los genes heredados de sus ancestros. Si todos los individuos de una especie fueran exactamente iguales, cualquier cambio en el ambiente podría ser desastroso para todos, y la especie se extinguiría. Las adaptaciones de los seres vivos a los cambios en el ambiente se producen como consecuencia de los procesos evolutivos que tienen lugar en el tiempo e implican muchas generaciones.

La selección natural es un importante mecanismo por el cual la evolución sigue su curso

Aunque los filósofos y naturalistas analizaron el concepto de la evolución durante siglos, Charles Darwin y Alfred Wallace fueron los primeros que presentaron una teoría de la evolución a la atención general y sugirieron un mecanismo posible, la **selección natural**, para explicarla. En su libro *Sobre el origen de las especies por selección natural*, publicado en 1859, Darwin sintetizó los nuevos descubrimientos en la geología y la biología. Presentó suficiente evidencia para apoyar su hipótesis de que las actuales formas de vida descienden, con modificaciones, de las formas ya existentes. El libro de Darwin levantó una tormenta de controversia en la religión y la ciencia, algunas de los cuales aún persisten.

La teoría de la evolución de Darwin ha ayudado a dar forma a las ciencias biológicas hasta nuestros días. Su trabajo generó una gran ola de observación científica e investigación que ha proporcionado mucha evidencia adicional de que la evolución es responsable de la gran diversidad de organismos en nuestro planeta. Incluso hoy en día, los detalles de los procesos evolutivos son un foco importante de investigación y análisis.

Darwin basó su teoría de la selección natural en las siguientes cuatro observaciones:

1. Los miembros individuales de una especie muestran alguna variación entre sí.
2. Los organismos producen muchos más descendientes que los que sobreviven y se reproducen (**FIGURA 1-12**).
3. Debido a que se producen más individuos de lo que el ambiente puede soportar, los organismos deben competir por lo necesario, pero los recursos son limitados, tales como alimento, luz solar y el espacio. Además, algunos organismos son eliminados por los depredadores, por organismos que causan enfermedades (patógenos), o por las condiciones naturales desfavorables, tales como los cambios climáticos. ¿Qué organismos están más aptos para sobrevivir?
4. Los individuos con características que les permitan obtener y utilizar los recursos, escapar de los depredadores, resistir enfermedades causadas por otros organismos patógenos, y que soportan cambios en el ambiente tienen más probabilidades de sobrevivir hasta la madurez reproductiva. Los supervivientes que se reproducen pasan sus adaptaciones de supervivencia a su descendencia. De este modo, los

J. Serrao/Photo Researchers, Inc.

FIGURA 1-12 **Masas de huevos de la rana de la madera (*Rana sylvatica*)**

Se producen muchos más huevos de los que se pueden convertir en ranas adultas. Diferentes sucesos aleatorios son en gran parte responsables de determinar cuáles de estas ranas en desarrollo nacerán, alcanzarán la edad adulta y se reproducirán. Sin embargo, ciertos rasgos de cada organismo también contribuyen a la probabilidad de éxito en su ambiente. No todos los organismos son tan prolíficos como la rana, pero la generalización de que se producen más organismos que los que sobreviven es cierta en todo el mundo viviente.

Jack Jeffrey, Inc.

(a) El pico de este macho 'Akiapola'au (*Hemignathus munroi*) está adaptado para la extracción de larvas de insectos de la corteza. La mandíbula inferior (quijada) se utiliza para picotear y quitar la corteza, mientras que el maxilar (quijada superior) y la lengua se utilizan para agarrar la presa.

Jack Jeffrey, Inc.

(b) 'I'iwi (*Vestiaria coccinea*) sobre una flor 'ohi'a. El pico está adaptado para alimentarse del néctar de flores tubulares.

Jack Jeffrey, Inc.

(c) Palila (*Loxiodes bailleui*) en el árbol de Mamane. Este pinzón con pico mielero se alimenta de las semillas inmaduras de las vainas del árbol Mamane. También se alimenta de insectos, bayas y hojas jóvenes.

FIGURA 1-13 Adaptación y diversificación en los mieleros hawaianos

Las tres especies que se muestran aquí están en peligro de extinción, principalmente porque sus hábitats han sido destruidos por los seres humanos o por especies introducidas por ellos.

individuos mejor adaptados de una población, dejan en promedio más descendencia que otros menos adaptados. Debido a esta *reproducción diferencial*, una mayor proporción de la población se adapta a las condiciones ambientales prevalecientes y a los cambios. El ambiente selecciona a los organismos mejor adaptados para la supervivencia. Observe que *la adaptación implica cambios en las poblaciones, más que en los organismos individuales*.

Darwin no sabía nada de ADN ni comprendía los mecanismos de la herencia. Los científicos ahora entienden que la mayoría de las variaciones entre los individuos son el resultado de las diferentes variedades de genes que codifican cada característica. La principal fuente de estas variaciones son **mutaciones** aleatorias, cambios químicos o físicos en el ADN que persisten y se pueden heredar. *Las mutaciones modifican los genes y con este proceso proporcionan la materia prima para la evolución.*

Las poblaciones evolucionan como resultado de presiones selectivas de los cambios en su entorno

Todos los genes presentes en una población constituyen su **acervo genético**. En virtud de su acervo genético, una población es una reserva de variación genética. La selección natural actúa sobre los individuos de una población. La selección favorece a los individuos con genes de características específicas que les permitan responder eficazmente a las presiones ejercidas por el ambiente. Estos organismos tienen más probabilidades de sobrevivir y reproducirse. Mientras que los organismos exitosos transmiten su componente genético para su supervivencia, sus rasgos son ampliamente distribuidos en la población. Con el tiempo, conforme las poblaciones sigan cambiando (y conforme el ambiente mismo cambia, trayendo diferentes presiones selectivas), los miembros de la población se adaptan mejor a su entorno y se parecen menos a sus antepasados.

Conforme una población se adapta a las presiones ambientales y explota nuevas oportunidades para encontrar alimentos, manteniéndose segura, y evitando a los depredadores, la población se diversifica y las nuevas especies pueden evolucionar. Los mieleros hawaianos, un grupo de aves relacionadas, son un buen ejemplo. Cuando los antepasados de los mieleros hawaianos llegaron por primera vez, había algunas otras pocas aves presentes, así que había muy poca competencia. La variación genética entre los mieleros permitió a algunos mudarse a diferentes zonas de alimento, y con el tiempo, las especies con distintos tipos de picos evolucionaron (**FIGURA 1-13**, vea también el capítulo 20 y la figura 20-18). Algunos mieleros ahora tienen picos largos y curvos, adaptados para alimentarse del néctar de las flores tubulares. Otros tienen picos cortos y gruesos para alimentarse de insectos, y otros se han adaptado para comer semillas.

Repaso

- ¿Qué es el sistema de nomenclatura binominal?
- Los biólogos describen el árbol de la vida como un trabajo en progreso. ¿Por qué se necesita modificar este árbol?
- ¿Cómo puede explicar las afiladas garras y dientes de tigres en términos de selección natural?

1.7 EL PROCESO DE LA CIENCIA

OBJETIVOS DE APRENDIZAJE

10 Diseñar una investigación para probar una hipótesis dada, utilizando el procedimiento y la terminología del método científico.

11 Comparar los métodos del reduccionismo y de los sistemas para la investigación biológica.

La biología es una ciencia. La palabra *ciencia* proviene del latín y significa "saber". La ciencia es una forma de pensar y un método para investigar el mundo natural de una manera sistemática. Se ponen a prueba las ideas, y con base en los resultados, se modifican o rechazan estas ideas. El **proceso de la ciencia** requiere investigación, es dinámico, y a menudo crea controversia. Las observaciones formuladas, el tipo de preguntas, y el diseño de experimentos dependen de la creatividad del propio científico. Sin embargo, la ciencia se ve influida por los contextos culturales, sociales, históricos y tecnológicos, así el proceso cambia con el tiempo.

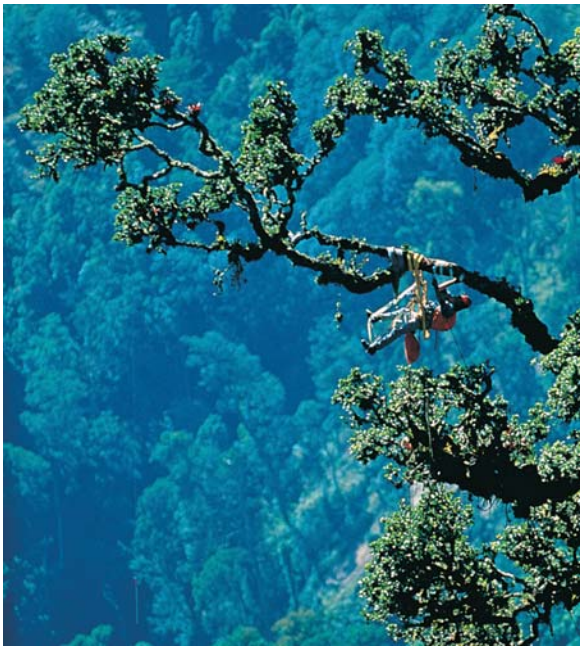
El **método científico** consiste en una serie de pasos ordenados. Utilizando el método científico, los científicos realizan observaciones cuidadosas, hacen preguntas importantes, y generan *hipótesis*, que son explicaciones tentativas. Usando sus hipótesis, los científicos hacen predicciones que pueden probarse mediante observaciones adicionales o por la realización de experimentos. Reúnen **datos**, la información que pueden analizar, utilizando con frecuencia computadoras y sofisticados métodos estadísticos. Interpretan los resultados de sus experimentos y

obtienen conclusiones a partir de éstos. Como se verá, los científicos plantean muchas hipótesis que no se pueden demostrar mediante el uso de todos los pasos del método científico de una manera estricta. Los científicos utilizan el método científico como un marco general o guía.

Los biólogos exploran todos los aspectos imaginables desde la vida de las estructuras de los virus y bacterias a las interacciones de las comunidades de nuestra biosfera. Algunos biólogos trabajan principalmente en los laboratorios, y otros hacen su trabajo en el campo (**FIGURA 1-14**). Quizá decida convertirse en un biólogo investigador y ayudar a desentrañar las complejidades del cerebro humano, descubrir nuevas hormonas que hagan florecer a las plantas, identificar nuevas especies de animales o bacterias, o desarrollar nuevas estrategias con células madre para tratar el cáncer, el SIDA, o enfermedades del corazón. Las aplicaciones de investigaciones básicas de biología han proporcionado la tecnología para trasplantar riñón, hígado, y corazón; manipular genes; tratar muchas enfermedades, y aumentar la producción alimentaria mundial. La biología ha sido una fuerza poderosa en proporcionar la calidad de vida que a la mayoría de nosotros nos gusta. Puede elegir entrar en un campo aplicado de la biología, como la ciencia ambiental, odontología, medicina, farmacología o medicina veterinaria. Muchas carreras interesantes en ciencias biológicas se analizan en la sección de carreras en nuestro sitio Web.

La ciencia requiere de procesos de pensamiento sistemáticos

La ciencia es sistemática. Los científicos suelen organizar y con frecuencia cuantifican el conocimiento, haciéndolo realmente accesible a todos los que desean basarse en sus fundamentos. De esta manera, la ciencia es tanto un esfuerzo personal como social. La ciencia no es un misterio. Cualquiera que entienda sus reglas y procedimientos puede asumir sus retos. Lo que distingue a la ciencia es su insistencia en métodos rigurosos para examinar un problema. La ciencia busca dar un conocimiento preciso acerca del mundo natural, lo sobrenatural no es accesible a los métodos científicos de investigación. La ciencia no es un sustituto de la filosofía, la religión o el arte. Ser un científico no impide participar en otros campos del quehacer humano, así como ser un artista no impide que uno practique la ciencia.



Mark Moffett/Minden Pictures

FIGURA 1-14 El trabajo del biólogo

El estudio biológico del dosel del bosque tropical en Costa Rica es parte de un esfuerzo internacional para estudiar y conservar las selvas tropicales. Los investigadores estudian las interacciones de los organismos y los efectos de las actividades humanas sobre los bosques tropicales.

El razonamiento deductivo comienza con los principios generales

Los científicos utilizan dos tipos de procesos de pensamiento sistemático: deducción e inducción. En el **razonamiento deductivo**, se provee de información en forma de *premisas*, y se generan conclusiones con base en esa información. La deducción obtiene a partir de principios generales, conclusiones específicas. Por ejemplo, si se acepta la premisa de que todos los pájaros tienen alas y la segunda premisa que los gorriones son aves, se puede concluir deductivamente que los gorriones tienen alas. La deducción nos ayuda a descubrir las relaciones entre los hechos conocidos. Un **hecho** es información o conocimiento basado en la evidencia.

El razonamiento inductivo inicia con observaciones específicas

El **razonamiento inductivo** es lo opuesto a la deducción. Se comienza con observaciones específicas y se da una conclusión o se descubre un principio general. Por ejemplo, se sabe que los gorriones tienen alas, pueden volar, y son aves. También se sabe que los petirrojos, las águilas, las palomas y los halcones tienen alas, pueden volar, y son aves. Se podría inducir que todos los pájaros tienen alas y vuelan. De este modo, se puede utilizar el método inductivo para organizar los datos en bruto en categorías manejables y responder a esta pregunta: ¿Qué tienen todos estos hechos en común?

Una debilidad del razonamiento inductivo es que en las conclusiones se generalizan los hechos de todos los ejemplos posibles. Cuando se formula el principio general, se parte de muchos ejemplos observados a todos los ejemplos posibles. Esto se conoce como un *salto inductivo*. Sin él, no podríamos llegar a generalizaciones. Sin embargo, debemos ser sensibles a las excepciones y la posibilidad de que la conclusión no sea válida. Por ejemplo, el pájaro kiwi de Nueva Zelanda *no* tiene alas funcionales (**FIGURA 1-15**). No podemos nunca demostrar de manera concluyente una generalización universal. Las generalizaciones en las conclusiones inductivas proceden de la visión creativa de la mente humana, y la creatividad, por admirable que sea, no es infalible.

Los científicos hacen observaciones cuidadosas y preguntas críticas

En 1928, el bacteriólogo británico Alexander Fleming observó que un moho azul había invadido uno de sus cultivos bacterianos. Casi lo descarta, pero luego se dio cuenta de que el área contaminada por el moho estaba rodeado por una zona donde las colonias de bacterias no crecían bien. Estas bacterias eran organismos del género *Staphylococcus* que pueden causar infecciones de la piel y furúnculos. ¡Todo lo que podía eliminarlas era interesante! Fleming conservó el moho, una variedad de *Penicillium* (moho azul del pan), y aisló el antibiótico penicilina a partir de éste. Sin embargo, tuvo dificultad para cultivarlo.

Aunque Fleming reconoció el beneficio potencial práctico de la penicilina, no generó las técnicas químicas necesarias para purificarla, y pasaron más de diez años antes de que el medicamento tuviera un uso significativo.

En 1939, sir Howard Florey y Ernst Boris Chain desarrollaron procedimientos químicos para extraer y producir el agente activo del moho

C. Dani/Peter Arnold

FIGURA 1-15 ¿Este animal es un ave?
El pájaro kiwi de Nueva Zelanda tiene aproximadamente el tamaño de una gallina. Sus diminutas alas de 2 pulgadas no le sirven para volar. Sobreviviente de una orden muy antigua de aves, el kiwi presenta plumas erizadas, similares a pelos y otras características que lo califican como un ave.

de la penicilina. Florey llevó el proceso a los laboratorios en los Estados Unidos, y la penicilina se produjo por primera vez para tratar a soldados heridos en la Segunda Guerra Mundial. En reconocimiento a su trabajo, Fleming, Florey y Chain compartieron el Premio Nobel de Fisiología o Medicina en 1945.

La oportunidad con frecuencia desempeña un papel en el descubrimiento científico

Fleming no se propuso descubrir la penicilina. Él se benefició del crecimiento oportuno de un moho en una de sus placas de cultivo. Sin embargo, podemos preguntarnos cuántas veces el mismo tipo de moho creció en los cultivos de otros bacteriólogos los cuales no pudieron hacer la conexión y simplemente se deshicieron de sus cultivos contaminados. Fleming se benefició de la casualidad, pero su mente estaba preparada para hacer observaciones y formular preguntas críticas, y su pluma estaba lista para su publicación. Los descubrimientos importantes se hacen de manera general por aquellos que tienen el hábito de observar críticamente la naturaleza y reconocer un fenómeno o un problema. Por supuesto que también debe estar disponible la tecnología necesaria para investigar el problema.

Una hipótesis es una afirmación comprobable

Los científicos hacen observaciones cuidadosas, hacen preguntas críticas y formulan hipótesis. Una **hipótesis** es una explicación tentativa de las observaciones o fenómenos. Las hipótesis se pueden plantear como declaraciones "si ... entonces ...". Por ejemplo, *si* los estudiantes que están tomando introducción a la biología asisten a la clase, *entonces* van a tener una calificación mayor en el examen que los estudiantes que no asisten a clases.

En las primeras etapas de una investigación, un científico por lo general piensa en muchas hipótesis posibles. Una buena hipótesis presenta las siguientes características: (1) es razonablemente coherente con hechos bien establecidos. (2) Se puede probar, es decir, debe generar predicciones definidas, si los resultados son positivos o negativos. Los resultados de la prueba también deben ser reproducibles por observadores independientes. (3) Es refutable, lo que significa que se puede demostrar que es falsa, como se analiza en la siguiente sección.

Después de la generación de hipótesis, el científico decide cuál, en su caso, podría y debería ser sometida a una prueba experimental. ¿Por qué no probar todas? El tiempo y el dinero son consideraciones importantes en la realización de las investigaciones. Los científicos deben establecer prioridades entre las hipótesis para decidir cuál probar primero.

Una hipótesis refutable se puede probar

En ciencia, se puede probar una hipótesis bien establecida. Si no se encuentran evidencias que la soporten, la hipótesis se rechaza. Se puede demostrar que la hipótesis es falsa. Incluso los resultados que no apoyan la hipótesis pueden ser valiosos y pueden dar lugar a nuevas hipótesis. Si los resultados apoyan la hipótesis, un científico los puede utilizar para generar hipótesis relacionadas.

Se va a considerar una hipótesis que se puede poner a prueba mediante la observación cuidadosa: los mamíferos hembras (animales que tienen pelo y producen leche para sus crías) tienen crías vivas. La hipótesis se basa en las observaciones de que los perros, gatos, vacas, leones, y los seres humanos todos son mamíferos y todos tienen crías vivas. Considere, además, que una nueva especie, la especie X, se identifica como un mamífero con base en que tiene pelo y produce leche para sus crías. Los biólogos predicen que las hembras de las especies X tendrían crías vivas. (¿Es este un razonamiento inductivo o deductivo?) Si una hembra de la nueva especie da a luz a crías vivas, la hipótesis es apoyada.

Antes de que se explorara el hemisferio sur, la mayoría de la gente probablemente habría aceptado la hipótesis, sin duda, porque todo animal peludo conocido, producía leche, de hecho, dan crías vivas. Sin embargo, los biólogos descubrieron que dos animales australianos (el ornitorrinco y el oso hormiguero espinoso) tienen pelo y producen leche para sus crías, pero ponen huevos (**FIGURA 1-16**). La hipótesis, como se estableció, era falsa, sin importar cuántas veces se había soportado. Como resultado, los biólogos o bien tenían que considerar al ornitorrinco y al oso hormiguero espinoso como no mamíferos o tenían que ampliar su definición de mamíferos para poder incluirlos. (Optaron por lo segundo).

Una hipótesis no es cierta sólo porque algunas de sus predicciones (que algunas personas han pensado o que han podido comprobar) se

Tom McHugh/Photo Researchers, Inc.

FIGURA 1-16 ¿Este animal es un mamífero?
El ornitorrinco (*Ornithorhynchus anatinus*) está clasificado como un mamífero porque tiene pelo y produce leche para sus crías. Sin embargo, a diferencia de la mayoría de los mamíferos, pone huevos.

han demostrado. Después de todo, podrían ser verdaderas por casualidad. De hecho, una hipótesis puede ser apoyada por los datos, pero que no se puede *probar* que en realidad es verdadera.

Una **hipótesis irrefutable** no se puede probar que sea falsa, de hecho, no se puede investigar científicamente. La creencia en una hipótesis irrefutable, como la existencia de duendes invisibles e indetectables, debe racionalizarse en otros campos distintos de los científicos.

Los modelos son importantes en el desarrollo y en la prueba de hipótesis

Las hipótesis tienen muchas fuentes potenciales, incluidas las observaciones directas o incluso simulaciones por computadora. Cada vez más en la biología, las hipótesis se pueden derivar de los **modelos** que los científicos han desarrollado para proporcionar una explicación detallada de un gran número de observaciones. Ejemplos de estos modelos comprobables incluyen el modelo de la estructura del ADN y del modelo de la estructura de la membrana plasmática (analizado en el capítulo 5).

El mejor diseño para un experimento a veces se puede establecer mediante la realización de simulaciones en computadora. Las pruebas virtuales y la evaluación se efectúan antes de que el experimento se realice en el laboratorio o en el campo. El modelado y la simulación por computadora ahorran tiempo y dinero.

Muchas predicciones se pueden probar por experimentación

Una hipótesis es una idea abstracta, pero con base en ella, los científicos pueden hacer predicciones que se pueden probar. Por ejemplo, podríamos predecir que los estudiantes de biología que estudian durante diez horas harán un mejor examen que los estudiantes que no estudian. Tal como se utiliza aquí, una **predicción** es una consecuencia deductiva, y lógica de una hipótesis. No tiene por qué ser un evento futuro.

Algunas predicciones se pueden probar por medio de experimentos controlados. Los primeros biólogos observaron que el núcleo era la parte más prominente de la célula, e hipotetizaron que las células se verían afectadas negativamente si perdían sus núcleos. Los biólogos predijeron que si el núcleo se eliminaba de la célula, por consiguiente ésta moriría. Entonces experimentaron la extirpación quirúrgica del núcleo de una ameba unicelular. La ameba continuó viva y moviéndose, pero no crecía, y después de unos días murió. Estos resultados sugieren que el núcleo es necesario para los procesos metabólicos que proporcionan el crecimiento y la reproducción celular.

Sin embargo, los investigadores se preguntaron, ¿qué pasa si la operación en sí, y no la pérdida del núcleo, causó la muerte de la ameba? Realizaron un experimento controlado, sometiendo a dos grupos de amebas al mismo trauma microquirúrgico (**FIGURA 1-17**). En el grupo experimental, el núcleo se retiró; y en el grupo de control no. Idealmente, un **grupo experimental** difiere de un grupo de control sólo con respecto a la variable en estudio. En el **grupo de control**, el investigador insertaba un microlazo en cada ameba y lo empujaba hacia el interior de la célula para simular la eliminación del núcleo, después retiraba el instrumento, dejando el núcleo dentro.

Las amebas tratadas con esta operación ficticia se recuperaron y después crecieron y se dividieron. Este experimento demostró que era la eliminación del núcleo lo que causaba la muerte de las amebas, no simplemente la operación.

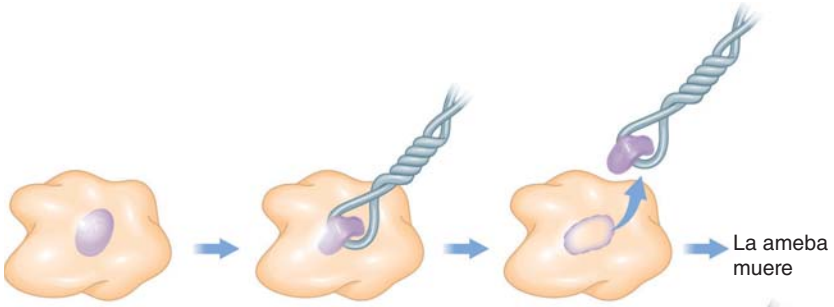
La conclusión es que las amebas no pueden vivir sin su núcleo. Los resultados apoyan la hipótesis de que si las células pierden su núcleo, se

EXPERIMENTO CLAVE

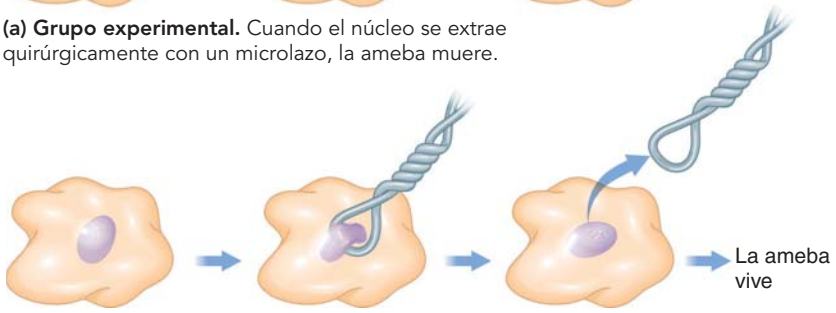
PREGUNTAR EN FORMA CRÍTICA: ¿Por qué el núcleo es tan grande? ¿Cuál es su importancia?

FORMULAR UNA HIPÓTESIS: Las células se verán afectadas negativamente si pierden su núcleo.

REALIZAR UN EXPERIMENTO: Usando un microlazo, los investigadores quitaron el núcleo de cada ameba en el grupo experimental. Las amebas en el grupo de control se sometieron al mismo procedimiento quirúrgico, pero no se eliminó su núcleo.



(a) Grupo experimental. Cuando el núcleo se extrae quirúrgicamente con un microlazo, la ameba muere.



(b) Grupo de control. Una ameba de control sometida a un procedimiento quirúrgico similar (incluyendo la inserción de un microlazo), pero sin la eliminación del núcleo, no muere.

RESULTADOS: Las amebas sin núcleo murieron. Las amebas en el grupo de control vivieron.

CONCLUSIÓN: Las amebas no pueden vivir sin sus núcleos. La hipótesis tiene fundamento.

FIGURA 1-17 Prueba de una predicción respecto a la importancia del núcleo
Los científicos observaron que el núcleo era la parte más prominente de la célula. Se hicieron preguntas críticas acerca de su observación y se desarrolló la hipótesis de que las células se verían afectadas negativamente si perdían sus núcleos. Con base en sus hipótesis, hacen una predicción que se podría probar: si se extrae el núcleo de una ameba, ésta morirá. Entonces los investigadores realizaron experimentos para probar esta predicción. Los investigadores estudiaron los resultados y concluyeron que su hipótesis estaba fundamentada.

ven afectadas negativamente. Se puede concluir que el núcleo es esencial para la supervivencia de la célula.

Los investigadores deben evitar el sesgo

En estudios científicos, los investigadores deben hacer todo lo posible para evitar prejuicios o ideas preconcebidas de lo que debería suceder. Por ejemplo, para evitar el sesgo, actualmente, la mayoría de los experimentos médicos son del tipo de doble ciego. Cuando se prueba un fármaco, un grupo de pacientes recibe la medicación nueva, y un grupo de control de pacientes marcados reciben un placebo (una pastilla o píldora de almidón inofensiva similar en tamaño, forma, color y sabor a la que se está probando). El *estudio doble ciego*, es llamado así debido a que ni el paciente ni el médico saben quién está recibiendo el medicamento experimental y quién está recibiendo el placebo. Las píldoras o tratamientos están codificadas de alguna manera, y el código sólo se rompe después de que el experimento y los resultados se registran. No todos los experimentos pueden ser tan bien diseñados, por ejemplo, con frecuencia es difícil establecer controles apropiados.

Los científicos interpretan los resultados de los experimentos y obtienen conclusiones

Los científicos reúnen los datos de un experimento, interpretan sus resultados, y a continuación, obtienen sus conclusiones a partir de ellos. En el experimento de la ameba descrito anteriormente, los investigadores concluyeron que los datos apoyaban la hipótesis de que el núcleo es esencial para la supervivencia de la célula. Cuando los resultados apoyan la hipótesis, los científicos pueden utilizarlos para generar hipótesis relacionadas. Incluso los resultados que no apoyan la hipótesis pueden ser valiosos y pueden dar lugar a nuevas hipótesis.

Análisis de otro experimento. Equipos de investigadores que estudian las poblaciones de chimpancés en África han informado que dichos animales parecen aprender maneras específicas de utilizar herramientas a partir del ejemplo de otros. El comportamiento que se aprende de los demás en una población y se pasa a las generaciones futuras es lo que se llama "cultura". En el pasado, la mayoría de los biólogos pensaban que la cultura sólo ocurría en los seres humanos. Ha sido difícil probar este tipo de aprendizaje en la naturaleza, y la idea ha sido motivo de controversia.

Los biólogos se han hecho preguntas críticas acerca de si los chimpancés aprendieron a utilizar las herramientas mediante la observación de uno al otro. Los investigadores del Yerkes National Primate Research Center en Atlanta, formularon la hipótesis de que los chimpancés pueden aprender determinadas formas de utilizar las herramientas mediante la observación de otros chimpancés. Predijeron que si un chimpancé enseña a otro a usar un palo para obtener alimentos de un dispensador, otros chimpancés también aprenderían la técnica (**FIGURA 1-18**). Estos investigadores dividieron a los chimpancés en dos grupos experimentales con 16 en cada grupo. Entonces le enseñaron a una hembra de alto rango en cada grupo a usar un palo para obtener alimentos de un dispensador. A los dos chimpancés se les enseñó diferentes métodos. A un chimpancé se le enseñó a meter el palo en el interior del dispositivo para liberar los alimentos. Al otro se le enseñó a utilizar el palo para levantar un gancho que elimina un bloqueo, permitiendo que los alimentos cayeran fuera del dispositivo.

Un tercer grupo sirvió como grupo de control. A los chimpancés de este grupo se les dio acceso a los palos y al aparato con los alimentos en su interior, pero a ninguno se le enseñó cómo usar los palos. Todos los chimpancés del grupo de control tocaron el aparato con el palo, pero ninguno tuvo éxito en la liberación de los alimentos.

Cuando los chimpancés fueron devueltos a sus grupos, otros chimpancés observaron cómo los chimpancés que habían recibido instrucción utilizaban el palo, y una gran mayoría comenzó a utilizar los palos de la misma manera. Los chimpancés en cada grupo aprendieron el estilo específico del uso del palo que a su chimpancé instruida le habían enseñado. La mayoría utilizaron el palo para obtener alimento por lo menos 10 veces. Dos meses después, el aparato dispensador se volvió a introducir en el ambiente de los chimpancés. Una vez más, la mayoría de los chimpancés utilizaron la técnica aprendida para la obtención de los alimentos. Los resultados del experimento apoyan la hipótesis. Los investigadores concluyeron que los chimpancés son capaces de transmitir la tecnología aprendida culturalmente.

El error de muestreo puede llevar a conclusiones inexactas

Una de las razones para llegar a conclusiones inexactas es el *error de muestreo*. Debido a que no *todos* los casos que se estudian se pueden observar o probar (los científicos no pueden estudiar todas las amebas o cada población de chimpancés), los científicos tienen que contentarse con una muestra. ¿Cómo pueden los científicos saber si la muestra que están estudiando es verdaderamente representativa? Si la muestra es demasiado pequeña, puede no ser representativa debido a factores aleatorios. Un estudio con sólo dos, o incluso nueve, amebas pueden no dar datos fiables que se puedan generalizar a otras amebas. Si los investigadores prueban con un gran número de sujetos, es más probable que se obtengan conclusiones científicas precisas (**FIGURA 1-19**). El científico busca afirmar con cierto nivel de confianza que una determinada conclusión tiene una cierta probabilidad estadística de ser correcta.

Los experimentos deben ser reproducibles

Cuando los investigadores publican sus hallazgos en una revista científica, por lo general describen sus métodos y procedimientos con suficiente detalle para que otros científicos puedan repetir los experimentos. Cuando los resultados se replican, las conclusiones son, por supuesto, fortalecidas.

Una teoría se apoya con la prueba de hipótesis

En ambientes no científicos con frecuencia se utiliza la palabra *teoría* incorrectamente para referirse a una hipótesis o incluso una idea indemostrable que quieren promover. Una **teoría científica** es en realidad una explicación integrada de algún aspecto del mundo natural que se basa en una serie de hipótesis, cada una apoyada por resultados consistentes de muchas observaciones o experimentos. Una teoría científica se relaciona con los datos que anteriormente parecían no relacionados. Una buena teoría crece, sobre la base de datos adicionales que se van conociendo. Se predicen nuevos hechos y sugieren nuevas relaciones entre los fenómenos. Incluso puede sugerir aplicaciones prácticas.

Una teoría científica, al demostrar las relaciones entre diferentes hechos, simplifica y clarifica la comprensión del mundo natural. Como Einstein escribió: "En toda la historia de la ciencia, desde la filosofía griega hasta la física moderna, se han producido constantes intentos de reducir la aparente complejidad de los fenómenos naturales a ideas y relaciones simples y fundamentales". El desarrollo de las teorías científicas es sin duda un objetivo importante de la ciencia.

Muchas hipótesis no pueden ser probadas con experimentación directa

Algunas teorías aceptadas no se prestan a pruebas de hipótesis con experimentos comunes. Con frecuencia, estas teorías describen los eventos que ocurrieron en el pasado distante. No se puede observar directamente

EXPERIMENTO CLAVE

PREGUNTAR EN FORMA CRÍTICA: ¿Los chimpancés aprenden cómo utilizar las herramientas mediante la observación de uno al otro?

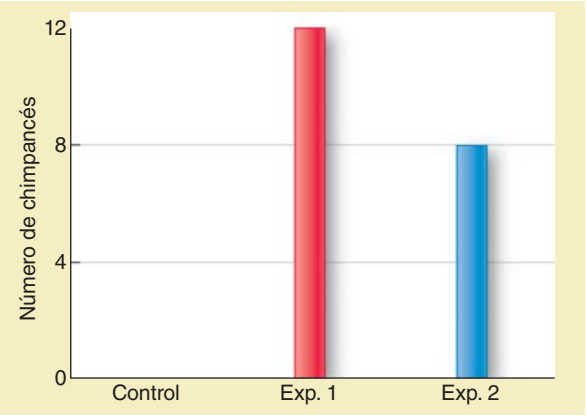
FORMULAR UNA HIPÓTESIS: Los chimpancés pueden aprender maneras particulares de utilizar herramientas mediante la observación de otros chimpancés.

REALIZAR UN EXPERIMENTO: Una hembra en cada uno de dos grupos de 16 chimpancés fue instruida de una forma específica para obtener alimentos mediante el uso de un palo. Las dos chimpancés instruidas fueron devueltas a sus respectivos grupos. A los chimpancés en el grupo de control no se les enseñó cómo usar el palo.

© David Bygott

RESULTADOS: Los chimpancés en cada grupo experimental observaron el uso del palo por la chimpancé instruida, y la mayoría comenzó a utilizar el palo de la misma manera. Cuando se realizó una prueba dos meses más tarde, muchos de los chimpancés en cada grupo seguían utilizando el palo. *Los resultados que aquí se presentan se han simplificado y se basan en el número de chimpancés que se observaron utilizando el método aprendido al menos 10 veces.* Todos menos uno en cada grupo de chimpancés aprendieron la tecnología, pero unos cuantos lo utilizaron sólo unas pocas veces. Algunos chimpancés aprendieron ellos mismos algún método alternativo y lo utilizaban. Sin embargo, el grupo más conformista usaba el método que el investigador enseñó a la chimpancé instruida.

CONCLUSIÓN: Los chimpancés aprenden formas especiales para la utilización de herramientas mediante la observación de otros chimpancés. La hipótesis es sustentada.



(a) Número de chimpancés que emplearon con éxito el método específico para utilizar la herramienta.

(b) Número de chimpancés que emplearon con éxito el método aprendido para el uso de la herramienta, dos meses más tarde.

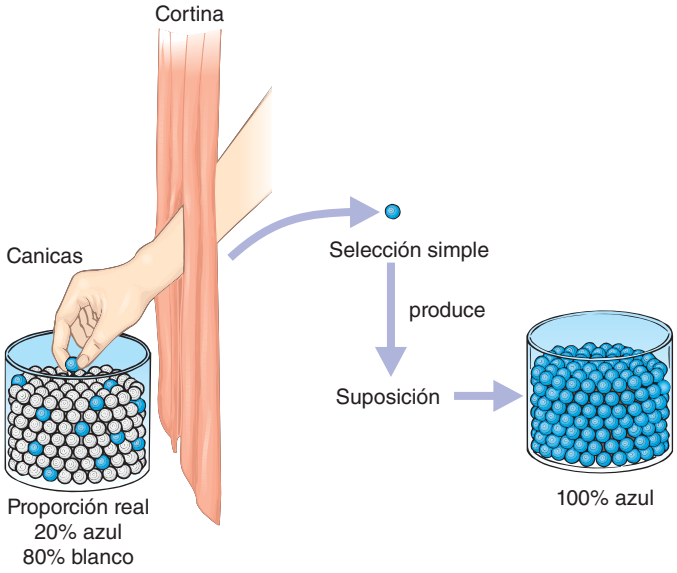
FIGURA 1-18 Comprobación de una predicción acerca del aprendizaje en las poblaciones de chimpancés

En la foto, se muestra un grupo de chimpancés salvajes que observa a uno de sus miembros utilizando una herramienta.

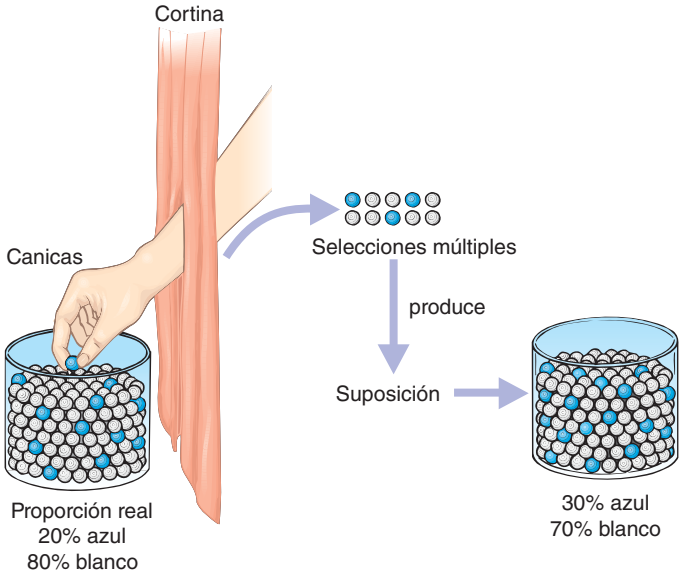
el origen del universo desde un estado muy caliente y denso hace aproximadamente 13.7 miles de millones de años (la teoría del Big Bang). Sin embargo, los físicos y los cosmólogos han podido formular muchas hipótesis relacionadas con el Big Bang y probar muchas de las predicciones derivadas de estas hipótesis.

Del mismo modo, los seres humanos no observan la evolución de los principales grupos de organismos, ya que el proceso se llevó a cabo durante millones de años y se produjo antes que los humanos hubieran evolucionado. Sin embargo, se han planteado muchas hipótesis acerca de la evolución, y las predicciones con base en ellas se han probado. Por ejemplo, si los organismos complejos evolucionaron de formas de vida más simples, nos encontraríamos con los fósiles de los organismos más simples en los estratos más antiguos (las capas de roca). A medida que exploremos los estratos más recientes, podemos esperar encontrar a los organismos cada vez más complejos. De hecho, los científicos han encontrado esta progresión de fósiles simples a complejos.

Además de los fósiles, la evidencia de la evolución proviene de muchas fuentes, incluyendo las similitudes físicas y moleculares entre los organismos. La evidencia también proviene de estudios recientes y actuales de la evolución en acción. Muchos aspectos de la evolución



(a) Realizar una selección simple puede dar como resultado un error de muestreo. Si la canica seleccionada es azul, se podría suponer que todas las canicas son de color azul.



(b) Cuanto mayor sea el número de selecciones que se realizan de algo desconocido, es más probable que se puedan hacer suposiciones válidas al respecto.

FIGURA 1-19 ***Animada*** **Probabilidad estadística**

actual pueden, de hecho, ser estudiados en laboratorio o en campo. La evidencia de la evolución es tan convincente que casi todos los científicos aceptan hoy la teoría evolutiva como una parte integral de la biología.

Los cambios de paradigma permiten nuevos descubrimientos

Un **paradigma** es un conjunto de suposiciones o conceptos que constituyen una forma de pensar acerca de la realidad. Por ejemplo, desde la época de Aristóteles hasta el siglo XIX, los biólogos pensaban que los organismos eran ya sea plantas (reino Plantae) o animales (reino Animalia). Este concepto estaba profundamente arraigado. Sin embargo, con el perfeccionamiento de los microscopios, los investigadores descubrieron formas de vida diminutas, bacterias y protistas, que no eran ni plantas ni animales. Los biólogos tuvieron que hacer un **cambio de paradigma**, es decir, cambiaron su visión de la realidad, para dar cabida a este nuevo conocimiento. Se asignaron estos organismos recién descubiertos a nuevos reinos. En un cambio de paradigma más reciente, los biólogos han revisado su idea de que se nace con todas las células del cerebro que siempre se tendrán. Ahora se sabe que ciertas áreas del cerebro continúan produciendo nuevas neuronas durante toda la vida.

La biología sistémica integra diferentes niveles de información

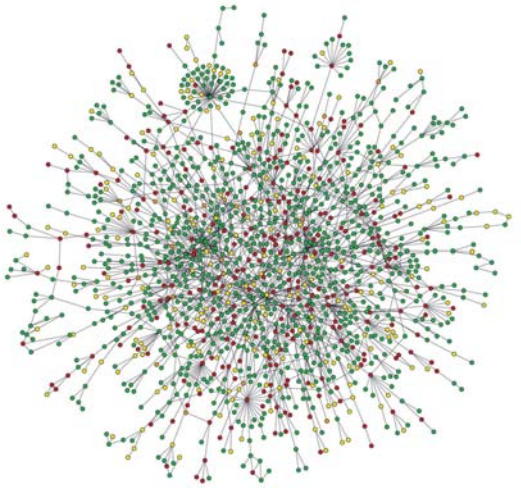
En el método *reduccionista* de la biología, los investigadores estudian los componentes más simples de los procesos biológicos. Su objetivo es sintetizar el conocimiento de muchas partes pequeñas para entender el todo. El reduccionismo ha sido (y sigue siendo) importante en la investigación biológica. Sin embargo, como los biólogos y sus herramientas se han vuelto cada vez más sofisticados, se han generado grandes cantidades de datos, llevando a la ciencia de la biología a un nivel diferente.

La **biología de sistemas** o biología sistémica es un campo de la biología que se construye con la información proporcionada con el método reduccionista y crea grandes conjuntos de datos, normalmente generados por computadora. La biología de sistemas también se conoce como la *biología integrativa*. El reduccionismo y la biología de sistemas son métodos complementarios. Usando el reduccionismo, los biólogos han descubierto información básica acerca de los componentes de los seres vivos, tales como moléculas, genes, células y órganos. Los biólogos de sistemas, que se centran en sistemas como un todo más que en componentes individuales, necesitan de este conocimiento básico para estudiar, por ejemplo, las *interacciones* entre las diversas partes y niveles de un organismo.

Los biólogos de sistemas integran los datos de los distintos niveles de complejidad con el objetivo de comprender todo el panorama —cómo funcionan los sistemas biológicos—. Por ejemplo, los biólogos de sistemas están creando modelos de los diferentes aspectos de la función celular. La función celular normal depende de las acciones precisas de cientos de proteínas que transmiten señales recibidas de otras células. Las proteínas también transmiten señales desde una parte de la célula a otra. Los investigadores están produciendo mapas detallados de las vías moleculares que mantienen la función de las células (**FIGURA 1-20**).

Un grupo de investigadores ha diseñado un modelo que consta de casi 8000 señales químicas implicadas en una red molecular que conduce a la muerte celular programada. Al entender la comunicación celular, las interacciones de los genes y las proteínas en las vías metabólicas y en los procesos fisiológicos, los biólogos de sistemas esperan lograr con el tiempo un modelo de todo el organismo. La biología de sistemas se utiliza cada vez más para estudiar los procesos de enfermedad. Por ejemplo, se pueden mapear las interacciones entre un patógeno y la célula huésped.

El desarrollo de la biología de sistemas se vio impulsado por la enorme cantidad de datos generados por el Proyecto Genoma Humano. Los investigadores que trabajan en este proyecto identificaron las secuencias de ADN que conforman los aproximadamente 25,000 genes del *genoma humano*, el conjunto completo de genes que componen el material genético humano. Con los programas de computadora elaborados para el Proyecto Genoma Humano se pueden analizar conjuntos de datos muy grandes. Estos programas se están utilizando para integrar los datos sobre las interacciones de proteínas y muchos otros aspectos de la biología molecular. Los biólogos de sistemas ven la biología en términos de sistemas de información. Cada vez más dependen de los principios matemáticos, estadísticos y de ingeniería.



Hawoong Jeong, University of Notre Dame/Science Photo Library

FIGURA 1-20 Mapa que muestra las interacciones proteicas en una célula de levadura (*Saccharomyces cerevisiae*)

Cada punto representa una proteína en este hongo unicelular. Las líneas conectan las proteínas que interactúan entre sí. Las proteínas muy conectadas son más críticas para el funcionamiento celular. Muchas de estas interacciones también se han identificado en células humanas. Se retiraron proteínas específicas para eliminar los genes que codifican su producción. Las proteínas se han codificado con colores de acuerdo con el efecto que tiene su eliminación en la célula de levadura: *rojo*, letal; *verde*, no es letal; *naranja*, crecimiento más lento; *amarillo*, efectos desconocidos.

La ciencia tiene dimensiones éticas

La investigación científica depende de un compromiso con los ideales prácticos, tales como la veracidad y la obligación de comunicar los resultados. La honestidad es particularmente importante en la ciencia. Considere el gran (aunque temporal) daño hecho cada vez que un investigador sin escrúpulos o incluso desesperado, cuya carrera puede depender de la publicación de un estudio de investigación, propaga a sabiendas, datos falsos. Hasta que se descubre el engaño, los investigadores pueden dedicar miles de dólares y de horas de mano de trabajo profesional a líneas de investigación inútiles inspirados por publicaciones erróneas. El engaño también puede ser peligroso, sobre todo en la investigación médica. Afortunadamente, la ciencia tiende a corregirse a través del uso consistente del proceso científico. Tarde o temprano, es casi seguro que los resultados experimentales pongan en duda los datos falsos.

La ciencia y la tecnología interactúan continuamente. Conforme los científicos que hacen investigación básica reportan nuevos hallazgos, los ingenieros y otros inventores crean nuevos productos. Muchos de esos productos contribuyen a nuestra calidad de vida. La nueva tecnología también proporciona a los científicos herramientas más poderosas para su investigación y aumenta el potencial de nuevos descubrimientos. Por ejemplo, hace unos pocos años para determinar el genoma de cualquier eucarionte se necesitaban varias salas llenas de máquinas que podrían secuenciar los genes. Este esfuerzo también cuesta millones de dólares. Las nuevas tecnologías han revolucionado la secuenciación de genes, lo que permite que se determinen con rapidez a genomas complejos, con menos equipo, y a un costo mucho menor. Hay planes en marcha para determinar los genomas de 10,000 vertebrados.

La ciencia y la tecnología continuarán cambiando la sociedad y estos cambios plantean nuevos retos. Además de ser éticos con su propio trabajo, los científicos se enfrentan a muchos problemas sociales y políticos que rodean áreas como la investigación genética, la investigación con células madre, la clonación y la experimentación humana y animal. Por ejemplo, algunas células madre que muestran un gran potencial para el tratamiento de enfermedades humanas provienen de embriones tempranos. Las células se pueden tomar de embriones humanos de cinco o seis días de edad y después cultivarlas en el laboratorio. En esta etapa, el embrión es un grupo de células de aproximadamente 0.15 mm de largo (0.006 pulgadas). Estas células se podrían desarrollar para tratar fallas del corazón o del cerebro dañado por un accidente vascular cerebral, lesión, enfermedad de Parkinson o enfermedad de Alzheimer. Se podría salvar las vidas de las víctimas de quemaduras y quizá ser controladas para tratar cánceres específicos. Los científicos y la sociedad en general tendrán que determinar si los beneficios potenciales de cualquier tipo de investigación son mayores que sus riesgos éticos.

La era del genoma trae consigo muchos problemas éticos y responsabilidades. ¿Cómo se protegerá la confidencialidad de la información genética? Por ejemplo, supongamos que usted tiene un historial familiar de cáncer de mama y aprende de las pruebas genéticas que tiene una de las mutaciones BRCA. Estas mutaciones aumentan el riesgo de desarrollar cáncer de mama y otros tipos de cáncer. ¿Cómo puede usted estar seguro de que el conocimiento de su código genético individual no sería usado en su contra cuando busque empleo o contrate un seguro de salud? Los científicos deben ser éticamente responsables y deben ayudar a educar a la gente sobre su trabajo, incluyendo sus beneficios en relación con sus riesgos. Es significativo que muy al principio del Proyecto Genoma Humano, parte de su presupuesto se destinó a investigación de las implicaciones éticas jurídicas y sociales de sus descubrimientos.

Repaso

- ¿Cuáles son las características de una buena hipótesis?
- ¿Qué se entiende por un experimento "controlado"?
- ¿Qué es la biología de sistemas?

RESUMEN: ENFOQUE EN LOS OBJETIVOS DE APRENDIZAJE

1.1 *(página 2)*

1 Describir tres temas básicos de la biología.

- Tres temas básicos de la biología son la evolución, la transferencia de información y la transferencia de energía. El proceso de la **evolución** da por resultado poblaciones que cambian con el tiempo y explica cómo los ancestros de los organismos se relacionan con las primeras formas de vida. La información se debe transmitir dentro de las células, entre células, entre organismos, y de una generación a la siguiente. La vida requiere una entrada continua de la energía del Sol.

1.2 *(página 2)*

2 Distinguir entre seres vivos y no vivos mediante la descripción de los rasgos que caracterizan a los organismos vivos.

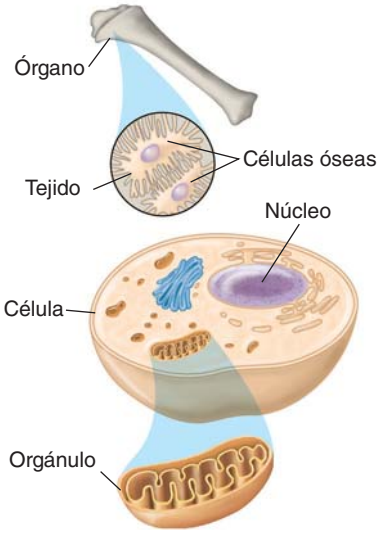
- Cada organismo vivo está compuesto de una o más **células**. Los seres vivos crecen al aumentar el tamaño y (o) número de sus células.
- El **metabolismo** incluye todas las actividades químicas que tienen lugar en el organismo, incluyendo las reacciones químicas esenciales para la nutrición, crecimiento y reparación, y la conversión de la energía en formas utilizables. La **homeostasis** se refiere a lo apropiado, a un ambiente interno equilibrado.

- Los organismos responden a **estímulos**, los cambios físicos o químicos, en su ambiente externo o interno. Normalmente la respuesta incluye movimiento.
- En la **reproducción asexual**, los descendientes son típicamente idénticos al progenitor, excepto por el tamaño; en la **reproducción sexual**, las crías son el producto de la fusión de los gametos, y sus genes por lo general son aportados por los dos padres.
- Conforme las poblaciones evolucionan, se adaptan a su entorno. Las **adaptaciones** son características que aumentan la capacidad de un organismo para sobrevivir en su ambiente.

1.3 *(página 5)*

3 Construir una jerarquía de organización biológica, incluidos los niveles característicos de los organismos individuales y los niveles característicos de los sistemas ecológicos.

- La organización biológica es jerárquica. Un organismo complejo se organiza en su química, célula, **tejido**, **órgano**, **sistema de órganos**, y los niveles del **organismo**. Las células se asocian para formar los tejidos que realizan funciones específicas. En la mayoría de los organismos multicelulares, los tejidos se organizan para formar estructuras funcionales, llamadas órganos. Un grupo organizado de tejidos y órganos forman un sistema de órganos. Funcionando en conjunto, los sistemas de órganos constituyen un organismo complejo, multicelular.



- La unidad básica de la organización ecológica es la **población**. Varias poblaciones forman **comunidades**, una comunidad y su entorno físico conforman un **ecosistema**, todos los ecosistemas de la Tierra juntos constituyen la **biosfera**.

CENGAGENOW™ **Aprenda más acerca de la organización biológica, haciendo clic en la figura en CengageNOW.**

1.4 *(página 7)*

4 Resumir la importancia de la transferencia de información dentro y entre los sistemas vivos, dando ejemplos específicos.

- Los organismos transmiten información química, eléctrica, y de comportamiento.
- El **ADN**, que constituye los **genes**, es el material hereditario. La información codificada en el ADN se transmite de una generación a la siguiente. El ADN contiene las instrucciones para el desarrollo de un organismo y para realizar los procesos de la vida. El ADN codifica las **proteínas**, que son importantes para determinar la estructura y función de cada célula y tejido.
- Las **hormonas**, son mensajeros químicos que transmiten mensajes de una parte del organismo a otra, son importantes en la **señalización celular**.
- Muchos organismos utilizan señales eléctricas para transmitir la información, la mayoría de los animales tienen sistemas nerviosos que transmiten los impulsos eléctricos y liberan **neurotransmisores**.

1.5 *(página 8)*

5 Resumir el flujo de energía a través de los ecosistemas y contrastar el papel de los productores, consumidores y descomponedores.

- Las actividades de las células vivas requieren de energía. La vida depende de una fuente de energía continua del Sol. Durante la fotosíntesis, las plantas, algas y algunas bacterias utilizan la energía de la luz solar para sintetizar moléculas complejas a partir de dióxido de carbono y agua.
- Prácticamente todas las células realizan **respiración celular**, un proceso bioquímico por el cual captan la energía almacenada en los alimentos, por los productores. Parte de esa energía se utiliza para sintetizar materiales requeridos o para realizar otras actividades celulares.
- Un ecosistema autosuficiente incluye a los **productores** o **autótrofos**, que elaboran su propio alimento, los **consumidores primarios**, que se alimentan de los productores, los consumidores secundarios que se alimentan de consumidores primarios, y los **descomponedores**, que obtienen energía a partir del rompimiento de moléculas en los desechos y los organismos muertos. Los consumidores y descomponedores son **heterótrofos**, organismos que dependen de los productores como una fuente de energía para obtener alimento y oxígeno.

CENGAGENOW™ **Aprenda más acerca del flujo de energía, haga clic en la figura en CengageNOW.**

1.6 *(página 10)*

6 Demostrar el sistema de nomenclatura binominal mediante el uso de ejemplos concretos y la clasificación de un organismo (como un humano) en su dominio, reino, filo, clase, orden, familia, género y especie.

- Millones de especies han evolucionado. Una **especie** es un grupo de organismos con estructura, función y comportamiento similar, en la naturaleza, sólo se reproduce con otro. Los miembros de una especie contribuyen a un **acervo genético** común y comparten un ancestro común.
- Los biólogos utilizan un **sistema de nomenclatura binominal** en la que el nombre de cada especie incluye un nombre de **género** y un **epíteto específico**. La clasificación taxonómica es jerárquica, incluye especies, género, **familia**, **orden**, **clase**, **filo**, **reino**, y **dominio**. Cada agrupación se refiere como un **taxón**. Un grupo de organismos con un antepasado común es un **clado**.

7 Identificar los tres dominios y los reinos de los seres vivos, y dar ejemplos de los organismos asignados a cada grupo.

- Las bacterias y las arqueas tienen **células procariotas**, todos los demás organismos tienen **células eucariotas**. Los procariotas forman dos de los tres dominios (Bacteria y Archaea).
- Los organismos se clasifican en tres dominios: **Archaea**, **Bacteria** y **Eukarya** y varios reinos: **Archaea**, **Bacteria**, **Hongos** (por ejemplo, mohos y levaduras), **Plantas** y **Animales**. Los **Protistas** (por ejemplo, algas, hongos de agua, los mohos del cieno, y las amebas) ahora se asignan a cinco "supergrupos".

CENGAGENOW™ **Aprenda sobre diversidad de la vida, haga clic en la figura en CengageNOW.**

8 Dar una breve descripción de la teoría científica de la evolución y explicar por qué es el concepto principal de la unificación de la biología.

- La **evolución** es el proceso mediante el cual las poblaciones cambian con el tiempo en respuesta a cambios en el ambiente. La teoría de la evolución explica cómo millones de especies llegaron a ser lo que son y nos ayuda a comprender la estructura, la función, el comportamiento y las relaciones de los organismos.
- La **selección natural**, el mecanismo principal por el que la evolución avanza, favorece a los individuos con rasgos que les permitan hacer frente a cambios ambientales. Charles Darwin basó su teoría de la selección natural en sus observaciones de la variación de los individuos de una especie; los organismos producen más descendientes que sobreviven y se reproducen; los organismos deben competir por recursos limitados, y los individuos que mejor se adapten a su entorno tienen más probabilidades de sobrevivir, reproducirse y transmitir su información hereditaria. Sus rasgos se vuelven más ampliamente distribuidos en la población.
- La fuente de variación en una población es la **mutación** aleatoria.

9 Aplicar la teoría de la selección natural para cualquier adaptación dada y sugerir una explicación lógica de cómo la adaptación puede haber evolucionado.

- Cuando los antepasados de los primeros mieleros hawaianos llegaron a Hawai, otras pocas aves estaban presentes, así que había muy poca competencia por la comida. A través de muchas generaciones, los mieleros, con picos largos y más curvados se adaptaron a alimentarse del néctar de las flores tubulares. Quizá los que tienen los picos más largos, y más curvados eran más capaces de sobrevivir en esta zona de alimentos y han vivido para transmitir sus genes a su descendencia. Los que tienen el pico más corto, y más grueso tuvieron más éxito alimentándose de insectos y pasan sus genes a las nuevas generaciones de descendientes. Finalmente, las diferentes especies evolucionaron, se han adaptado a zonas específicas de alimentos.

1.7 *(página 15)*

10 Diseñar un estudio para probar una hipótesis dada, utilizando el procedimiento y la terminología del método científico.

- El **proceso de ciencia** es un método dinámico de la investigación. El **método científico** es un marco general que usan los científicos en su trabajo; incluye la observación, el reconocimiento de un problema o estableciendo una pregunta crítica, la formulación de una hipótesis, haciendo una predicción que se puede probar, haciendo nuevas observaciones, realizando experimentos, interpretando los resultados, y obteniendo conclusiones que apoyan o falsifican la hipótesis.
- El razonamiento deductivo e inductivo son dos categorías de pensamiento sistemático utilizados en el método científico. El **razonamiento deductivo** procede de principios generales a conclusiones concretas y nos ayuda a descubrir relaciones entre los hechos conocidos. El razonamiento inductivo comienza con observaciones específicas y obtiene conclusiones de ellas. El razonamiento inductivo nos ayuda a descubrir principios generales.
- Una **hipótesis** es una explicación provisional de las observaciones o fenómenos. Una hipótesis se puede probar. Si no encuentra evidencia que la soporte, se rechaza la hipótesis.
- Un experimento científico bien diseñado por lo general incluye un **grupo de control** y un **grupo experimental** y debe estar lo más libre posible de prejuicios. El grupo de control debe ser lo más parecido posible al grupo experimental. Idealmente, el grupo experimental difiere del grupo de control sólo con respecto a la variable que se está estudiando.

CENGAGENOW™ **Para hacer su propio muestreo aleatorio haga clic en la figura de CengageNOW.**

- Una **teoría científica** es una explicación integrada de algún aspecto del mundo natural que se basa en una serie de hipótesis, cada una apoyada por los resultados consistentes de muchas observaciones o experimentos.

11 Comparar los métodos del reduccionismo y de los sistemas en la investigación biológica.

- Usando el reduccionismo, los investigadores estudian los componentes más simples de los procesos biológicos, por ejemplo, moléculas o células. La **biología de sistemas** utiliza los conocimientos proporcionados por el reduccionismo. Los biólogos de sistemas integran los datos de distintos niveles de complejidad con el objetivo de comprender cómo funcionan los sistemas biológicos.

EVALÚE SU COMPRENSIÓN

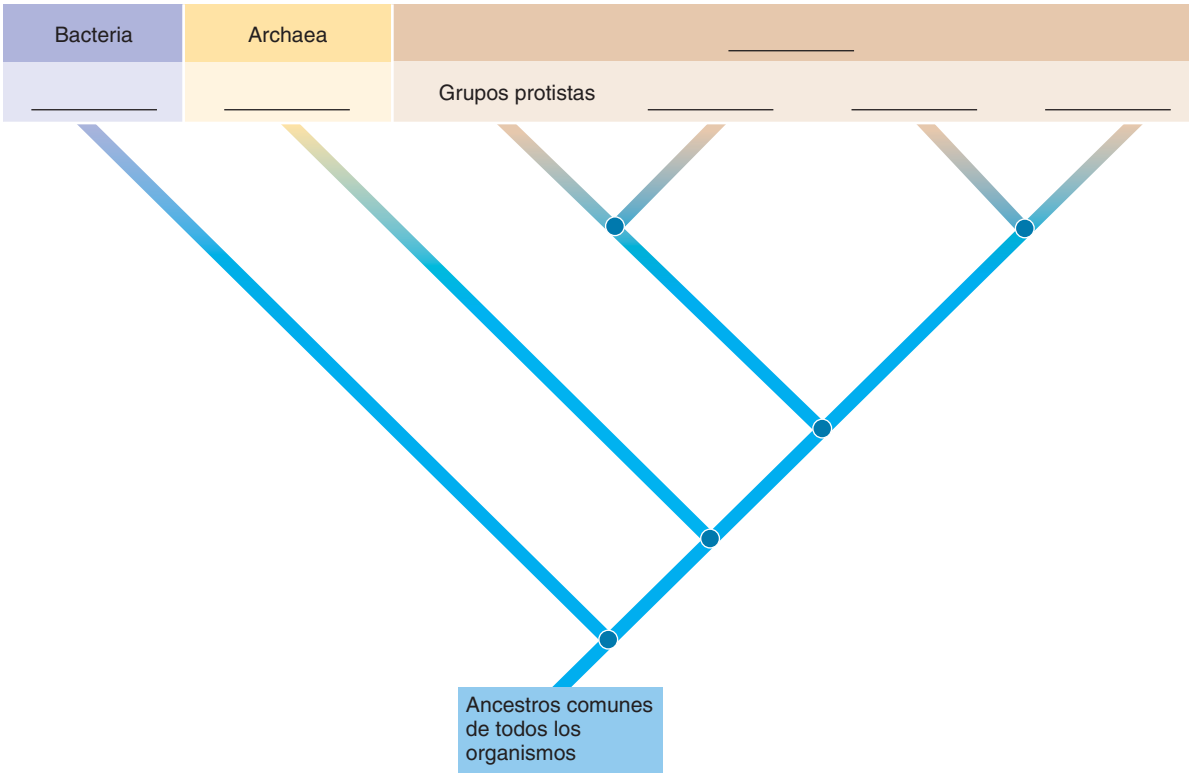
1. La homeostasis (a) corresponde al equilibrio del ambiente interno, (b) es la suma de todas las actividades químicas de un organismo (c) es la respuesta a largo plazo de los organismos a los cambios en su entorno (d) se produce a nivel del ecosistema, no en células u organismos (e) puede ser sexual o asexual
2. Una ameba se divide en dos amebas más pequeñas. Éste es un ejemplo de (a) homeostasis (b) neurotransmisión (c) reproducción asexual (d) reproducción sexual (e) metabolismo
3. Las células (a) son los componentes básicos de los organismos vivos (b) siempre tienen núcleo (c) no se encuentran entre bacterias (d) a, b y c (e) a y b
4. ¿Cuál de las siguientes es una secuencia correcta de los niveles de organización biológica?

   1. órganos del sistema 2. químico 3. tejido 4. órgano 5. célula (a) 2, 3, 5, 4, 1 (b) 5, 3, 4, 1, 2 (c) 2, 5, 3, 1, 4 (d) 2, 5, 3, 4, 1 (e) 5, 2, 3, 4, 1
5. ¿Cuál de las siguientes es una secuencia correcta de los niveles de organización ecológica?

   1. comunidad 2. organismo 3. ecosistema 4. población 5. biosfera

   (a) 5, 3, 1, 4, 2 (b) 2, 4, 1, 3, 5 (c) 2, 1, 4, 3, 5 (d) 4, 2, 1, 3, 5 (e) 2, 4, 3, 1, 5
6. El ADN (a) se produce durante la respiración celular (b) funciona principalmente para transmitir la información de una especie a otra (c) no se puede cambiar (d) es un neurotransmisor (e) constituye los genes
7. La respiración celular (a) es un proceso mediante el cual la luz del Sol se utiliza para sintetizar componentes de la célula con la liberación de energía (b) se produce en heterótrofos solamente (c) se realiza tanto por autótrofos como por heterótrofos (d) causa cambios químicos en el ADN (e) se produce en respuesta a los cambios ambientales
8. Los hongos están asignados al dominio (a) Protista (b) Archaea (c) Bacteria (d) Eukarya (e) Plantas
9. El nombre científico del maíz es *Zea mays*. *Zea* es el (a) epíteto específico (b) género (c) clase (d) reino (e) filo
10. Darwin sugirió que la evolución se realiza por (a) mutación (b) cambios en los individuos de una especie (c) selección natural (d) interacción de las hormonas durante la competencia por los recursos (e) respuestas homeostáticas a cada cambio en el entorno
11. Idealmente, un grupo experimental difiere de un grupo de control (a) sólo con respecto a la hipótesis que está siendo probada (b) porque sus sujetos son más fiables (c) en que está menos sujeto a sesgo (d) en que es menos vulnerable a errores de muestreo (e) sólo con respecto a la variable en estudio
12. Un biólogo de sistemas lo más probable es que trabaje en (a) comprender mejor los componentes de las células (b) desarrollo de un mejor sistema de clasificación de los organismos (c) creación de una nueva serie de pasos para el método científico (d) investigación de una serie de reacciones que comunican la información en la célula (e) identificación de las conexiones e interacciones de las neuronas con el fin de aprender acerca de la función cerebral

13. Identificar el dominio y los reinos escribiendo el nombre de cada una de las líneas en blanco.

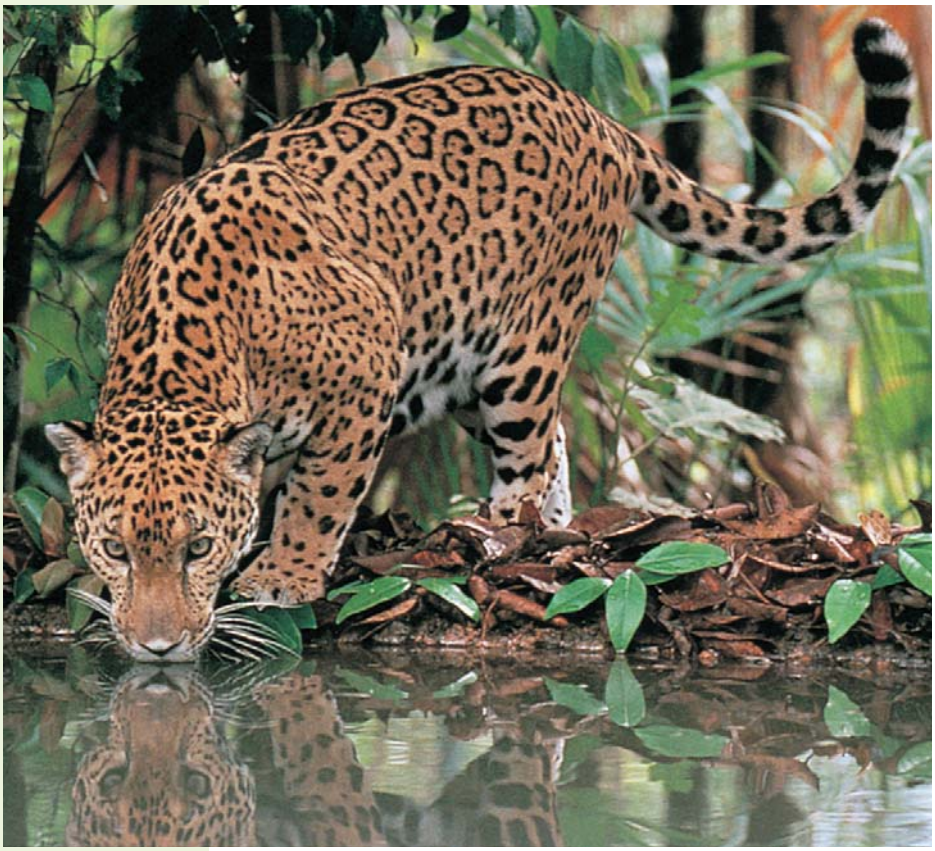


PENSAMIENTO CRÍTICO

1. ¿Qué pasaría si fallara un mecanismo homeostático? Describa un mecanismo homeostático que trabaje en su cuerpo (que sea distinto del de regulación de la glucosa citado en este capítulo).
2. Compare el método reduccionista con la biología de sistemas. ¿Cómo se complementan los dos métodos? ¿Qué método es más probable que considere las propiedades emergentes?
3. ¿Cuáles son algunas características de una buena hipótesis? Dé un ejemplo.
4. Haga una predicción y diseñe un experimento controlado adecuadamente para probar cada una de las siguientes hipótesis: (a) Un tipo de moho encontrado en su jardín produce un antibiótico eficaz. (b) La tasa de crecimiento de una plántula de frijol se ve afectada por la temperatura. (c) Los estrógenos alivian los síntomas de la enfermedad de Alzheimer en las mujeres de edad avanzada.
5. **VÍNCULO CON LA EVOLUCIÓN.** ¿De qué manera depende la evolución de la transferencia de información? ¿De qué modo la transferencia de información depende de la evolución?
6. **VÍNCULO CON LA EVOLUCIÓN.** ¿Cómo podría ayudar el conocimiento de los procesos evolutivos a un biólogo que está haciendo investigación en (a) comportamiento animal, por ejemplo, el comportamiento del cazador de leones? (b) el desarrollo de un nuevo antibiótico para sustituir uno al que las bacterias lo han vuelto resistente? (c) la conservación de una planta específica en una selva tropical?
7. **ANÁLISIS DE DATOS.** Compare las dos gráficas de la figura 1-18. ¿Qué información ilustra la segunda gráfica? ¿Qué posible explicación puede darle a las diferencias que se muestran en las dos gráficas?
8. **CIENCIA, TECNOLOGÍA Y SOCIEDAD.** La nueva tecnología está permitiendo a los científicos crear terapias eficaces de genes para tratar enfermedades graves. En el futuro la terapia génica se puede utilizar para tratar condiciones tales como la adicción o trastornos bipolares. ¿Qué pasa si la terapia de genes se pudiera utilizar para producir niños con capacidad atlética, capacidad artística, o alto índice de inteligencia? ¿Tiene preocupaciones éticas sobre estas posibilidades? Si es así, dónde y cómo se marca la línea?

CENGAGENOW™ **Preguntas adicionales están disponibles en CengageNOW en www.cengage.com/login.**

2 Átomos y moléculas: la base química de la vida



Frans Lanting/Minden Pictures

El agua es un requerimiento básico para todo tipo de vida. Un jaguar (*Panthera onca*), el felino más grande en el hemisferio occidental, hace una pausa para beber agua en un arroyo de la selva.

CONCEPTOS CLAVE

2.1 Carbono, hidrógeno, oxígeno y nitrógeno son los elementos más abundantes en los seres vivos.

2.2 Las propiedades químicas de un átomo se determinan por sus electrones de más alta energía, conocidos como electrones de valencia.

2.3 Una molécula consta de átomos unidos entre sí por enlaces covalentes. Otros enlaces químicos importantes y muy fuertes son los enlaces iónicos. Los enlaces de hidrógeno y las interacciones de van der Waals son atracciones más débiles.

2.4 La energía de un electrón se transfiere en una reacción redox.

2.5 Las moléculas de agua son polares, tienen regiones de carga parcial positiva y otras de carga parcial negativa lo que les permite formar enlaces de hidrógeno entre sí y con otras sustancias polares.

2.6 Los ácidos son donadores de iones hidrógeno, las bases son aceptores de iones hidrógeno. La escala de pH es una medida conveniente de la concentración de iones hidrógeno de una disolución.

El conocimiento de la química es esencial para comprender a los organismos y cómo funcionan. Este jaguar y las plantas de la selva tropical, así como abundantes insectos y microorganismos que no se ven, comparten similitudes fundamentales en su composición química y en sus procesos metabólicos básicos. Estas similitudes químicas proporcionan una fuerte evidencia de la evolución de todos los organismos a partir de un ancestro común y explican en gran parte por qué lo que los biólogos aprenden estudiando a las bacterias o a las ratas en laboratorios se puede aplicar a otros organismos, incluyendo a los seres humanos. Por otra parte, los principios químicos y físicos básicos que rigen los organismos no son exclusivos de los seres vivos, porque también se aplican a los sistemas inertes.

El éxito del Proyecto del Genoma Humano y los estudios relacionados se basan en gran medida en la bioquímica y en la **biología molecular**, la química y la física de las moléculas que constituyen los seres vivos. Un bioquímico puede investigar las interacciones precisas entre los átomos y las moléculas de una célula que mantienen el flujo de energía esencial para la vida, y un biólogo molecular puede estudiar cómo interactúan las proteínas con el ácido desoxirribonucleico (ADN) con el fin de controlar la expresión de ciertos genes. Sin embargo, es esencial que *todos* los biólogos entiendan la química. Un biólogo evolutivo puede estudiar las relaciones

evolutivas al comparar el ADN de diferentes tipos de organismos. Un ecólogo puede estudiar cómo fluye la energía entre los organismos que viven en un estuario o monitorear los efectos biológicos del cambio de salinidad del agua. Un botánico puede estudiar compuestos únicos producidos por las plantas e incluso puede llegar a ser un "explorador químico", buscando nuevas fuentes de agentes medicinales.

En este capítulo, se establecen las bases para comprender cómo la estructura de los átomos determina la forma en que se forman los enlaces químicos para producir compuestos complejos. La mayor parte de nuestro análisis se centra en sustancias simples y pequeñas conocidas como **compuestos inorgánicos**. Entre los grupos de compuestos biológicamente importantes de compuestos inorgánicos están el agua, muchos ácidos, bases y sales simples. Se presta especial atención al agua, la sustancia más abundante en los organismos y en la superficie de la Tierra, y se analiza cómo sus propiedades únicas afectan a los organismos vivos, así como a su entorno inerte. En el capítulo 3 se extiende el análisis a los **compuestos orgánicos**, que contienen carbono, son generalmente grandes y complejos. En todos los compuestos orgánicos hasta en los más simples, dos o más átomos de carbono están unidos entre sí formando la estructura, o esqueleto de la molécula.

2.1 ELEMENTOS Y ÁTOMOS

OBJETIVOS DE APRENDIZAJE

1. Mencionar los principales elementos químicos presentes en los seres vivos y proporcionar una función importante de cada uno.
2. Comparar las propiedades físicas (masa y carga) y la ubicación de los electrones, protones y neutrones. Distinguir entre el número atómico y el número de masa de un átomo.
3. Definir los términos *orbital* y *capa electrónica*. Relacionar las capas electrónicas con los niveles de energía principales.

Los **elementos** son sustancias que no se pueden dividir en sustancias más simples por medio de reacciones químicas ordinarias. Cada elemento tiene un **símbolo químico**: en general la primera letra o las primera y segunda letras del nombre del elemento en inglés o en latín. Por ejemplo, O es el símbolo del oxígeno, C del carbono, H del hidrógeno, N del nitrógeno, y Na del sodio (de la palabra en latín *natrium*). Sólo cuatro elementos, oxígeno, carbono, hidrógeno y nitrógeno, son responsables de más del 96% de la masa de la mayoría de los organismos. Otros, tales como calcio, fósforo, potasio y magnesio, están también constantemente presentes, pero en cantidades más pequeñas. Algunos elementos, como el yodo y cobre, se conocen como *oligoelementos*, ya que sólo son necesarios en cantidades muy pequeñas. En la **TABLA 2-1** se enumeran los elementos que componen los organismos y se explica brevemente su función principal en plantas y animales.

Un **átomo** se define como la parte más pequeña de un elemento que conserva sus propiedades químicas. Los átomos son demasiado pequeños para ser visibles bajo el microscopio óptico. Sin embargo, con técnicas sofisticadas (como la microscopia de efecto túnel, se hacen amplificaciones tan grandes como 5 millones de veces) los investigadores han podido fotografiar las posiciones de algunos átomos en las moléculas grandes.

Los componentes de los átomos son pequeñas partículas de **materia** (todo lo que tiene masa y ocupa espacio), conocidas como partículas subatómicas. Los físicos han descubierto una serie de partículas subatómicas, pero para nuestros propósitos necesitamos considerar sólo tres: electrones, protones y neutrones. Un **electrón** es una partícula que porta una unidad de carga eléctrica negativa; un **protón** porta una unidad de carga positiva, y un **neutrón** es una partícula sin carga. En un átomo eléctricamente neutro, el número de electrones es igual al número de protones.

Los protones y los neutrones agrupados conforman el **núcleo atómico**. Sin embargo, los electrones no tienen una ubicación fija y se mueven rápidamente a través del espacio casi vacío que rodea el núcleo atómico.

Un átomo se identifica únicamente por su número de protones

Cada elemento tiene un número fijo de protones en el núcleo atómico, conocido como el **número atómico**. Se escribe como un subíndice a la izquierda del símbolo químico. Así, $_1H$ indica que el núcleo del hidrógeno contiene 1 protón, y $_8O$ significa que el núcleo del oxígeno con-

TABLA 2-1 Funciones de los elementos en los organismos

Elemento* (símbolo químico)	Funciones
O Oxígeno	Necesario para la respiración celular; presente en la mayoría de los compuestos orgánicos; componente del agua
C Carbono	Forma la estructura de las moléculas orgánicas; cada átomo de carbono puede formar cuatro enlaces con otros átomos
H Hidrógeno	Presente en la mayoría de los compuestos orgánicos; componente del agua; el ion hidrógeno (H^+) está implicado en algunas reacciones de transferencia de energía
N Nitrógeno	Componente de proteínas y ácidos nucleicos; componente de la clorofila en las plantas
Ca Calcio	Componente estructural de los huesos y los dientes; el ion calcio (Ca^{2+}) es importante en la contracción muscular, la conducción de impulsos nerviosos y la coagulación sanguínea; asociado con la pared celular de las plantas
P Fósforo	Componente de los ácidos nucleicos y de los fosfolípidos de las membranas; importante en las reacciones de transferencia de energía; componente estructural de los huesos
K Potasio	El ion potasio (K^+) es el principal ion positivo (catión) en el citoplasma (tejido) de las células animales; importante en la función nerviosa; afecta la contracción muscular; controla la apertura de los estomas en las plantas
S Azufre	Componente de la mayoría de las proteínas
Na Sodio	El ion sodio (Na^+) es el principal ion positivo (catión) en el líquido intersticial (tejido) de animales; importante en el equilibrio de líquidos; esencial para la conducción de impulsos nerviosos; importante en la fotosíntesis en las plantas
Mg Magnesio	Necesario en la sangre y otros tejidos animales; activa muchas enzimas; componente de la clorofila en las plantas
Cl Cloro	El ion cloruro (Cl^-) es el principal ion negativo (anión) en el líquido intersticial (tejido) de animales; importante en el balance de agua; esencial para la fotosíntesis
Fe Hierro	Componente de la hemoglobina en los animales; activa ciertas enzimas

*Otros elementos se encuentran en muy pequeñas cantidades (trazas) en animales, plantas, o en ambos incluidos yodo (I), manganeso (Mn), cobre (Cu), zinc (Zn), cobalto (Co), flúor (F), molibdeno (Mo), selenio (Se), boro (B), silicio (Si) y algunos otros.

tiene 8 protones. El número atómico determina la identidad del átomo y define el elemento correspondiente.

La **tabla periódica** es una gráfica de los elementos ordenada por su número atómico (**FIGURA 2.1** y apéndice A). La tabla periódica es útil porque permite correlacionar simultáneamente muchas de las características entre los diversos elementos.

La figura 2-1 incluye la **configuración electrónica** de varios elementos importantes para los organismos, con base en los *modelos de Bohr*, que muestran el arreglo de los electrones en varios círculos concéntricos alrededor del núcleo; éstos aunque son fáciles de utilizar, son imprecisos. En realidad, el espacio que rodea el núcleo es extremadamente grande en comparación con él, y como se verá, los electrones no orbitan alrededor del núcleo en trayectorias concéntricas fijas.

La suma de protones y neutrones determina la masa atómica

La masa de una partícula subatómica es muy pequeña, demasiado pequeña para que pueda expresarse convenientemente en gramos o incluso en microgramos.[1] Estas masas se expresan en términos de la unidad de **masa atómica** (**uma**), también llamada **dalton** en honor a John Dalton, el químico inglés que formuló una teoría atómica a principios de 1800. Una uma es aproximadamente igual a la masa de un solo

[1]Las tablas de unidades de mediciones científicas comúnmente utilizadas están impresas en las últimas páginas de este libro.

PUNTO CLAVE **La tabla periódica proporciona información acerca de los elementos: su composición, estructura y comportamiento químico.**

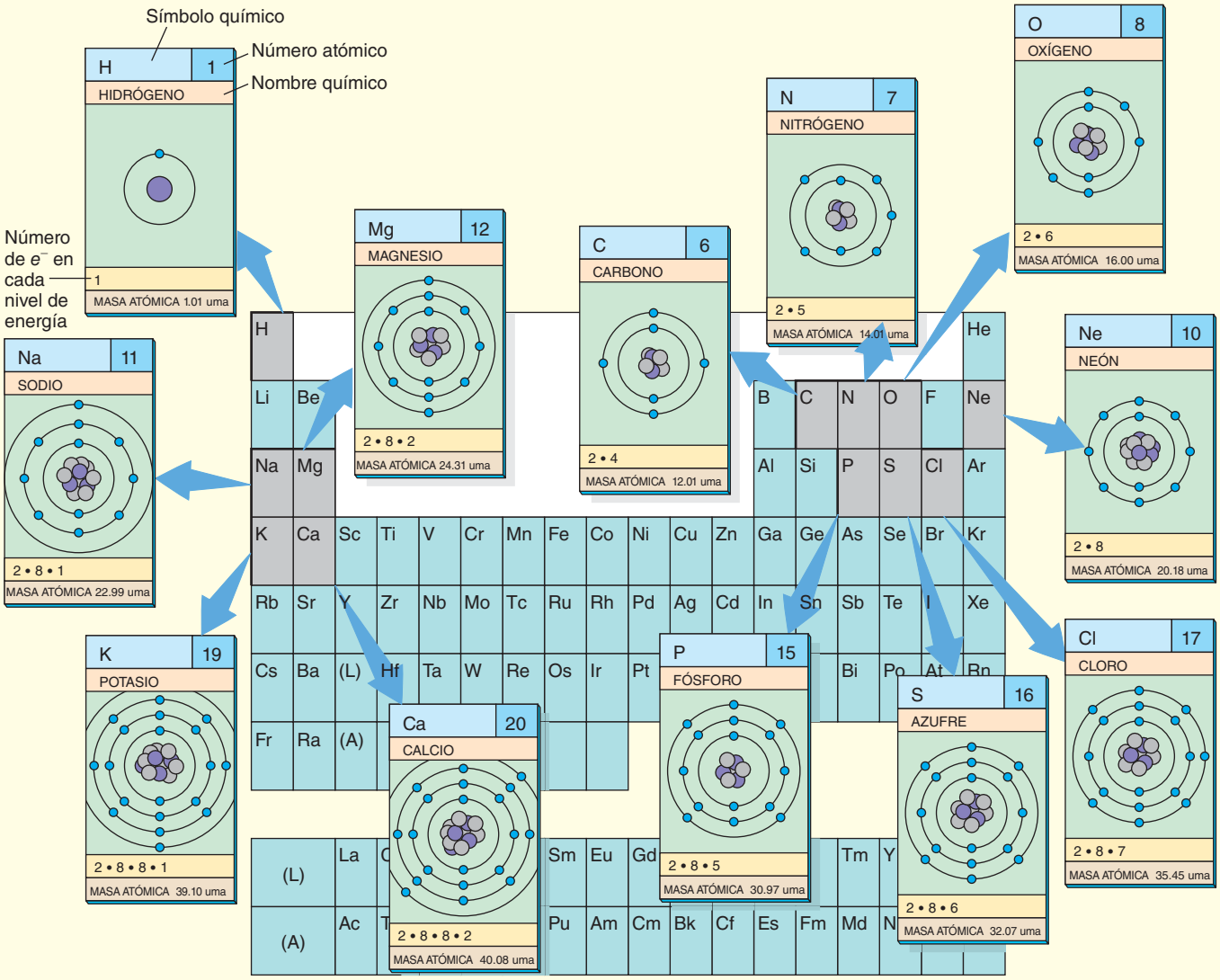


FIGURA 2-1 La tabla periódica

Observe el uso de los modelos de Bohr para representar la configuración electrónica de los átomos de algunos elementos de importancia biológica, además del neón, que no es reactivo, ya que su capa de valencia está completa (lo que se analizará posteriormente en este capítulo). Aunque el modelo de Bohr no representa las configuraciones electrónicas con precisión, se utiliza comúnmente debido a su simplicidad y conveniencia. En el apéndice A se presenta una tabla periódica completa.

protón o de un solo neutrón. Los protones y los neutrones conforman casi toda la masa de un átomo. La masa de un electrón es tan sólo 1/1800 de la masa de un protón o de un neutrón.

La **masa atómica** de un átomo es un número que indica aproximadamente cuánta materia contiene en comparación con otro átomo. Este valor se determina sumando el número de protones al número de neutrones y expresando los resultados en unidades de masa atómica o daltons.[2] La masa de los electrones se desprecia porque es muy pequeña. El número de masa atómica se indica con un superíndice a la izquierda del símbolo químico. La forma común del átomo de oxígeno, con 8 protones y 8 neutrones en su núcleo, tiene un número atómico de 8 y una masa de 16 uma. Esto se indica con el símbolo $^{16}_{8}C$.

Las características de los protones, electrones y neutrones se resumen en la siguiente tabla:

Partícula	Carga	Masa aproximada	Ubicación
Protón	Positiva	1 uma	Núcleo
Neutrón	Neutra	1 uma	Núcleo
Electrón	Negativa	Aproximadamente 1/1800 uma	Fuera del núcleo

Los isótopos de un elemento difieren en el número de neutrones

La mayoría de los elementos consisten de una mezcla de átomos con diferente número de neutrones y por lo tanto de masas diferentes. Estos átomos se llaman **isótopos**. Los isótopos de un mismo elemento tienen el mismo número de protones y electrones, sólo varía el número de neutrones. Los tres isótopos de hidrógeno, $^{1}_{1}H$ (hidrógeno común), $^{2}_{1}H$ (deuterio), y $^{3}_{1}H$ (tritio), contienen 0, 1 y 2 neutrones, respectivamente. La **FIGURA 2-2** muestra los modelos de Bohr de dos isótopos de carbono, $^{12}_{6}C$ y $^{14}_{6}C$. La masa de un elemento se expresa como el promedio de las masas de sus isótopos (ponderados por su abundancia relativa en la naturaleza). Por ejemplo, la masa atómica del hidrógeno no es 1.0 uma, sino 1.0079 uma, lo que refleja la presencia natural de pequeñas cantidades de deuterio y tritio, además de la mayor abundancia del hidrógeno común.

Debido a que tienen el mismo número de electrones, todos los isótopos de un elemento dado tienen esencialmente las mismas características químicas. Sin embargo, algunos isótopos son inestables y tienden a desintegrarse, o a decaer, en un isótopo más estable (convirtiéndose por lo general en un elemento diferente); estos **radioisótopos** emiten radiación durante el proceso. Por ejemplo, la desintegración radiactiva del $^{14}_{6}C$ se produce cuando un neutrón se desintegra para formar un protón y un electrón de rápido movimiento es emitido desde el átomo una forma de radiación, conocida como partícula beta (β). El átomo estable que resulta es la forma común del nitrógeno, $^{14}_{7}N$. Utilizando instrumentos sofisticados, los científicos pueden detectar y medir partículas β y otros tipos de radiación. La desintegración radiactiva también se puede detectar con un método conocido como **autorradiografía**, en la que la radiación produce el aspecto de granos de plata oscura sobre una película fotográfica (**FIGURA 2-3**).

Debido a que todos los isótopos de un elemento dado tienen el mismo número de electrones, presentan las mismas características químicas, por tanto son esencialmente intercambiables en las moléculas. Por lo general las moléculas que contienen radioisótopos se metabolizan y(o) se localizan en el organismo de manera similar a la de sus correspondientes no radiactivos, y se pueden sustituir. Por esta razón, los radioisótopos tales como ^{3}H (tritio), ^{14}C y ^{32}P son herramientas de gran valor que se utilizan en la investigación, por ejemplo, para datar fósiles (vea la figura 18-10), rastrear rutas bioquímicas, determinar la secuencia de la información genética en el ADN (vea la figura 15-10), y entender el transporte de azúcar en las plantas.

En medicina, los radioisótopos se utilizan tanto en el diagnóstico como en el tratamiento. La localización y/o el metabolismo de una sustancia tal como una hormona o un fármaco se pueden rastrear en el cuerpo marcando la sustancia con un radioisótopo tal como el carbono-14 o el tritio. Los radioisótopos se utilizan para examinar el funcionamiento de la glándula tiroides, para proporcionar imágenes del

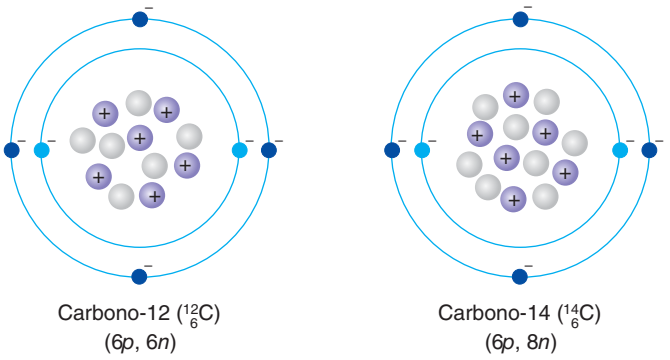
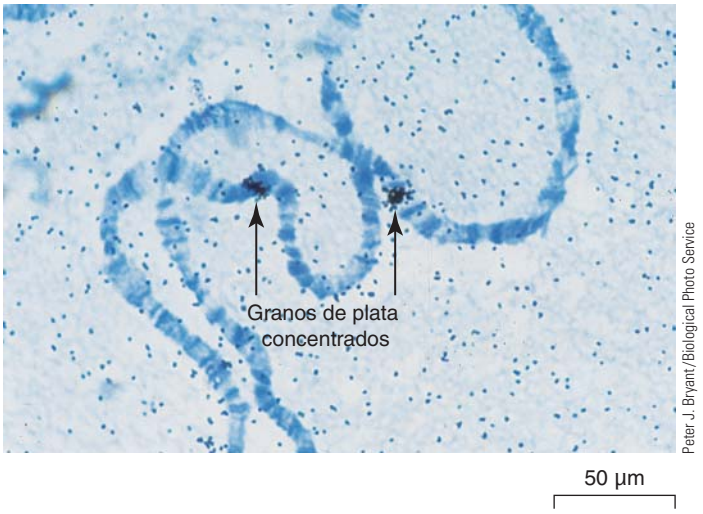


FIGURA 2-2 Isótopos
El carbono-12 ($^{12}_{6}C$) es el isótopo más común del carbono. Su núcleo contiene 6 protones y 6 neutrones, por lo que su masa atómica es 12. El carbono-14 ($^{14}_{6}C$) es un raro isótopo radiactivo del carbono. Contiene 8 neutrones, por lo que su masa atómica es 14.



Peter J. Bryant/Biological Photo Service

FIGURA 2-3 Autorradiografía
Los cromosomas de la mosca de la fruta, *Drosophila melanogaster*, que se muestran en esta micrografía óptica, se han cubierto con una película fotográfica en la que los granos de plata (*puntos oscuros*) se forman cuando el tritio (^{3}H) que se ha incorporado en el ADN experimenta desintegración radiactiva. Las concentraciones de granos de plata (*flechas*) señalan la ubicación de moléculas específicas del ADN.

[2] A diferencia del peso, la masa es independiente de la fuerza de gravedad. Sin embargo, por conveniencia, se considerará que la masa y el peso son equivalentes. El peso atómico tiene el mismo valor numérico que la masa atómica, pero es adimensional.

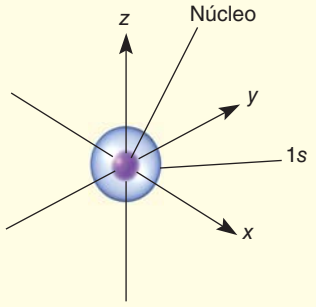
flujo sanguíneo en las arterias que irrigan el músculo cardíaco, y para estudiar muchos otros aspectos del funcionamiento y la química del cuerpo. Ya que la radiación puede interferir en la división celular, los radioisótopos se han utilizado terapéuticamente en el tratamiento del cáncer, una enfermedad que con frecuencia se caracteriza por una rápida división celular.

Los electrones se mueven en orbitales que corresponden a diferentes niveles de energía

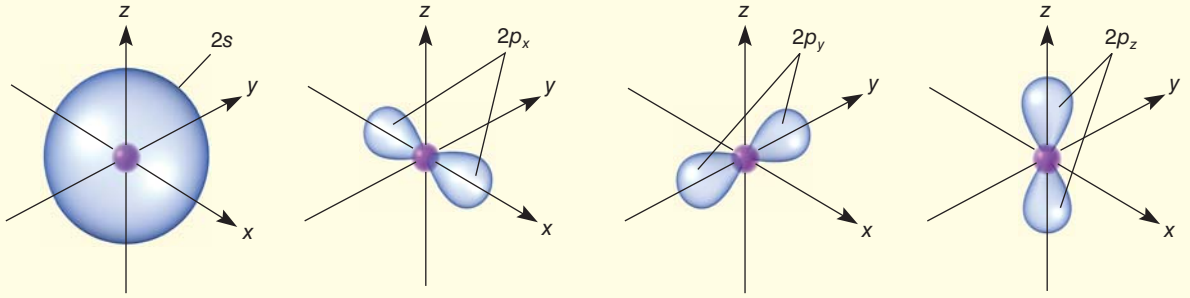
Los electrones se mueven en regiones del espacio tridimensional (3-D) del átomo, denominadas **orbitales**. Cada orbital presenta un máximo de 2 electrones. Puesto que es imposible conocer la ubicación de un electrón en un momento determinado, los orbitales se decriben con mayor precisión como "nubes de electrones", áreas sombreadas, cuya densidad es proporcional a la probabilidad de que un electrón está presente allí en un momento determinado. La energía de un electrón depende del orbital que ocupa. Se dice que los electrones que se encuentran en orbitales con energía similar, están en el mismo **nivel de energía principal**, y conforman una **capa electrónica** (**FIGURA 2-4**).

En general, los electrones en una capa electrónica con una distancia promedio mayor desde el núcleo tienen mayor energía que los que están en una capa cercana al núcleo. La razón es que se requiere energía para mantener alejado a un electrón (cargado negativamente) del núcleo (car-

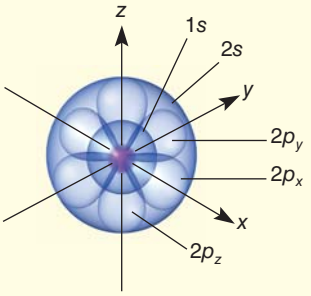
PUNTO CLAVE **Los electrones ocupan orbitales que corresponden a los niveles de energía.**



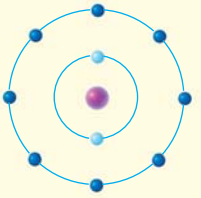
(a) El primero de los niveles de energía principal presenta un máximo de 2 electrones, ocupando un solo orbital esférico (llamado 1*s*). Los electrones que se muestran en el diagrama podrían estar presentes en cualquier lugar del área azul.



(b) El segundo de los niveles de energía principal presenta cuatro orbitales, cada uno con un máximo de 2 electrones: un orbital esférico (2*s*) y tres orbitales en forma de mancuerna (2*p*) que forman ángulos rectos entre sí.



(c) Los orbitales principales del primer y segundo nivel de energía de un átomo de neón se muestran sobrepuestos. Observe que el único orbital 2*s* más los tres orbitales 2*p* forman la capa de valencia completa, con 8 electrones de neón. Compare este punto de vista más realista de los orbitales atómicos con el modelo de Bohr para el átomo de neón que se muestra a la derecha.



(d) Átomo de neón (modelo de Bohr)

FIGURA 2-4 ***Animada*** **Orbitales atómicos**

Cada orbital se representa como una "nube electrónica". Las flechas etiquetadas con *x*, *y* y *z* forman los ejes imaginarios del átomo.

gado positivamente). Se dice que los electrones más energéticos, conocidos como electrones de valencia, ocupan la **capa de valencia**. La capa de valencia se representa como el anillo exterior concéntrico en el modelo de Bohr. Como se verá en las siguientes secciones, son estos electrones de valencia los que juegan un papel fundamental en las reacciones químicas.

Un electrón se puede mover a un órbital más alejado del núcleo al recibir más energía, o puede ceder la energía y caer a un nivel de energía más baja, en un órbital más cercano al núcleo. Los cambios en los niveles de energía de los electrones son importantes en la conversión de energía de los organismos. Por ejemplo, durante la fotosíntesis, la energía luminosa absorbida por las moléculas de clorofila hace que los electrones se muevan a un nivel superior de energía (vea la figura 9-3).

Repaso

- ¿Todos los átomos de un elemento tienen el mismo número atómico?, ¿la misma masa atómica?
- ¿Qué es un radioisótopo? ¿En qué forma se utilizan los radioisótopos en la investigación biológica?
- ¿Cómo se comparan los electrones de diferentes orbitales de la misma capa electrónica, respecto a su energía?

2.2 REACCIONES QUÍMICAS

OBJETIVOS DE APRENDIZAJE

4 Explicar cómo el número de electrones de valencia de un átomo está relacionado con sus propiedades químicas.

5 Distinguir entre las fórmulas químicas simplificadas, moleculares y estructurales.

6 Explicar por qué el concepto de mol es tan útil para los químicos.

El comportamiento químico de un átomo está determinado principalmente por el número y disposición de sus **electrones de valencia**. La capa de valencia del hidrógeno o del helio está llena o completa (estable) cuando contiene 2 electrones. La capa de valencia de cualquier otro átomo está completa cuando contiene 8 electrones. Cuando la capa de valencia no está llena, el átomo tiende a perder, ganar o compartir electrones para completar una capa externa. Las capas de valencia de todos los isótopos de un elemento son idénticas; por esta razón, tienen propiedades químicas similares y se pueden sustituir por otro isótopo del mismo elemento en las reacciones químicas (por ejemplo, el tritio se puede sustituir por hidrógeno común).

Los elementos que están en la misma columna vertical (que pertenecen al mismo *grupo*) de la tabla periódica tienen propiedades químicas similares debido a que sus capas de valencia tienen tendencias similares a perder, ganar o compartir electrones. Por ejemplo, el cloro y el bromo, que están incluidos en un grupo normalmente conocido como los *halógenos*, son altamente reactivos. Ya que sus capas de valencia tienen 7 electrones, tienden a ganar un electrón en las reacciones químicas. Por el contrario, el hidrógeno, sodio y potasio, tienen cada uno un solo electrón de valencia, que tienden a cederlo o compartirlo con otro átomo. El helio (He) y el neón (Ne) pertenecen a un grupo conocido como *gases nobles*. Son poco reactivos ya que sus capas de valencia están llenas. Observe en la figura 2-1 las capas de valencia incompletas de algunos de los elementos importantes en los organismos, incluyendo el carbono, hidrógeno, oxígeno y nitrógeno, y compárelas con la capa de valencia del neón de la figura 2-4d.

Los átomos forman compuestos y moléculas

Dos o más átomos pueden combinarse químicamente. Cuando se combinan los átomos de *diferentes* elementos, el resultado es un compuesto químico. Un **compuesto** químico consta de átomos de dos o más elementos diferentes combinados en una proporción fija. Por ejemplo, el agua es un compuesto químico formado de hidrógeno y oxígeno en una proporción de 2:1. La sal de mesa común, cloruro de sodio, es un compuesto químico formado por sodio y cloro en una proporción 1:1.

Dos o más átomos pueden estar unidos fuertemente formando una partícula estable llamada **molécula**. Por ejemplo, cuando se combinan químicamente dos átomos de oxígeno, se forma una molécula de oxígeno. El agua es un compuesto molecular, y cada molécula consta de dos átomos de hidrógeno y uno de oxígeno. Sin embargo, como se verá, no todos los compuestos están formados por moléculas. El cloruro de sodio (la sal común de mesa) es un ejemplo de un compuesto que no es molecular.

Las fórmulas químicas simplificadas, moleculares, y estructurales dan información diferente

Una **fórmula química** es una expresión abreviada que describe la composición química de una sustancia. Los símbolos químicos indican los tipos de átomos presentes, y el número de los subíndices indican las proporciones entre los átomos. Existen varios tipos de fórmulas químicas, cada tipo proporciona información específica.

En una **fórmula simplificada** (también conocida como una *fórmula empírica*), los subíndices indican la mínima proporción de números enteros de átomos presentes en un compuesto. Por ejemplo, la fórmula simplificada para la hidracina es NH_2, que indica una proporción de 1:2 de nitrógeno a hidrógeno. (Observe que cuando está presente un átomo de un tipo, el subíndice número 1 no se escribe).

En una **fórmula molecular**, los subíndices indican el número real de cada tipo de átomo por molécula. La fórmula molecular de la hidracina es N_2H_4, lo que indica que cada molécula de la hidracina está compuesta de dos átomos de nitrógeno y cuatro átomos de hidrógeno. La fórmula molecular del agua, H_2O, indica que cada molécula está formada por dos átomos de hidrógeno y un átomo de oxígeno.

Una **fórmula estructural** muestra no sólo los tipos y número de átomos en una molécula, sino también su disposición. Por ejemplo, la fórmula estructural del agua es H—O—H. Como se estudiará en el capítulo 3, es normal que las moléculas orgánicas complejas con diferentes fórmulas estructurales compartan la misma fórmula molecular.

Un mol de cualquier sustancia contiene el mismo número de unidades

La masa molecular de un compuesto es la suma de las masas atómicas de los átomos que componen una única molécula; así la masa molecular del agua, H_2O, es (hidrógeno: 2×1 uma) + (oxígeno: 1×16 uma), o 18 uma. (Debido a la presencia de isótopos, los valores de la masa atómica no son números enteros, pero para facilitar el cálculo de la masa atómica se ha redondeado cada valor a un número entero). Similarmente, la masa molecular de la glucosa ($C_6H_{12}O_6$), un azúcar simple que es un compuesto fundamental en el metabolismo celular, es (carbono: 6×12 uma) + (hidrógeno: 12×1 uma) + (oxígeno: 6×16 uma), o 180 uma.

La cantidad de un elemento o compuesto cuya masa en gramos es equivalente a su masa atómica o molecular es de **1 mol** (**mol**). Así, 1 mol de agua son 18 gramos (g), y 1 mol de glucosa tiene una masa de 180 g. El mol es un concepto muy útil porque permite hacer comparaciones significativas entre los átomos y las moléculas de una masa muy diferente. La razón es que 1 *mol* de *cualquier sustancia siempre tiene exactamente el mismo número de unidades*, ya sea que estas unidades sean pequeños átomos o moléculas grandes. El gran número de unidades en un mol, 6.02×10^{23}, se conoce como el **número de Avogadro** en honor del físico italiano Amadeo Avogadro, quien fue el primero que lo calculó. Así, 1 mol (180 g) de glucosa contiene 6.02×10^{23} moléculas, al igual que 1 mol (2 g) de hidrógeno molecular (H_2). Aunque es imposible contar cada uno de los átomos y moléculas, un científico puede calcularlos simplemente pesando una muestra. Los biólogos moleculares por lo general tratan con valores más pequeños, ya sea milimoles (mmol, una milésima parte de un mol) o micromoles (μmol, una millonésima parte de un mol).

El concepto de mol también permite hacer comparaciones útiles entre las disoluciones. Una disolución 1 molar, que se representa por 1 *M*, contiene 1 mol de sustancia que se disuelve en un volumen total de 1 litro (L). Por ejemplo, se puede comparar 1 L de una disolución 1 *M* de glucosa con 1 L de una disolución 1 *M* de sacarosa (azúcar de mesa, una molécula más grande). Se diferencian en la masa del azúcar disuelto (180 g y 340 g, respectivamente), pero cada una de éstas tienen 6.02×10^{23} moléculas de azúcar.

Las ecuaciones químicas describen reacciones químicas

En cualquier momento de la vida de un organismo —bacteria, hongo, o una mariposa—, ocurren muchas reacciones químicas complejas. Las reacciones químicas, como la reacción entre la glucosa y el oxígeno, se pueden describir por medio de ecuaciones químicas:

$$\underset{\text{Glucosa}}{C_6H_{12}O_6} + \underset{\text{Oxígeno}}{6\ O_2} \longrightarrow \underset{\text{Dióxido de carbono}}{6\ CO_2} + \underset{\text{Agua}}{6\ H_2O} + \text{energía}$$

En una ecuación química, los **reactivos**, sustancias que participan en la reacción, generalmente se escriben en el lado izquierdo, y los productos, sustancias formadas por la reacción, se escriben en el lado derecho. La flecha significa "produce" e indica la dirección en la que ocurre la reacción.

Los compuestos químicos reaccionan entre sí en formas cuantitativamente precisas. Los números que preceden a los símbolos o fórmulas químicas (conocidos como *coeficientes*) indican el número relativo de átomos o moléculas que reaccionan. Por ejemplo, 1 mol de glucosa que se quema al fuego o se metaboliza en una célula reacciona con 6 moles de oxígeno formando 6 moles de dióxido de carbono y 6 moles de agua.

Se pueden realizar simultáneamente muchas reacciones en la dirección inversa (hacia la izquierda) y en la dirección hacia delante (a la derecha). En **equilibrio dinámico**, las tasas de reacción directa e inversa son iguales (vea el capítulo 7). Las reacciones reversibles se indican con flechas dobles:

$$\underset{\text{Dióxido de carbono}}{CO_2} + \underset{\text{Agua}}{H_2O} \rightleftharpoons \underset{\text{Ácido carbónico}}{H_2CO_3}$$

En este ejemplo, las flechas se dibujan con diferentes longitudes para indicar que cuando la reacción alcanza el equilibrio, habrá más reactivos (CO_2 y H_2O) que productos (H_2CO_3).

Repaso

- ¿Por qué un radioisótopo se puede sustituir por un átomo ordinario (no radiactivo) del mismo elemento, en una molécula?
- ¿Qué tipo de fórmula química aporta más información?
- ¿Cuántas partículas se podrían incluir en 1 g de átomos de hidrógeno?, ¿en 2 g de moléculas de hidrógeno?

2.3 ENLACES QUÍMICOS

OBJETIVO DE APRENDIZAJE

7 Distinguir entre enlaces covalentes, enlaces iónicos, enlaces de hidrógeno e interacciones de van der Waals. Compararlos en términos de los mecanismos por los que se forman y por sus fuerzas relativas.

Los átomos se mantienen unidos por fuerzas de atracción llamadas **enlaces químicos**. Cada enlace representa una cantidad dada de energía química. La **energía de enlace** es la energía que se necesita para romper un enlace químico. Los electrones de valencia establecen cuántos enlaces se pueden formar de un átomo. Los dos tipos principales de enlaces químicos fuertes son los enlaces covalentes y los enlaces iónicos.

En los enlaces covalentes se comparten los electrones

Los **enlaces covalentes** implican compartir electrones entre átomos de manera que cada átomo queda con su capa de valencia completa. Una molécula consta de átomos unidos por enlaces covalentes. Un ejemplo sencillo de este tipo de enlace covalente es el que une a dos átomos de hidrógeno en una molécula de hidrógeno gaseoso, H_2. Cada átomo de hidrógeno tiene 1 electrón, pero se requieren 2 electrones para completar su capa de valencia. Los átomos de hidrógeno tienen igual capacidad para atraer electrones, de modo que no se donan electrones entre sí. En cambio, los dos átomos de hidrógeno comparten sus únicos electrones, así que el par de electrones compartidos son atraídos simultáneamente por los 2 protones de cada núcleo de hidrógeno. Los 2 electrones giran alrededor de ambos núcleos atómicos, formando así el enlace covalente que une los dos átomos. Del mismo modo, se pueden enlazar átomos diferentes con enlaces covalentes formando moléculas, el resultado es un **compuesto covalente**.

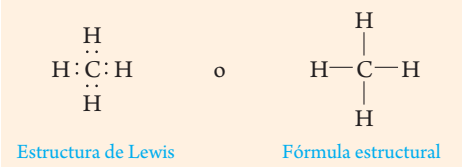
Una manera sencilla de representar a los electrones en la capa de valencia de un átomo es utilizar puntos colocados alrededor del símbolo químico del elemento. Esta representación se llama *estructura de Lewis* del átomo, llamada así en honor de G. N. Lewis, químico estadounidense que desarrolló este tipo de notación. En una molécula de agua, dos átomos de hidrógeno están unidos covalentemente con un átomo de oxígeno:

$$H\cdot + H\cdot + \cdot\underset{\cdot\cdot}{\overset{\cdot\cdot}{O}}\cdot \longrightarrow H:\underset{\cdot\cdot}{\overset{\cdot\cdot}{O}}:H$$

El oxígeno tiene 6 electrones de valencia, cuando comparte electrones con los dos átomos de hidrógeno, completa su capa de valencia de 8. Al mismo tiempo, cada átomo de hidrógeno completa su capa de valencia de 2. (Observe que en la fórmula estructural H—O—H, cada par de electrones compartidos constituye un enlace covalente, que se representa por una línea continua. Generalmente en una fórmula estructural se omiten los electrones no compartidos).

El átomo de carbono tiene 4 electrones en su capa de valencia, cada uno de los cuales está disponible formando enlaces covalentes:

Cuando un átomo de carbono y cuatro átomos de hidrógeno comparten electrones, se forma una molécula de metano compuesto covalente, CH_4:



El átomo de nitrógeno tiene 5 electrones en su capa de valencia. Recuerde que cada orbital puede tener un máximo de 2 electrones. Por lo general, 2 electrones ocupan un orbital, dejando 3 electrones disponibles para compartir con otros átomos:

Cuando un átomo de nitrógeno comparte electrones con tres átomos de hidrógeno, se forma una molécula de amoníaco compuesto covalente, NH_3:

Cuando se comparten un par de electrones entre dos átomos, se hace referencia a un **enlace covalente sencillo** (**FIGURA 2-5a**). Dos átomos de hidrógeno comparten un único par de electrones. Dos átomos de oxígeno pueden lograr estabilidad formando enlaces covalentes entre sí. Cada átomo de oxígeno tiene 6 electrones en su capa externa. Para estabilizarse, los dos átomos comparten dos pares de electrones, formando oxígeno molecular (**FIGURA 2-5b**). Cuando se comparten de esta manera dos pares de electrones, se hace referencia a un **doble enlace covalente**, que se representa con dos rectas paralelas continuas. De manera similar, se forma un **triple enlace covalente** cuando se comparten tres pares de electrones entre dos átomos (que se representan por tres rectas paralelas continuas).

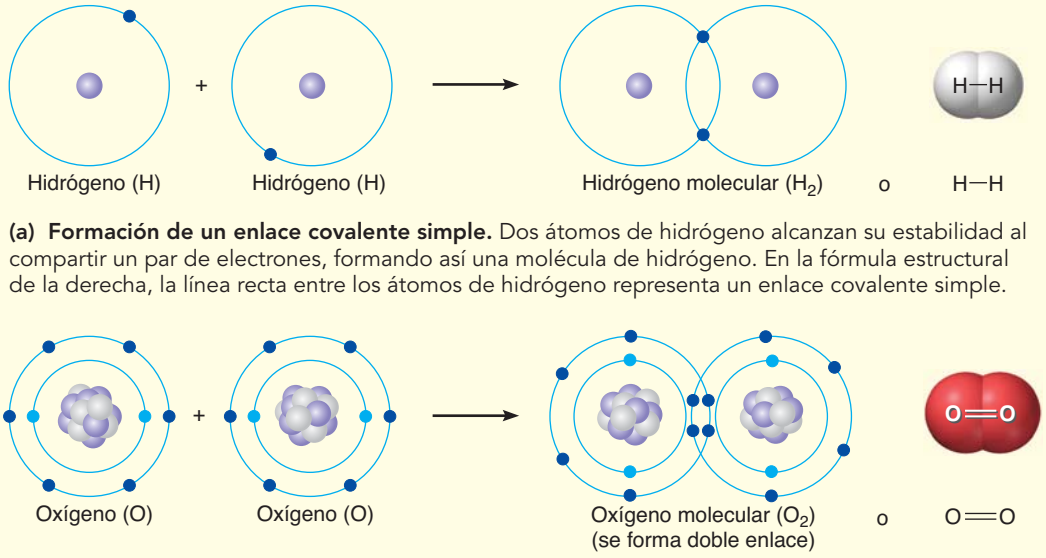
El número de enlaces covalentes que generalmente forman los átomos de moléculas biológicamente importantes, se resume como sigue:

Átomo	Símbolo	Enlaces covalentes
Hidrógeno	H	1
Oxígeno	O	2
Carbono	C	4
Nitrógeno	N	3
Fósforo	P	5
Azufre	S	2

La función de una molécula está relacionada con su forma

Además de estar compuesta de átomos con ciertas propiedades, cada tipo de molécula tiene un tamaño característico y una forma geométrica general. Aunque la forma de una molécula puede cambiar (dentro de ciertos límites), las funciones de las moléculas en las células vivas se determinan en gran medida por sus formas geométricas. Una molécula que se compone de dos átomos es lineal. Las moléculas compuestas por más

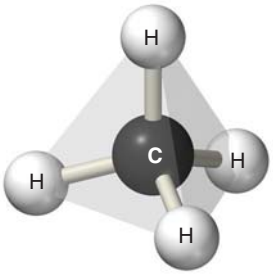
PUNTO CLAVE Los enlaces covalentes se forman cuando los átomos comparten electrones.



(a) Formación de un enlace covalente simple. Dos átomos de hidrógeno alcanzan su estabilidad al compartir un par de electrones, formando así una molécula de hidrógeno. En la fórmula estructural de la derecha, la línea recta entre los átomos de hidrógeno representa un enlace covalente simple.

(b) Formación de un enlace covalente doble. En el oxígeno molecular, dos átomos de oxígeno comparten dos pares de electrones, formando un enlace covalente doble. Las líneas rectas paralelas en la fórmula estructural representan un enlace covalente doble.

FIGURA 2-5 Compartición de electrones en compuestos covalentes



Metano (CH_4)

FIGURA 2-6 Hibridación de los orbitales en el metano
Los cuatro hidrógenos se localizan en los vértices de un tetraedro debido a la hibridación de los orbitales de la capa de valencia del carbono.

de dos átomos pueden tener formas más complejas. La forma geométrica de una molécula proporciona la distancia óptima entre los átomos para contrarrestar la repulsión de los pares de electrones.

Cuando un átomo forma enlaces covalentes con otros átomos, los orbitales en la capa de valencia se pueden reordenar en un proceso conocido como **hibridación de orbitales**, lo que afecta la forma de la molécula resultante. Por ejemplo, cuando se combinan cuatro átomos de hidrógeno con un átomo de carbono formando una molécula de metano (CH_4), la hibridación de los orbitales de la capa de valencia del carbono forma una estructura geométrica conocida como un *tetraedro*, con un átomo de hidrógeno presente en cada una de sus cuatro esquinas (**FIGURA 2-6**, vea también la figura 3-2a).

Se analizará la importancia de la forma molecular con más detalle en el capítulo 3 y en las propiedades del agua de este capítulo.

Los enlaces covalentes pueden ser no polares o polares

Los átomos de diferentes elementos varían en su afinidad electrónica. La **electronegatividad** es una medida de la atracción que ejerce un átomo por los electrones compartidos en un enlace químico. Los átomos muy electronegativos como el oxígeno, nitrógeno, flúor y cloro se llaman a veces "ávidos o aceptores de electrones". Cuando los átomos unidos covalentemente tienen electronegatividades similares, los electrones se comparten por igual y el enlace covalente se describe como **no polar**. El enlace covalente de la molécula de hidrógeno es no polar, así como son los enlaces covalentes del oxígeno molecular y del metano.

En un enlace covalente entre dos elementos diferentes, tales como oxígeno y el hidrógeno, la electronegatividad de los átomos puede ser diferente. Si es así, los electrones son atraídos hacia el núcleo atómico del elemento con la mayor afinidad electrónica (en este caso, el oxígeno). Un enlace covalente entre átomos que difieren en electronegatividad se denomina un enlace covalente **polar**. Este enlace tiene dos extremos (o polos) diferentes, uno con una carga parcial positiva y el otro con una carga parcial negativa. Cada uno de los dos enlaces covalentes del agua es polar ya que hay una carga parcial positiva en el extremo del enlace donde está el hidrógeno y una carga parcial negativa en el extremo donde está el oxígeno, lugar donde es más probable encontrar los electrones "compartidos".

Los enlaces covalentes difieren en su grado de polaridad, van desde aquellos en los que los electrones son igualmente compartidos (como en la molécula de hidrógeno no polar) a aquellos en los que los electrones están mucho más cerca de un átomo que de otro (como en el agua). El oxígeno es muy electronegativo y forma enlaces covalentes polares con el carbono, hidrógeno y muchos otros átomos. El nitrógeno es también fuertemente electronegativo, aunque menos que el oxígeno.

Una molécula con uno o más enlaces covalentes polares puede ser polar a pesar de que es eléctricamente neutra en su conjunto. La razón es que una **molécula polar** tiene en un extremo una carga parcial positiva y en el otro extremo tiene una carga parcial negativa. Un ejemplo es el agua (**FIGURA 2-7**). Los enlaces polares entre los hidrógenos y el oxígeno están dispuestos en una forma de V, en lugar de en línea recta. El oxígeno del extremo constituye el polo negativo de la molécula, y el extremo con los dos hidrógenos es el polo positivo.

Se forman enlaces iónicos entre los cationes y aniones

Algunos átomos o grupos de átomos no son eléctricamente neutros. Una partícula con 1 o más unidades de carga eléctrica se llama un ion. Un átomo se convierte en un ion si gana o pierde 1 o más electrones. Un átomo con 1, 2, o 3 electrones en su capa de valencia tiende a ceder electrones a otros átomos. Este átomo entonces se carga positivamente, porque su núcleo tiene más protones que el número de electrones orbitando alrededor del núcleo. Estos iones con carga positiva se denominan **cationes**. Los átomos con 5, 6 o 7 electrones de valencia tienden a aceptar electrones de otros átomos y se convierten en **aniones,** con carga negativa.

Las propiedades de los iones son bastante diferentes de las de los átomos eléctricamente neutros de los cuales se derivan. Por ejem-

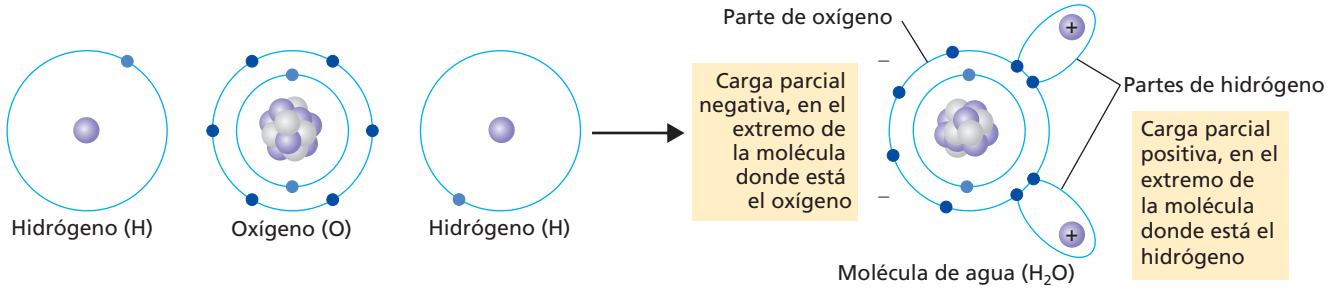
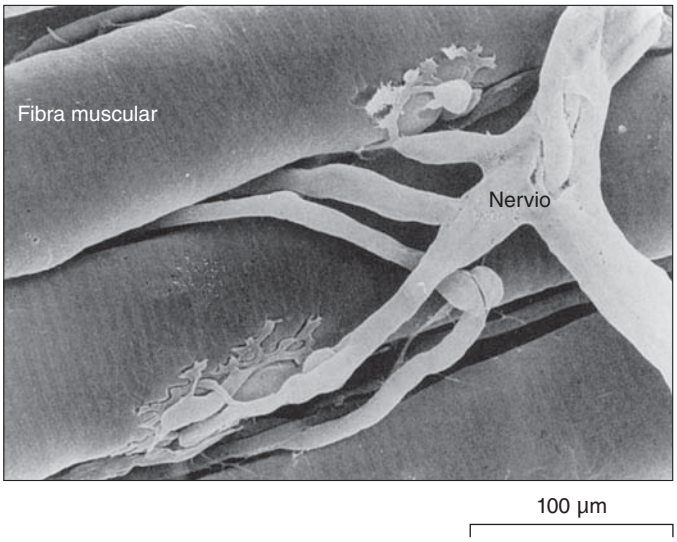


FIGURA 2-7 Agua, una molécula polar
Observe que los electrones tienden a estar más cerca del núcleo del átomo de oxígeno que a cada núcleo de los hidrógenos. Esto se traduce en una carga parcial negativa en la parte de la molécula donde se encuentra el oxígeno y una carga parcial positiva en el extremo donde se encuentra el hidrógeno. Aunque la molécula de agua en su conjunto es eléctricamente neutra, éste es un compuesto covalente polar.



Bloom and Fawcett Textbook of Technology

FIGURA 2-8 **Iones y procesos biológicos**

Los iones sodio, potasio y cloruro son esenciales para que esta célula nerviosa estimule a las fibras musculares, iniciando una contracción muscular. Los iones calcio se requieren en las células musculares para la contracción muscular.

plo, aunque el gas de cloro es un veneno, los iones cloruro (Cl^-) son esenciales para la vida (vea la tabla 2-1). Debido a que sus cargas eléctricas son fundamentales en muchas interacciones biológicas, los cationes y los aniones participan en transformaciones energéticas dentro de la célula, como la transmisión de impulsos nerviosos, la contracción muscular, y muchos otros procesos biológicos (**FIGURA 2-8**).

Un grupo de átomos unidos covalentemente también se puede convertir en un ion (*ion poliatómico*). A diferencia de un solo átomo, un grupo de átomos puede aceptar o ceder protones (derivados de átomos de hidrógeno), así como electrones. Por lo tanto, un grupo de átomos se puede convertir en un catión si pierde 1 o más electrones o gana 1 o más protones. Un grupo de átomos será un anión si gana 1 o más electrones o pierde 1 o más protones.

Se forma un **enlace iónico** como consecuencia de la atracción entre la carga positiva de un catión y la carga negativa de un anión. Un **compuesto iónico** es una sustancia que consta de aniones y cationes unidos por sus cargas opuestas.

Un buen ejemplo de cómo se forman los enlaces iónicos es la atracción entre los iones sodio y los iones cloruro. Un átomo de sodio tiene 1 electrón en su capa de valencia. No puede completar su capa de valencia aceptando 7 electrones de otros átomos, ya que tendría una mayor carga negativa desequilibrada. En cambio, cede su único electrón de valencia a un átomo muy electronegativo, como el cloro, que actúa como un aceptor de electrones (**FIGURA 2-9**). El cloro no puede ceder los 7 electrones en su capa de valencia, ya que entonces tendría una mayor carga positiva. En cambio, acepta un electrón de un donador de electrones (el sodio, en este ejemplo) para completar su capa de valencia.

Cuando el sodio reacciona con cloro, el electrón de valencia del sodio se transfiere por completo al cloro. El sodio se convierte en un catión, con 1 unidad de carga positiva (Na^+). El cloro se convierte en un anión, un ion cloruro con 1 unidad de carga negativa (Cl^-). Estos iones se atraen entre sí como resultado de sus cargas opuestas. Esta atracción eléctrica en los enlaces iónicos los mantiene unidos formando NaCl, cloruro de sodio, o sal común de mesa.

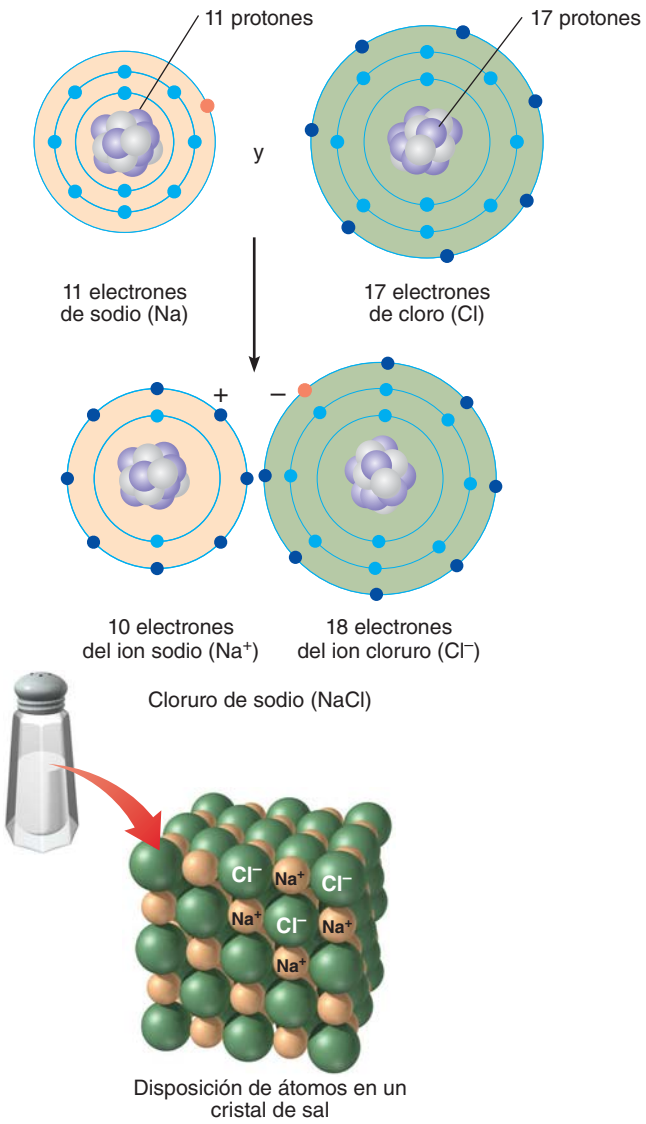


FIGURA 2-9 ***Animada*** **Enlace iónico**

El sodio se convierte en un ion cargado positivamente cuando dona su electrón de valencia al cloro, que tiene 7 electrones de valencia. Con este electrón adicional, el cloro completa su capa de valencia y se convierte en un ion cloro con carga negativa. Estos iones sodio y cloro se atraen entre sí por sus diferentes cargas eléctricas, formando el compuesto iónico, cloruro de sodio.

El término *molécula* no explica de manera adecuada las propiedades de los compuestos iónicos como el NaCl. Cuando el NaCl está en su estado cristalino sólido, cada ion está realmente rodeado por seis iones de carga opuesta. La fórmula más sencilla, NaCl, indica que los iones sodio y los iones cloruro están presentes en una proporción de 1:1, pero en realidad el cristal de sal no tiene moléculas discretas compuestas de iones de Na^+ y de Cl^-.

Los compuestos unidos por enlaces iónicos, tales como cloruro de sodio, tienen tendencia a *disociarse* (separarse) en sus iones componentes cuando se ponen en agua:

$$\underset{\text{Cloruro de sodio}}{NaCl} \xrightarrow{\text{en } H_2O} \underset{\text{ion sodio}}{Na^+} + \underset{\text{ion cloruro}}{Cl^-}$$

En la forma sólida de un compuesto iónico (es decir, en ausencia de agua), los enlaces iónicos son muy fuertes. El agua, sin embargo, es un **disolvente**; como líquido es capaz de disolver muchas sustancias, particularmente aquellas que son polares o iónicas, debido a la polaridad de las moléculas de agua. Las cargas parciales positivas (en los átomos de hidrógeno) y las cargas parciales negativas (en el átomo de oxígeno) en cada molécula de agua atraen y rodean a los aniones y a los cationes, respectivamente, de la superficie de un sólido iónico. Como resultado, el sólido se disuelve. Una sustancia disuelta se conoce como un **soluto**. En la disolución, cada catión y cada anión del compuesto iónico están rodeados por los extremos con cargas opuestas de las moléculas de agua. Este proceso se conoce como **hidratación** (**FIGURA 2-10**). Los iones hidratados continúan interactuando entre sí hasta cierto punto, pero los enlaces iónicos que se forman momentáneamente son mucho más débiles que los de un cristal sólido.

Los enlaces o puentes de hidrógeno son atracciones débiles

Otro tipo de enlace importante en los organismos es el **enlace de hidrógeno**. Cuando el hidrógeno se combina con el oxígeno (o con otro átomo relativamente electronegativo como el nitrógeno), adquiere una carga parcial positiva debido a que su electrón pasa más tiempo cerca del átomo electronegativo. Los enlaces de hidrógeno tienden a formarse entre un átomo con carga parcial negativa y un átomo de hidrógeno que está unido covalentemente al oxígeno o al nitrógeno (**FIGURA 2-11**). Los átomos que participan pueden estar en dos partes de la misma molécula o en dos moléculas diferentes. Las moléculas de agua interactúan unas con otras permanentemente a través de la formación de enlaces de hidrógeno.

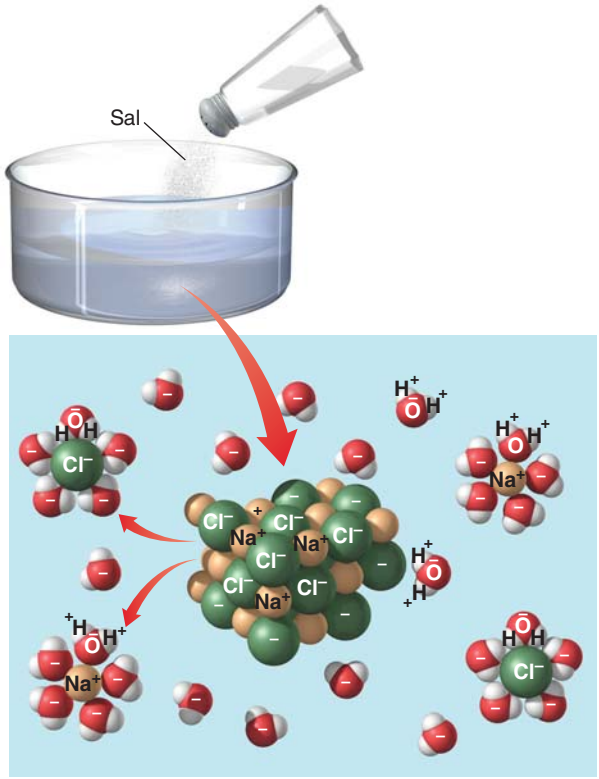


FIGURA 2-10 ***Animada*** **Hidratación de un compuesto iónico**
Cuando se agrega el cristal de NaCl al agua los iones sodio y cloruro se separan. Cuando se disuelve el NaCl, cada ion de Na^+ y Cl^- se rodea de moléculas de agua que son atraídas eléctricamente por estos iones.

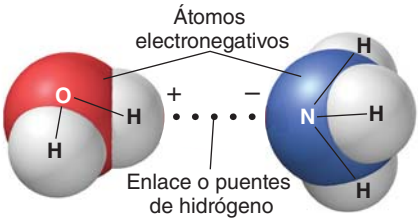


FIGURA 2-11 ***Animada*** **Enlace de hidrógeno**
Un enlace de hidrógeno (*línea de puntos*) se puede formar entre dos moléculas con regiones de carga parcial diferente. Aquí, el átomo de nitrógeno de una molécula de amoníaco, se une mediante un enlace de hidrógeno con uno de los átomos de hidrógeno de una molécula de agua.

Los enlaces de hidrógeno se forman y se rompen con facilidad. Aunque de manera individual son relativamente débiles, en conjunto los enlaces de hidrógeno son fuertes cuando se encuentran en gran número. Además, tienen una longitud y orientación específica. Como se verá en el capítulo 3, estas características son muy importantes en la determinación de la estructura 3-D de moléculas grandes como el ADN y las proteínas.

Las interacciones de van der Waals son fuerzas débiles

Incluso las moléculas no polares son eléctricamente neutras, pueden desarrollar de forma momentánea regiones de carga positiva y negativa débiles. Estas leves cargas son consecuencia del movimiento constante de los electrones. Una región con un exceso temporal de electrones tendrá una carga ligeramente negativa, mientras que aquella con un déficit de electrones tendrá una carga ligeramente positiva (dipolo momentáneo). Las moléculas adyacentes pueden interactuar con regiones de carga ligeramente opuesta. Estas fuerzas de atracción, llamadas **interacciones de van der Waals**, actúan a distancias muy cortas y son más débiles y menos específicas que los demás tipos de interacciones que se han considerado. Éstas son más importantes cuando se producen en grandes cantidades y cuando la forma de las moléculas permite un contacto estrecho entre los átomos. Aunque una sola interacción es muy débil, la fuerza de unión de un gran número de estas interacciones trabajando en conjunto puede ser importante.

Repaso

- ¿Están todos los compuestos formados por moléculas? Explique.
- ¿Cuáles son las formas en que un átomo o molécula se puede convertir en un anión o en un catión?
- ¿Cómo difieren los enlaces iónicos y los covalentes?
- ¿Bajo qué circunstancias pueden las fuerzas débiles, tales como los enlaces de hidrógeno y las interacciones de van der Waals desempeñar un papel importante en los sistemas biológicos?

2.4 REACCIONES REDOX

OBJETIVO DE APRENDIZAJE

8 Distinguir entre los términos *oxidación* y *reducción* y relacionar estos procesos con la transferencia de energía.

Muchas de las conversiones de energía que ocurren en una célula implican reacciones en las que se transfieren electrones de una sustancia

a otra. La razón es que la transferencia de un electrón también implica la transferencia de energía de ese electrón. Esta transferencia de electrones se conoce como una oxidación-reducción, o **reacción redox**. La oxidación y la reducción siempre se presentan juntas. La **oxidación** es un proceso químico en el que un átomo, ion o molécula *pierde* uno o más electrones. La **reducción** es un proceso químico en el cual un átomo, ion o molécula *gana* uno o más electrones. (El término se refiere al hecho de que la ganancia de un electrón resulta en la reducción de cualquier carga positiva que pudiera estar presente).

La corrosión, resultado de la combinación de hierro (símbolo Fe) con oxígeno es una simple ilustración de los mecanismos de oxidación y reducción:

$$4\ Fe + 3\ O_2 \longrightarrow 2\ Fe_2O_3$$

Óxido de hierro (III)

En la corrosión, cada átomo de hierro se oxida, ya que pierde 3 electrones.

$$4\,Fe \longrightarrow 4\,Fe^{3+} + 12e^-$$

El símbolo e^- representa un electrón, el superíndice + en Fe^{3+} representa un déficit de electrones. (Cuando un átomo pierde un electrón, adquiere 1 unidad de carga positiva debido al exceso de un protón. En nuestro ejemplo, cada átomo de hierro pierde 3 electrones y adquiere 3 unidades de carga positiva). Recuerde que el átomo de oxígeno es muy electronegativo, capaz de remover electrones de otros átomos. En esta reacción, el oxígeno se reduce al aceptar electrones del hierro.

$$3\,O_2 + 12e^- \longrightarrow 6\,O^{2-}$$

Las reacciones redox son simultáneas, porque una sustancia debe aceptar los electrones que pierde la otra. En una reacción redox, un componente, el *agente oxidante*, acepta 1 o más electrones y se reduce. Se conocen otros agentes oxidantes distintos del oxígeno, pero el oxígeno es tan común que dio el nombre al proceso. Otro componente de la reacción, el *agente reductor*, cede 1 o más electrones y se oxida. En nuestro ejemplo, hubo una transferencia completa de electrones de hierro (el agente reductor) al oxígeno (el agente oxidante). De manera similar, en la figura 2-9 se muestra cómo se transfiere un electrón del sodio (agente reductor) al cloro (agente oxidante).

Los electrones no se separan fácilmente de los compuestos covalentes a menos que se elimine un átomo entero. En las células, la oxidación implica con frecuencia la eliminación de un átomo de hidrógeno (un electrón más un protón que se "van de paseo") de un compuesto covalente; y la reducción con frecuencia implica la adición del equivalente de un átomo de hidrógeno (vea el capítulo 7).

Repaso

- ¿Por qué la oxidación y la reducción deben ocurrir simultáneamente?
- ¿Por qué son importantes las reacciones redox en algunas transferencias de energía?

2.5 AGUA

OBJETIVO DE APRENDIZAJE

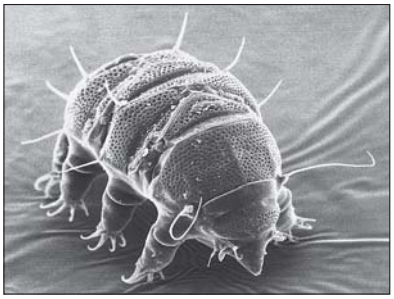
9 Explicar cómo contribuyen los enlaces de hidrógeno entre las moléculas de agua adyacentes, en sus propiedades.

Una gran parte de la masa de la mayoría de los organismos es agua. En los tejidos humanos el porcentaje de agua varía del 20% en los huesos al 85% en las células cerebrales, aproximadamente el 70% de nuestro peso corporal total es agua. El 95% de una medusa y de ciertas plantas es sólo agua. También es la fuente, a través de la fotosíntesis, del oxígeno del aire que se respira, y sus átomos de hidrógeno se incorporan a muchos compuestos orgánicos. El agua es también el disolvente de la mayoría de las reacciones biológicas y un reactivo o un producto de muchas reacciones químicas.

El agua no sólo es importante como un constituyente interno de los organismos, sino también como uno de los principales factores ambientales que los afecta (**FIGURA 2-12**). Muchos organismos viven en el mar o en ríos, lagos de agua dulce, o charcos. Se considera que la combinación exclusiva de las propiedades físicas y químicas del agua es esencial para el origen de la vida, así como para la supervivencia y la evolución de los organismos en la Tierra.

Los enlaces de hidrógeno se forman entre moléculas de agua

Como ya se explicó, las moléculas de agua son polares, es decir, un extremo de cada molécula tiene una carga parcial positiva y el otro una carga parcial negativa (vea la figura 2-7). Las moléculas de agua tanto en el agua líquida como en el hielo están asociadas por enlaces de hidrógeno. El átomo de hidrógeno de una molécula de agua, con su carga parcial positiva, es atraído hacia el átomo de oxígeno de una molécula de agua vecina, con carga parcial negativa, formando un enlace de hidrógeno. Un átomo de oxígeno en una molécula de agua tiene dos regiones de carga parcial negativa, y cada uno de los dos átomos de hidrógeno tiene una carga parcial positiva. Por lo tanto cada molécula de agua, puede formar enlaces de hidrógeno con un máximo de cuatro moléculas de agua vecinas (**FIGURA 2-13**).



Diane R. Nelson

(a) Comúnmente conocida como "osos de agua", los tardígrados, como estos miembros del género *Echiniscus*, son animales pequeños (menores de 1.2 mm de largo) que normalmente viven en hábitats húmedos, tales como las delgadas capas de agua que cubren los musgos.

Robert O. Schuster, courtesy of Diane R. Nelson

(b) Cuando son sometidos a desecación (secado), los tardígrados adoptan una forma de barril conocida como *tonel*; permanecen en este estado, inmóviles pero vivos, hasta por periodos de 100 años. Cuando se rehidratan, recuperan su aspecto y sus actividades normales.

FIGURA 2-12 Efectos del agua sobre un organismo

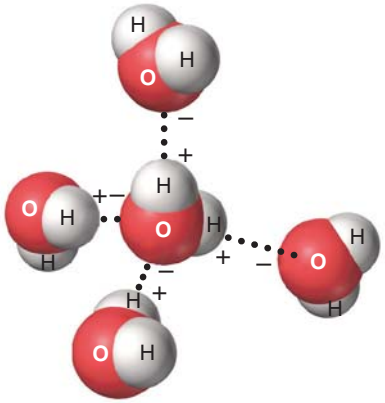


FIGURA 2-13 Enlace de hidrógeno de las moléculas de agua
Cada molécula de agua puede formar enlaces de hidrógeno (*líneas de puntos*) con un máximo de cuatro moléculas de agua vecinas.

Las moléculas de agua tienen una fuerte tendencia a adherirse a otras, propiedad conocida como **cohesión**. Ésta se debe a los enlaces de hidrógeno entre las moléculas. Debido a la naturaleza cohesiva de las moléculas de agua, cualquier fuerza ejercida sobre una parte de una columna de agua se transmite a la columna completa. El mecanismo principal del movimiento del agua en las plantas (vea el capítulo 35) depende de la naturaleza cohesiva del agua. Las moléculas de agua también muestran **adhesión**, que es la capacidad a adherirse a otros muchos tipos de sustancias, sobre todo aquellos con grupos cargados de átomos o moléculas en su superficie. Estas fuerzas adhesivas explican cómo el agua humedece las cosas.

La combinación de fuerzas adhesivas y cohesivas se denomina **capilaridad,** que es la tendencia del agua a moverse en tubos delgados, incluso contra la fuerza de gravedad (**FIGURA 2-14**). Por ejemplo, el agua se mueve a través de espacios microscópicos entre las partículas del suelo a las raíces de las plantas por la acción capilar (capilaridad).

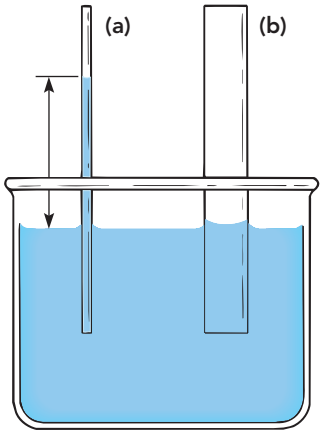


FIGURA 2-14 Capilaridad
(a) En un tubo delgado, hay adhesión entre las moléculas de agua y la pared de vidrio del tubo. Entonces otras moléculas de agua dentro del tubo son "arrastradas" debido a la cohesión, que se debe a los enlaces de hidrógeno entre las moléculas de agua. **(b)** En un tubo ancho, un porcentaje más pequeño de las moléculas de agua se pega en la pared de vidrio. Como resultado, la adhesión no es suficientemente fuerte como para superar la cohesión de las moléculas de agua por debajo del nivel superficial del recipiente, y el agua en el tubo sube sólo ligeramente.

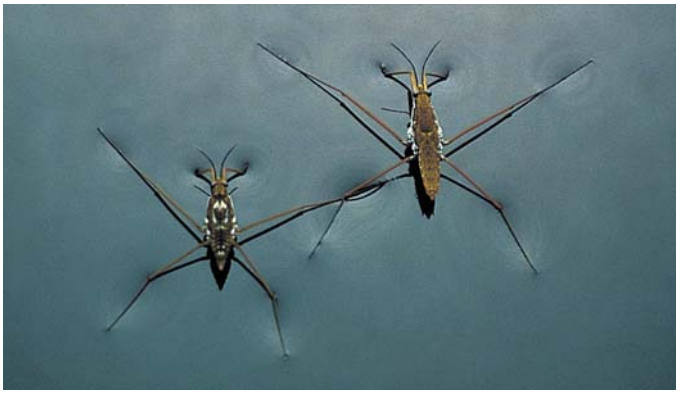

Dennis Drenner

FIGURA 2-15 Tensión superficial del agua
Los enlaces de hidrógeno entre las moléculas de agua son los responsables de la tensión superficial, que causa una especie de hoyuelos sobre la superficie cuando los insectos como los zapateros del agua (*Gerris*) caminan sobre ella. Los pelos finos del extremo de las patas de estos insectos forman "cojines" de aire que repelen el agua.

El agua tiene un alto grado de **tensión superficial** debido a la cohesión de sus moléculas, las cuales ejercen una mayor atracción entre sí que con otras moléculas del aire. Del mismo modo, las moléculas de agua en la superficie se atraen fuertemente entre sí, formando una capa que es atraída por las otras moléculas de agua que están debajo de ella (**FIGURA 2-15**).

Las moléculas de agua interactúan con sustancias hidrófilas mediante enlaces de hidrógeno

Debido a que sus moléculas son polares, el agua es un excelente disolvente, siendo un líquido capaz de disolver muchos tipos de sustancias, especialmente las polares y los compuestos iónicos. Ya se ha analizado cómo las moléculas polares del agua atraen los iones de los compuestos iónicos para que se disocien (vea figura 2-10). Debido a sus propiedades de disolvente y a la tendencia de los átomos de ciertos compuestos a formar iones en la disolución, el agua juega un papel importante al facilitar las reacciones químicas. Las sustancias que interactúan fácilmente con el agua son **hidrófilas** ("afines al agua"). Incluye ejemplos como el azúcar de mesa (la sacarosa, que es un compuesto polar) y la sal de mesa (el NaCl, un compuesto iónico), que se disuelven con facilidad en el agua. Sin embargo, no todas las sustancias en los organismos son hidrófilas. Muchas sustancias **hidrófobas** ("repelen el agua") que se encuentran en los seres vivos son especialmente importantes debido a su capacidad para formar agrupaciones o estructuras continuas. Las interacciones hidrófobas se producen entre grupos de moléculas no polares. Dichas moléculas son insolubles en agua y tienden a agruparse. Esto no se debe a la formación de enlaces entre las moléculas no polares, sino más bien al hecho de que las moléculas de agua unidas por enlaces de hidrógeno las excluyen y en un sentido hacen que se "agrupen entre sí". Las **interacciones hidrófobas** explican por qué el aceite tiende a formar glóbulos cuando se añade al agua. Ejemplos de sustancias hidrófobas son los ácidos grasos y el colesterol, que se analizan en el capítulo 3.

El agua ayuda a mantener la temperatura estable

Los enlaces de hidrógeno explican la forma en que el agua responde a los cambios de temperatura. El agua existe en tres formas, que difieren en el grado de enlaces del hidrógeno: gas (vapor), líquido, y hielo, un sólido

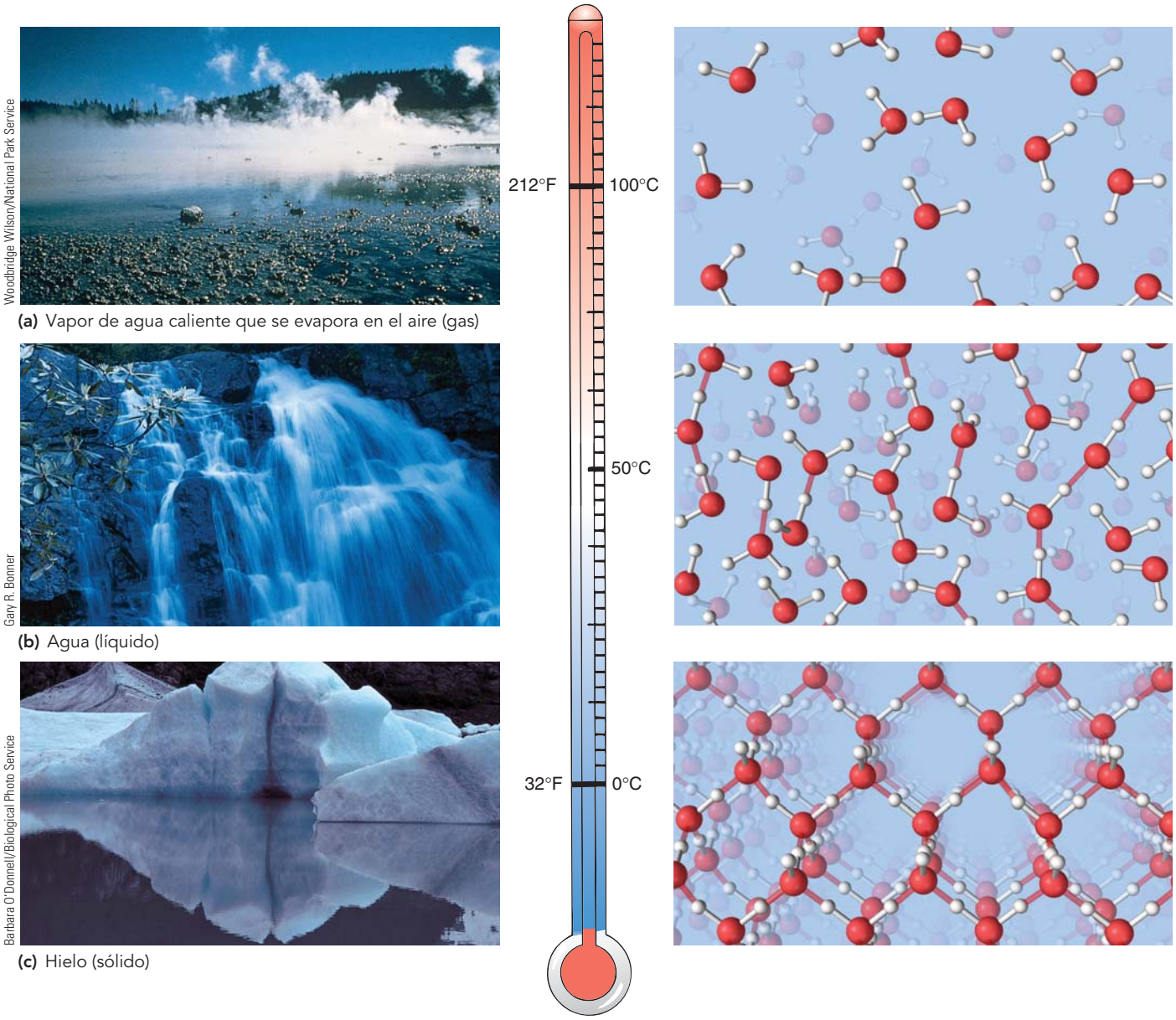


FIGURA 2-16 ***Animada*** **Tres formas del agua**

(a) Cuando el agua hierve, como en este manantial caliente en el Parque Nacional de Yellowstone, se rompen muchos enlaces de hidrógeno, formando vapor, que consiste en minúsculas gotas de agua. Si la mayor parte de los enlaces de hidrógeno restantes se rompen, las moléculas se mueven más libremente, como vapor de agua (un gas). **(b)** Las moléculas de agua en estado líquido continuamente forman enlaces de hidrógeno, los rompen, y vuelven a formar enlaces con otras moléculas. **(c)** En el hielo, cada molécula de agua participa en cuatro enlaces de hidrógeno con moléculas adyacentes, lo que resulta en una estructura regular, de malla cristalina con espacios uniformes entre sí.

cristalino (**FIGURA 2-16**). Cuando el agua pasa de un estado a otro, los enlaces de hidrógeno se forman o se rompen.

Para aumentar la temperatura de una sustancia se necesita agregar energía calorífica para hacer que sus moléculas se muevan más rápido, es decir, para aumentar la energía de movimiento, **energía cinética,** de las moléculas (vea el capítulo 7). El término **calor** se refiere a la cantidad *total* de energía cinética en una muestra de una sustancia; la **temperatura** es una medida de la energía cinética *promedio* de las partículas. Para que las moléculas se muevan más libremente, se deben romper algunos de los enlaces de hidrógeno del agua. Gran parte de la energía agregada al sistema se utiliza en romper los enlaces de hidrógeno, y sólo se dispone de una parte de la energía calorífica para acelerar el movimiento de las moléculas de agua, aumentando la temperatura del agua. Por el contrario, para que el agua líquida se convierta en hielo, deben formarse enlaces adicionales de hidrógeno, lo que hace que las moléculas tengan menos libertad para moverse y liberar una gran cantidad de calor en el ambiente.

El **calor de vaporización**, o cantidad de energía calorífica requerida para cambiar 1 g de una sustancia en fase líquida a la fase de vapor, se expresa en unidades llamadas *calorías*. Una **caloría** (**cal**) es la can-

tidad de energía calorífica (equivalente a 4.184 joules [J]) requerida para elevar la temperatura de 1 g de agua 1 grado Celsius (C). El agua tiene un alto calor de vaporización, 540 cal, debido a que sus moléculas se mantienen unidas por enlaces de hidrógeno. El calor de vaporización de la mayoría de otras sustancias líquidas comunes es mucho menor. Cuando se calienta una muestra de agua, algunas moléculas se mueven mucho más rápido que las demás (tienen más calor). Estas moléculas que se mueven más rápido son más propensas a escapar de la fase líquida y entrar en la fase de vapor (vea la figura 2-16a). Cuando lo hacen, se llevan consigo el calor y disminuyen la temperatura de la muestra, en un proceso llamado **enfriamiento por evaporación**. Por esta razón, el cuerpo humano puede disipar el exceso de calor, conforme el sudor se evapora de la piel, y una hoja puede conservarse fresca bajo la brillante luz del Sol, conforme el agua se evapora de su superficie.

El enlace de hidrógeno también es responsable del alto **calor específico** del agua, es decir, la cantidad de energía requerida para elevar la temperatura del agua es bastante grande. El calor específico del agua es 1 cal/g de agua por cada grado Celsius. La mayoría de las otras sustancias comunes, tales como los metales, el vidrio, y el alcohol etílico, tienen valores de calor específico muchos menores. Por ejemplo, el calor específico del alcohol etílico, es de 0.59 cal/g/1°C (2.46 J/g/1°C).

En razón a que se requiere el ingreso de más calor para elevar la temperatura del agua (y que también se pierde más calor cuando la temperatura baja), el océano y otros grandes cuerpos de agua tienen temperaturas relativamente constantes. De este modo, muchos de los organismos que viven en el océano mantienen una temperatura ambiental relativamente constante. Las propiedades del agua son cruciales para estabilizar la temperatura en la superficie de la Tierra. Aunque el agua superficial es sólo una película delgada en relación con el volumen de la Tierra, la cantidad es enorme en comparación con la masa de tierra expuesta. Esta masa relativamente grande de agua es resistente tanto al efecto de calentamiento provocado por el calor como al efecto de enfriamiento debido a las bajas temperaturas.

Los enlaces de hidrógeno hacen que el hielo tenga propiedades únicas con importantes consecuencias ambientales. El agua líquida se expande cuando se congela debido a que los enlaces de hidrógeno que unen las moléculas de agua en la red cristalina mantienen a las moléculas lo suficientemente separadas para dar al hielo una densidad aproximada de un 10% menor que la densidad del agua líquida (vea la figura 2-16c). Cuando el hielo se ha calentado lo suficiente para elevar su temperatura por arriba de los 0°C (32 °F), los enlaces de hidrógeno se rompen, permitiendo que las moléculas se encuentren más juntas. La densidad del agua es mayor a 4°C. Arriba de esta temperatura el agua comienza a expandirse de nuevo conforme la velocidad de sus moléculas aumenta. Como resultado, el hielo flota sobre el agua fría que es más densa.

Esta propiedad inusual del agua ha sido importante para la evolución de la vida. Si el hielo tuviera una densidad mayor que el agua líquida, el hielo se hundiría; al final, todos los estanques, lagos, e incluso el mar se congelarían desde el fondo hasta la superficie, haciendo imposible la vida. Cuando una masa de agua profunda se enfría, se cubre de hielo que flota en su superficie. El hielo aísla el agua líquida que está por debajo de la misma, lo que retarda su congelación y permite que los organismos sobrevivan debajo de la superficie congelada.

El alto contenido de agua de los organismos les ayuda a mantener la temperatura interna relativamente constante. Esta disminución de las fluctuaciones de temperatura es importante porque las reacciones biológicas sólo pueden tener lugar dentro de un rango de temperatura relativamente estrecho.

Repaso

- ¿Por qué el agua forma enlaces de hidrógeno?
- ¿Qué propiedades del agua son resultado de los enlaces de hidrógeno? ¿Cómo contribuyen estas propiedades a la función del agua como componente esencial de los organismos?
- ¿Cómo pueden tener efectos importantes en los organismos, las fuerzas débiles como las de los enlaces de hidrógeno?

2.6 ÁCIDOS, BASES Y SALES

OBJETIVOS DE APRENDIZAJE

10 Contrastar ácidos y bases, y analizar sus propiedades.

11 Convertir la concentración de iones hidrógeno (moles por litro) en una disolución a un valor de la escala de pH, y describir cómo ayudan las sustancias amortiguadoras a minimizar los cambios en el pH.

12 Describir la composición de una sal y explicar por qué estas sustancias son importantes en los organismos.

Las moléculas de agua tienen una ligera tendencia a **ionizarse**, es decir, disociarse en iones hidrógeno (H^+) y iones hidróxido (OH^-). El ion H^+ se combina inmediatamente con una región de carga negativa de una molécula de agua, formando un ion hidronio (H_3O^+). Sin embargo, por convención, se utiliza H^+, en lugar del H_3O^+ que es más preciso. En el agua pura, un pequeño número de moléculas de agua se ionizan. Esta ligera tendencia del agua para disociarse es reversible por la tendencia de los iones hidrógeno e hidróxido de unirse para formar agua.

$$HOH \rightleftharpoons H^+ + OH^-$$

Debido a que cada molécula de agua se separa en un ion hidrógeno y un ion hidróxido, las concentraciones de los iones hidrógeno y de hidróxido en agua pura son exactamente iguales (0.0000001 o 10^7 mol/L para cada ion). Se dice que esta disolución es neutra, es decir, ni ácida ni básica (alcalina).

Un **ácido** es una sustancia que se disocia en una disolución acuosa, en iones de hidrógeno (H^+) y aniones.

$$\text{Ácido} \longrightarrow H^+ + \text{anión}$$

Un ácido es un *donador* de protones. (Recuerde que un ion hidrógeno, o H^+, no es más que un protón). El ácido clorhídrico (HCl) es un ácido inorgánico común.

Una **base** se define como un *aceptor* de protones. La mayoría de las bases son sustancias que se disocian en un ion hidróxido (OH^-) y un catión cuando están disueltas en agua.

$$NaOH \longrightarrow Na^+ + OH^-$$

$$OH^- + H^+ \longrightarrow H_2O$$

Un ion hidróxido puede comportarse como una base al aceptar un protón (H^+) para formar agua. El hidróxido de sodio (NaOH) es una base inorgánica común. Algunas bases no se disocian directamente en iones hidróxido. Por ejemplo, el amoníaco (NH_3) se comporta como una base al aceptar un protón del agua, para formar un ion amonio (NH_4^+) y liberar un ion hidróxido.

$$NH_3 + H_2O \longrightarrow NH_4^+ + OH^-$$

El pH es una medida conveniente de acidez

El grado de acidez de una disolución se expresa generalmente en términos del **pH**, que se define como el logaritmo negativo (de base 10) de la concentración de iones hidrógeno (expresada en moles por litro):

$$pH = -\log_{10}[H^+]$$

Los corchetes indican concentración, por lo tanto, el término $[H^+]$ significa "la concentración de iones hidrógeno", que se expresa en moles por litro, porque corresponde a la medida de mayor interés práctico. Debido a que el rango de valores posibles de pH es amplio, el uso de una escala logarítmica (con una diferencia de 10 entre unidades sucesivas) es más conveniente que el de una escala lineal.

Las concentraciones de iones hidrógeno son casi siempre menores de 1 mol/L. Un gramo de iones hidrógeno disuelto en 1 L de agua (una disolución 1 *M*) puede no parecer impresionante, pero esta disolución sería extremadamente ácida. El logaritmo de un número menor que 1 es un número negativo, por lo que el logaritmo *negativo* corresponde a un valor de pH *positivo*. (Las disoluciones con valores de pH menores que cero se pueden producir pero no ocurren en condiciones biológicas).

Es fácil calcular los valores enteros de pH. Por ejemplo, consideremos el ejemplo de agua pura, que tiene una concentración de iones hidrógeno de 0.0000001 (10^{-7}) mol/L. El logaritmo es de -7. El logaritmo negativo es 7, por lo tanto, el pH es 7. En la **TABLA 2-2** se muestra cómo calcular los valores de pH a partir de la concentración de iones hidrógeno, y viceversa. Comparativamente, la tabla también incluye las concentraciones de iones hidróxido, que se pueden calcular ya que el producto de la concentración de iones hidrógeno y la concentración de iones hidróxido es de 1×10^{-14}:

$$[H^+][OH^-] = 1 \times 10^{-14}$$

El agua pura es un ejemplo de una **disolución neutra**; con un pH de 7, que tiene concentraciones iguales de iones hidrógeno y de iones hidróxido (la concentración de cada uno es de 10^{-7} mol/L). Una **disolución ácida** tiene una concentración de iones hidrógeno que es mayor que la de su concentración de iones hidróxido y tiene un valor de pH menor de 7. Por ejemplo, la concentración de iones hidrógeno de una disolución con un pH de 1 es 10 veces mayor que la de una disolución con un pH de 2. Una **disolución básica** tiene una concentración de iones hidrógeno que es menor que su concentración de iones hidróxido y tiene un pH mayor que 7.

TABLA 2-2 Cálculo del valor de pH y de la concentración de iones hidróxido a partir de la concentración de iones hidrógeno

Sustancia	$[H^+]$*	log $[H^+]$	pH	$[OH^-]$†
Jugo gástrico	0.01, 10^{-2}	-2	2	10^{-12}
Agua pura, disolución neutra	0.0000001, 10^{-7}	-7	7	10^{-7}
Amoníaco para uso casero	0.00000000001, 10^{-11}	-11	11	10^{-3}

*$[H^+]$ = concentración de iones hidrógeno (mol/L)

†$[OH^-]$ = concentración de iones hidróxido (mol/L)

En la **FIGURA 2-17** se muestran los valores de pH de algunas sustancias comunes. Aunque existen algunos compartimientos muy ácidos dentro de las células (vea el capítulo 4), la mayor parte del interior de una célula animal o vegetal no es muy ácida ni muy básica, sino una mezcla esencialmente neutra de sustancias ácidas y básicas. Ciertas bacterias se adaptan a la vida en ambientes extremadamente ácidos (se analizan en el capítulo 25), pero un cambio sustancial en el pH es incompatible con la vida para la mayoría de las células. El pH de la mayoría de los tipos de células vegetales y animales (y de su entorno) normalmente oscila entre 7.2 y 7.4.

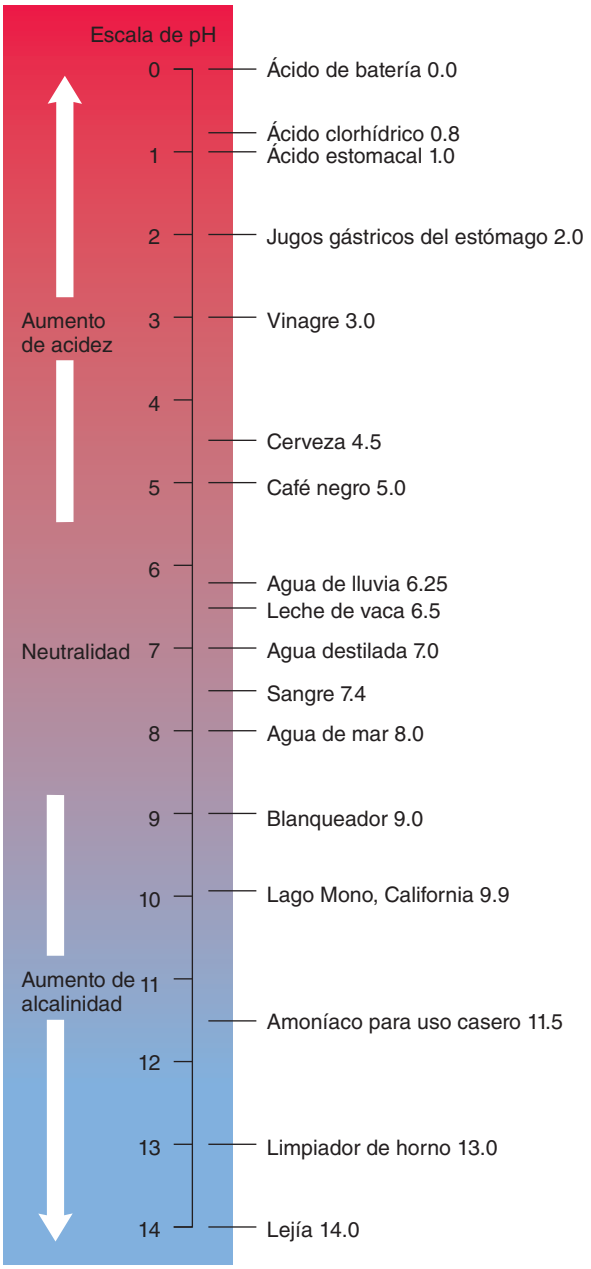


FIGURA 2-17 *Animada* **Valores de pH de algunas de las disoluciones comunes**
Una disolución neutra (pH 7) tiene concentraciones iguales de H^+ y OH^-. Las disoluciones ácidas, o aquellas que presentan una mayor concentración de H^+ que de OH^-, tienen valores de pH menores de 7; los valores de pH mayores de 7 caracterizan a las disoluciones básicas, o aquellas que tienen un exceso de OH^-.

Los amortiguadores minimizan los cambios de pH

Muchos de los mecanismos homeostáticos funcionan para mantener los valores de pH adecuados. Por ejemplo, el pH de la sangre humana es de aproximadamente 7.4 y se debe mantener dentro de límites muy estrechos. Si la sangre se vuelve demasiado ácida (por ejemplo, como resultado de enfermedades de las vías respiratorias), se puede producir el coma y la muerte. La alcalinidad excesiva puede dar como resultado la sobreexcitación del sistema nervioso hasta convulsionar. Los organismos contienen muchos amortiguadores naturales. Un **amortiguador** es una sustancia o combinación de sustancias que resiste los cambios en el pH cuando se agrega un ácido o base. Un sistema amortiguador incluye un ácido débil o una base débil. Un ácido débil o base débil no se ionizan por completo. En cualquier momento dado, sólo una fracción de las moléculas están ionizadas; la mayoría no se disocian.

Uno de los más comunes sistemas amortiguadores se encuentra en la sangre de los vertebrados (vea el capítulo 46). El dióxido de carbono, producido como producto de desecho del metabolismo celular, entra en la sangre, en donde el constituyente principal es el agua. El dióxido de carbono reacciona con el agua formando ácido carbónico, un ácido débil que se disocia en un ion hidrógeno y en un ion bicarbonato. La expresión siguiente describe el sistema de amortiguamiento:

$$\underset{\text{Dióxido de carbono}}{CO_2} + \underset{\text{Agua}}{H_2O} \rightleftharpoons \underset{\text{Ácido carbónico}}{H_2CO_3} \rightleftharpoons H^+ + \underset{\text{Ion bicarbonato}}{HCO_3^-}$$

Como indican las flechas dobles, todas las reacciones son reversibles. Debido a que el ácido carbónico es un ácido débil, las moléculas no disociadas están siempre presentes, como el resto de los componentes del sistema. La expresión describe el sistema cuando está en *equilibrio dinámico*, es decir, cuando las velocidades de las reacciones directa e inversa son iguales y las concentraciones relativas de los componentes no están cambiando. Un sistema en equilibrio dinámico tiende a permanecer en equilibrio a menos que se aplique una tensión sobre éste, lo que hace que tenga que cambiar para reducir la tensión hasta que se alcance un nuevo equilibrio dinámico. Un cambio en la concentración de cualquier componente es una tensión. Por lo tanto, el sistema puede "desplazarse hacia la derecha" agregando reactivos o quitando productos. A la inversa, el sistema se puede "desplazar hacia la izquierda" agregando productos o quitando reactivos.

Los iones hidrógeno son los productos importantes para considerar en este sistema. Al agregar iones hidrógeno en exceso, el sistema se desplaza temporalmente hacia la izquierda, ya que se combinan con los iones bicarbonato para formar ácido carbónico. Finalmente, se establece un nuevo equilibrio dinámico. En este punto la concentración del ion hidrógeno es similar a la concentración original, y el producto de los iones hidrógeno y de los iones hidróxido recupera el valor de equilibrio de 1×10^{-14}.

Si se agregan iones hidróxido, éstos se combinan con los iones hidrógeno para formar agua, eliminando de forma eficaz un producto y por lo tanto el sistema se desplaza hacia la derecha. Mientras esto ocurre, se ioniza más ácido carbónico, reemplazando de manera efectiva a los iones hidrógeno que se han eliminado.

Los organismos contienen muchos ácidos débiles y bases débiles, lo que les permite mantener una reserva esencial de la capacidad amortiguadora y les ayuda a evitar los valores extremos de pH.

Un ácido y una base reaccionan para formar una sal

Cuando se mezclan un ácido y una base en agua, el H^+ del ácido se une con el OH^- de la base formando una molécula de agua. El resto del ácido (un anión) se combina con el resto de la base (un catión) para formar una sal. Por ejemplo, el ácido clorhídrico reacciona con el hidróxido de sodio para formar agua y cloruro de sodio:

$$HCl + NaOH \longrightarrow H_2O + NaCl$$

Una **sal** es un compuesto en el que se sustituye el ion hidrógeno de un ácido por algún otro catión. El cloruro de sodio, NaCl, es una sal en la que el ion hidrógeno del HCl se sustituye por un catión Na^+.

Cuando una sal, un ácido, o una base se disuelven en agua, los iones disociados pueden conducir una corriente eléctrica; estas sustancias se llaman electrólitos. Los azúcares, alcoholes y muchas otras sustancias no forman iones cuando se disuelven en agua; no conducen corriente eléctrica y se conocen como no electrólitos.

Las células y los líquidos extracelulares (como la sangre) y de animales y plantas contienen diversas sales disueltas que son la fuente de muchos iones minerales importantes esenciales para el equilibrio de líquidos y el equilibrio ácido-base. Los iones nitrato y amonio del suelo son las fuentes más importantes de nitrógeno para las plantas. En los animales el funcionamiento de los nervios y de los músculos, la coagulación sanguínea, la formación de huesos, y muchos otros aspectos del funcionamiento del cuerpo dependen de los iones. Sodio, potasio, calcio y magnesio son los cationes principales presentes; cloruro, bicarbonato, fosfato y sulfato son los aniones importantes. Las concentraciones y cantidades relativas de los diversos cationes y aniones se mantienen constantes. Cualquier cambio importante afecta las funciones celulares y puede conducir a la muerte.

Repaso

- Una disolución tiene una concentración de iones hidrógeno de 0.01 mol/L. ¿Cuál es su pH? ¿Cuál es su concentración de iones hidróxido? ¿Es ácida, básica o neutra? ¿Cómo difiere esta disolución de otra con un pH de 1?
- ¿Cuáles podrían ser las consecuencias de agregar o quitar un reactivo o un producto de una reacción reversible que se encuentra en equilibrio dinámico?
- ¿Por qué son importantes los amortiguadores en los organismos? ¿Por qué no funcionan como amortiguadores los ácidos o bases fuertes?
- ¿Por qué se hace referencia a los ácidos, bases y sales como *electrólitos*?

RESUMEN: ENFOQUE EN LOS OBJETIVOS DE APRENDIZAJE

2.1 *(página 27)*

1 Mencionar los principales elementos químicos que hacen parte de los seres vivos así como una función importante de cada uno.

- Un **elemento** es una sustancia que no se puede descomponer en sustancias más simples mediante reacciones químicas normales. Aproximadamente 96% de la masa de un organismo se compone de carbono, columna vertebral de las moléculas orgánicas; hidrógeno y oxígeno, los componentes del agua y nitrógeno, un componente de proteínas y ácidos nucleicos.

2 Comparar las propiedades físicas (masa y carga) y la ubicación de los electrones, protones y neutrones. Distinguir entre el número atómico y el número de masa de un átomo o masa atómica.

- Cada **átomo** está compuesto de un núcleo que contiene protones cargados positivamente y de **neutrones** sin carga. Los **electrones** con carga negativa orbitan alrededor del núcleo.
- Un átomo se identifica como perteneciente a un elemento en particular por su número de protones (**número atómico**). La **masa atómica** de un átomo es igual a la suma de sus protones y neutrones.
- Un solo protón o un solo neutrón tienen cada uno una masa equivalente a una **unidad de masa atómica** (uma). La masa de un electrón es sólo aproximadamente de 1/1800 uma.

3 Definir los términos *orbital* y *capa electrónica*. Relacionar las capas electrónicas con los niveles de energía principales.

- En el espacio que rodea al núcleo, los electrones se mueven rápidamente en **orbitales** de electrones. Una **capa electrónica** está formada por electrones en el mismo **nivel de energía principal.** Los electrones en una capa distante del núcleo tienen mayor energía que los que se encuentran en una capa cerca al núcleo.

CENGAGENOW™ **Aprenda más acerca de orbitales atómicos haciendo clic en la figura en CengageNOW.**

2.2 *(página 31)*

4 Explicar cómo se relaciona el número de electrones de valencia de un átomo con sus propiedades químicas.

- Las propiedades químicas de un átomo están determinadas principalmente por el número y disposición de sus electrones más energéticos, conocidos como **electrones de valencia**. La capa de valencia de la mayoría de los átomos está llena cuando contiene 8 electrones, la del hidrógeno o la del helio están completas cuando tienen 2. Un átomo tiende a ceder, aceptar o compartir electrones para completar sus capas de valencia.

5 Distinguir entre las fórmulas químicas simplificada, molecular y estructural.

- Diferentes átomos están unidos por enlaces químicos para formar **compuestos**. Una **fórmula química** proporciona información sobre los tipos y cantidades relativas de átomos en una sustancia.
- La **fórmula simplificada** indica la mínima relación en números enteros entre los átomos de un compuesto. Una **fórmula molecular** indica el número real de cada tipo de átomo en una molécula. Una **fórmula estructural** muestra la disposición de átomos en una molécula.

6 Explicar por qué el concepto de mol es tan útil para los químicos.

- Un **mol** (la masa atómica o molecular en gramos) de cualquier sustancia contiene 6.02×10^{23} átomos, moléculas o iones, permitiendo a los científicos "contar" las partículas al pesar una muestra. Este número se conoce como el **número de Avogadro**.

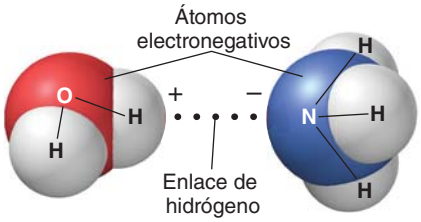
2.3 *(página 32)*

7 Distinguir entre enlaces covalentes, enlaces iónicos, enlaces de hidrógeno e interacciones de van der Waals. Compararlos en términos de los mecanismos por los que se forman y por sus fuerzas relativas.

- Los **enlaces covalentes** son enlaces fuertes, estables y se forman cuando los átomos comparten electrones de valencia, formando moléculas. Cuando se forman enlaces covalentes, los orbitales de los electrones de valencia pueden organizarse en un proceso conocido como **hibridación de orbitales**. Los enlaces covalentes son **no polares** si los electrones son igualmente compartidos por entre los dos átomos. Los enlaces covalentes son **polares** si un átomo es más **electronegativo** (tiene una mayor afinidad por los electrones) que el otro.
- Un **enlace iónico** se forma entre un **catión** cargado positivamente y un **anión** cargado negativamente. Los enlaces iónicos son fuertes en ausencia de agua, pero relativamente débiles en disolución acuosa.

CENGAGENOW™ **Aprenda más de los enlaces iónicos, haga clic en la figura en CengageNOW.**

- Los **enlaces de hidrógeno** son enlaces relativamente débiles que se forman cuando un átomo de hidrógeno con una carga parcial positiva es atraído por un átomo (generalmente de oxígeno o nitrógeno) con una carga parcial negativa, unida a otra molécula o en otra parte de la misma molécula.



CENGAGENOW™ **Aprenda más acerca del enlace de hidrógeno haciendo clic en la figura en CengageNOW.**

- Las **interacciones de van der Waals** son fuerzas débiles que se basan en las fluctuaciones de las cargas eléctricas.

2.4 *(página 36)*

8 Distinguir entre los términos *oxidación* y *reducción* y relacionar estos procesos con la transferencia de energía.

- Las reacciones de **oxidación** y **reducción** (**reacciones redox**) son procesos químicos en los que se transfieren electrones (y su energía) de un agente reductor a un agente oxidante. En la oxidación, un átomo, ion o molécula cede electrones (y su energía). En la reducción, un átomo, ion o molécula acepta electrones (y su energía).

2.5 *(página 37)*

9 Explicar cómo contribuyen los enlaces de hidrógeno entre las moléculas de agua adyacentes, en muchas de sus propiedades.

- El agua es una **molécula polar** porque un extremo tiene una carga positiva parcial y el otro tiene una carga negativa parcial. Porque sus moléculas son polares, el agua es un excelente **disolvente** para los **solutos** iónicos o polares.
- Las moléculas de agua presentan la propiedad de **cohesión** porque forman enlaces de hidrógeno entre sí; también muestran **adhesión** a través de enlaces de hidrógeno a sustancias con regiones iónicas o polares.
- El agua tiene un alto **calor de vaporización**. Los enlaces de hidrógeno se deben romper para que las moléculas entren en la fase de vapor. Estas moléculas tienen una gran cantidad de calor, que corresponde al **enfriamiento por evaporación**.
- Debido a que los enlaces de hidrógeno se deben romper para elevar la temperatura, el agua tiene un alto **calor específico**, lo que ayuda a los organismos a mantener una temperatura interna relativamente constante; esta propiedad también ayuda a mantener los océanos y otros grandes cuerpos de agua a una temperatura constante.
- Los enlaces de hidrógeno que se forman entre las moléculas de agua en el hielo son la causa de que sea menos denso que el agua líquida. El hecho de que el hielo flote hace que el medio acuático sea menos extremo de lo que sería si el hielo se hundiera en el fondo.

CENGAGENOW™ **Para aprender más acerca de las tres formas del agua, haga clic en la figura en CengageNOW.**

2.6 *(página 40)*

10 Comparar ácidos y bases, y analizar sus propiedades.

- Los **ácidos** son donadores de protones (ion hidrógeno, H^+), las **bases** son aceptores de protones. Un ácido se disocia en una disolución para producir H^+ y un anión. Muchas bases se disocian en disolución para producir iones hidróxido (OH^-), que luego aceptan protones para formar agua.

11 Convertir la concentración de iones hidrógeno (moles por litro) de una disolución a un valor de pH y describir cómo los amortiguadores ayudan a minimizar los cambios de pH.

- El **pH** es el logaritmo negativo de la concentración de iones hidrógeno de una disolución (expresado en moles por litro). Una **disolución neutra** con concentraciones iguales de H^+ y OH^- (10^{-7} mol/L) tiene un pH de 7, una **disolución ácida** tiene un pH menor que 7, y una **disolución básica** tiene un pH mayor que 7.

CENGAGENOW™ **Aprenda más acerca del pH de las disoluciones comunes, haga clic en la figura en CengageNOW.**

- Un sistema amortiguador está compuesto de un ácido débil o de una base débil. Un **amortiguador** resiste cambios en el pH de una disolución cuando se agregan los ácidos o bases.

12 Describir la composición de una sal y explicar por qué las sales son importantes en los organismos.

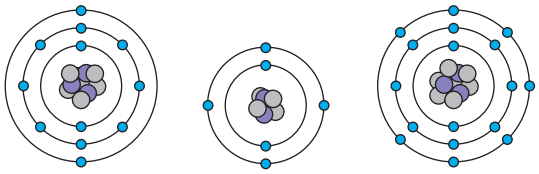
- Una **sal** es un compuesto en el que el átomo de hidrógeno de un ácido se sustituye por algún otro catión. Las sales proporcionan los iones minerales esenciales para muchas funciones vitales.

EVALÚE SU COMPRENSIÓN

1. ¿Cuál de los siguientes elementos *no coincide* con sus propiedades o su función? (a) carbono, forma la columna vertebral de los compuestos orgánicos (b) nitrógeno, componente de las proteínas (c) hidrógeno, muy electronegativo (d) oxígeno, puede participar en enlaces de hidrógeno (e) todas las anteriores coinciden correctamente
2. $^{32}_{15}P$, la forma radiactiva del fósforo, tiene (a) un número atómico de 32 (b) una masa atómica de 15 (c) una masa atómica de 47 (d) 32 electrones (e) 17 neutrones
3. ¿Cuál de los siguientes hechos le permite determinar que el átomo A y el átomo B son isótopos del mismo elemento? (a) cada uno tienen 6 protones (b) cada uno tiene 4 neutrones (c) la suma de los electrones y los neutrones en cada uno es 14 (d) cada uno tiene 4 electrones de valencia (e) cada uno de ellos tiene una masa atómica de 14
4. $^{1}_{1}H$ y $^{3}_{1}H$ tienen (a) diferentes propiedades químicas debido a que tienen distintos números atómicos (b) las mismas propiedades químicas debido a que tienen el mismo número de electrones de valencia (c) propiedades químicas distintas, ya que difieren en su número de protones y electrones (d) las mismas propiedades químicas, porque tienen la misma masa atómica (e) las mismas propiedades químicas porque tienen el mismo número de protones, electrones y neutrones
5. Los orbitales que componen la capa de electrones de valencia de un átomo (a) se disponen en forma de esferas concéntricas (b) contienen los electrones menos energéticos del átomo (c) pueden cambiar de forma cuando se forman los enlaces covalentes (d) no contienen más de un electrón cada uno (e) más de una de las opciones anteriores es correcta
6. ¿Cuáles de los siguientes enlaces y propiedades están relacionados de manera correcta? (a) los enlaces iónicos son fuertes solamente si los iones participantes están hidratados (b) los enlaces de hidrógeno son responsables de la unión de oxígeno e hidrógeno para formar una molécula de agua (c) los enlaces covalentes polares pueden ocurrir entre dos átomos del mismo elemento (d) los enlaces covalentes pueden ser sencillos, dobles, o triples (e) los enlaces de hidrógeno son más fuertes que los enlaces covalentes
7. En una reacción redox (a) la energía se transfiere de un agente reductor a un agente oxidante (b) un agente reductor se oxida cuando acepta un electrón (c) un agente oxidante acepta un protón (d) un agente reductor dona un protón (e) los electrones de un átomo se mueven de su capa de valencia a una capa más cercana de su núcleo
8. El agua tiene un calor específico elevado porque (a) los enlaces de hidrógeno deben romperse para elevar su temperatura (b) se deben formar enlaces de hidrógeno para elevar su temperatura (c) es un aislante deficiente (d) tiene baja densidad considerando el tamaño de la molécula (e) puede ionizarse
9. Una disolución a pH 7 se considera neutra porque (a) su concentración de iones hidrógeno es de 0 moles/L (b) su concentración de iones hidróxido es de 0 moles/L (c) el producto de su concentración de iones hidrógeno por su concentración de iones hidróxido es de 0 moles/L (d) su concentración de iones hidrógeno es igual a su concentración de iones hidróxido (e) es no polar
10. Una disolución con un pH de 2 tiene una concentración de iones hidrógeno que es _____que la concentración de iones de hidrógeno en una disolución con un pH de 4. (a) $\frac{1}{2}$ (b) $\frac{1}{100}$ (c) 2 veces (d) 10 veces (e) 100 veces
11. ¿Cuál de los siguientes compuestos no puede funcionar como un amortiguador? (a) ácido fosfórico, un ácido débil (b) hidróxido de sodio, una base fuerte (c) cloruro de sodio, una sal que se ioniza completamente (d) a y c (e) b y c
12. ¿Cuál de las siguientes afirmaciones es verdadera? (a) el número de partículas individuales (átomos, iones o moléculas) contenidos en un mol varía dependiendo de la sustancia (b) el número de Avogadro es el número de partículas que contiene un mol de una sustancia (c) el número de Avogadro es 10^{23} partículas (d) un mol de ^{12}C tiene una masa de 12 g (e) b y d

PENSAMIENTO CRÍTICO

1. El elemento A tiene 2 electrones en su capa de valencia (que está completa cuando tiene 8 electrones). ¿Puede esperarse que el elemento A comparta, ceda o acepte electrones? ¿Qué se puede esperar del elemento B, que tiene 4 electrones de valencia, y del elemento C, que tiene 7?



2. Un enlace de hidrógeno formado entre dos moléculas de agua tiene $\frac{1}{20}$ de la fuerza del enlace covalente entre el hidrógeno y el oxígeno. ¿De qué manera podrían ser diferentes las propiedades físicas del agua si estos enlaces de hidrógeno fueran más fuertes (por ejemplo, $\frac{1}{10}$ de la fuerza de los enlaces covalentes)?
3. Considere la siguiente reacción (en agua).

$$HCl \longrightarrow H^+ + Cl^-$$

Mencione cuál(es) es (son) el (los) reactivo(s) y cuál(es) el (los) producto(s). ¿La expresión indica que la reacción es reversible? ¿Se podría utilizar el HCl como un amortiguador?

4. **ANÁLISIS DE DATOS.** ¿Podría sumergir su mano con seguridad en una disolución que contiene 0.000,000,000,001 g de H^+ disuelto en 1 L de agua?

5. **VÍNCULO CON LA EVOLUCIÓN.** La Administración Nacional Aeronáutica y del Espacio (NASA) de Estados Unidos y la Agencia Espacial Europea (ESA) han propuesto iniciativas diseñadas para descubrir evidencias de vida (bioseñales o biomarcadores) en las atmósferas de planetas lejanos. Si se implementan, tanto el proyecto del Buscador de Planetas Terrestres (de la NASA) como el proyecto Darwin (de la ESA) utilizarán telescopios especiales para detectar vapor de agua atmosférico así como oxígeno y dióxido de carbono. ¿Cuál de estas bioseñales considera que pueden ser el indicador más importante de que la vida podría haber evolucionado en ese planeta? ¿Por qué?

CENGAGENOW™ **Preguntas adicionales están disponibles en CengageNOW en www.cengage.com/login.**

3 La química de la vida: Compuestos orgánicos

Madre y su hijo tomando su desayuno.

© Good luz/Shutterstock

CONCEPTOS CLAVE

3.1 Los átomos de carbono se unen entre sí o con otros átomos para formar moléculas grandes con una amplia diversidad de formas. Los hidrocarburos son moléculas no polares e hidrófobas, sus propiedades se pueden alterar agregando grupos funcionales: grupos hidroxilo y carbonilo (polares), grupos carboxilo y fosfato (ácidos) y grupos amino (básicos).

3.2 Los carbohidratos se componen de subunidades de azúcar (monosacáridos), que se pueden unir para formar disacáridos, polisacáridos de almacenamiento y polisacáridos estructurales.

3.3 Los lípidos almacenan energía (triacilgliceroles) y constituyen el principal componente estructural de las membranas celulares (fosfolípidos).

3.4 Las proteínas tienen varios niveles de estructura y se componen de subunidades de aminoácidos, unidos entre sí por enlaces peptídicos.

3.5 Los ácidos nucleicos (ADN y ARN) son moléculas de información compuestas de largas cadenas de subunidades de nucleótidos. El ATP y otros nucleótidos juegan un papel central en el metabolismo energético.

3.6 Las moléculas biológicas tienen características específicas que permiten su identificación.

Las formas orgánicas e inorgánicas del carbono se encuentran ampliamente distribuidas en la naturaleza. Muchos tipos de compuestos orgánicos se han incorporado al cuerpo del niño de la fotografía durante su crecimiento. Los compuestos orgánicos son aquellos en los que los átomos de carbono se unen entre sí mediante enlaces covalentes para formar el esqueleto o cadena carbonada de la molécula. Algunos compuestos de carbono muy simples se consideran inorgánicos si el carbono no presenta enlaces con otro átomo de carbono o de hidrógeno. El dióxido de carbono que exhalamos como producto de desecho de la degradación de moléculas orgánicas para obtener energía es un ejemplo de compuesto de carbono inorgánico. Los compuestos orgánicos se llaman así porque durante algún tiempo se creyó que sólo eran producidos por organismos vivos (orgánicos). En 1828, el químico alemán Friedrich Wühler sintetizó la urea, que es un producto de desecho metabólico. Desde entonces, los científicos han aprendido a sintetizar muchas moléculas orgánicas y han descubierto compuestos orgánicos que no se encuentran en algún organismo.

Los compuestos orgánicos son extraordinariamente diversos; de hecho, se han identificado más de 5 millones. Hay numerosas razones para esta diversidad. Estos compuestos se pueden producir en una gran variedad de formas tridimensionales (3-D). Además, el átomo de carbono forma

enlaces con un número mayor de elementos diferentes que cualquier otro tipo de átomo. La adición de grupos químicos que contienen átomos de otros elementos, especialmente oxígeno, nitrógeno, fósforo y azufre, pueden cambiar considerablemente las propiedades de una molécula orgánica. La diversidad también se origina por el hecho de que muchos compuestos orgánicos que se encuentran en los organismos son *macromoléculas* muy grandes, cuyas células se construyen a partir de subunidades modulares más simples. Por ejemplo, las moléculas proteínicas se construyen a partir de compuestos más pequeños llamados *aminoácidos*.

Conforme estudie este capítulo, adquirirá conocimiento acerca de los principales grupos de compuestos orgánicos que se encuentran en los organismos, que son carbohidratos, lípidos, proteínas y ácidos nucleicos (ADN y ARN). ¿Por qué son tan importantes estos compuestos para todos los seres vivos? La respuesta a esta pregunta será más obvia conforme estudie los capítulos subsecuentes, en los que se analizará la evidencia de que todos los seres vivos han evolucionado de un ancestro común. La evolución proporciona una poderosa explicación de las similitudes de las moléculas que constituyen las estructuras de las células y tejidos, donde participan y regulan las reacciones metabólicas, que transmiten información y aportan energía a los procesos de la vida.

3.1 ÁTOMOS DE CARBONO Y MOLÉCULAS ORGÁNICAS

OBJETIVOS DE APRENDIZAJE

1. Describir las propiedades del carbono que lo convierten en el componente principal de los compuestos orgánicos.
2. Definir el término *isómero* y distinguir entre los tres tipos principales de isómeros.
3. Identificar los principales grupos funcionales presentes en los compuestos orgánicos y describir sus propiedades.
4. Explicar la relación entre polímeros y macromoléculas.

El carbono tiene propiedades exclusivas que permiten la formación de las cadenas carbonadas de las grandes y complejas moléculas esenciales para la vida (**FIGURA 3-1**). Dado que un átomo de carbono tiene 4 electrones de valencia, puede completar su capa de valencia formando un total de cuatro enlaces covalentes (vea la figura 2-2). Cada enlace puede unirse a otro átomo de carbono o a un átomo distinto. El átomo de carbono es el más apropiado para conformar las cadenas carbonadas de las grandes moléculas debido a que los enlaces de carbono-carbono son fuertes y no se rompen fácilmente. Sin embargo, estos enlaces no son tan fuertes como para que su rompimiento sea imposible en las células. Los enlaces

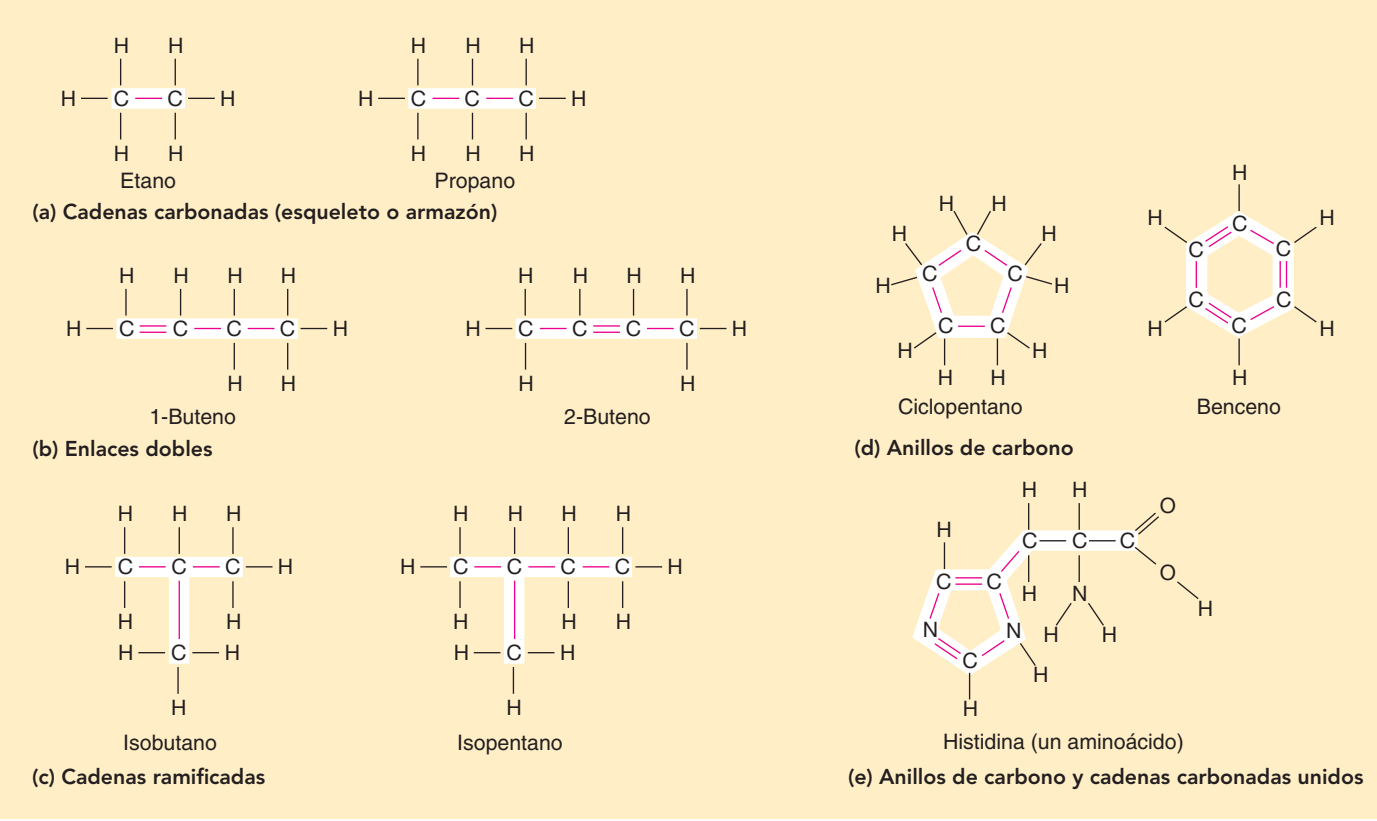


FIGURA 3-1 Moléculas orgánicas
Observe que cada átomo de carbono forma cuatro enlaces covalentes, originando una amplia variedad de formas.

de carbono a carbono no se limitan sólo a enlaces sencillos (aquellos que comparten un par de electrones). Dos átomos de carbono pueden compartir dos pares de electrones, formando enlaces dobles:

$$>C{=}C<$$

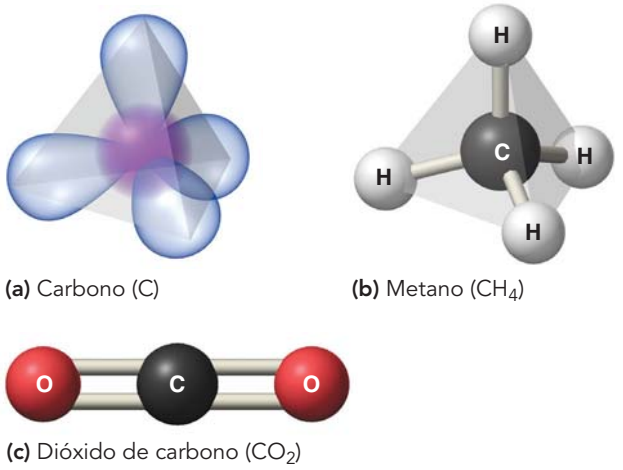
En algunos compuestos se forman enlaces triples carbono a carbono:

$$-C{\equiv}C-$$

Como se muestra en la figura 3-1, los **hidrocarburos**, compuestos orgánicos formados sólo de carbono e hidrógeno, pueden ser cadenas ramificadas o no ramificadas, o en forma de anillos. En algunos compuestos los anillos de carbono y las cadenas carbonadas están unidos.

Las moléculas en la célula son análogas a los componentes de una máquina. Cada componente tiene una forma que le permite realizar determinadas funciones e interactuar con otros componentes (que con frecuencia tienen una forma complementaria). Similarmente, la forma de una molécula es importante para determinar sus propiedades y funciones biológicas. Los átomos de carbono se pueden unir entre sí y a otros átomos para producir una gran variedad de formas moleculares 3-D, debido a que los cuatro enlaces covalentes del carbono no se forman en un solo plano. Más bien, como se analizó en el capítulo 2, los orbitales de los electrones de valencia del carbono se alargan y se proyectan hacia los vértices del tetraedro (**FIGURA 3-2**). Esta estructura es bastante simétrica, con un ángulo aproximado de 109.5 grados entre cualquier par de estos enlaces. Tenga en cuenta que, por simplicidad, muchas de las figuras de este libro son representaciones bidimensionales (2-D) de moléculas que en realidad son 3-D. Incluso las cadenas de hidrocarburos más simples, tales como las de la figura 3-1, en realidad no son rectas, sino que tienen una estructura 3-D en zigzag.

En general, los enlaces sencillos carbono-carbono presentan cierta libertad de rotación a su alrededor. Esta propiedad permite que las moléculas orgánicas sean flexibles y que adopten diversas formas, que dependen de lo que se haga girar cada enlace simple. Los enlaces dobles y triples no permiten la rotación, así las regiones de una molécula con este tipo de enlaces tienden a ser inflexibles.



(a) Carbono (C)

(b) Metano (CH_4)

(c) Dióxido de carbono (CO_2)

FIGURA 3-2 Enlaces del carbono

(a) El arreglo o disposición tridimensional (3-D) de los enlaces de un átomo de carbono es responsable de **(b)** la estructura tetraédrica del metano. **(c)** En el dióxido de carbono, los átomos de oxígeno están unidos linealmente a un átomo central de carbono mediante enlaces polares dobles.

Los isómeros tienen la misma fórmula molecular pero diferente estructura

Una razón del gran número de compuestos posibles que contienen carbono, es el hecho de que los mismos componentes se pueden unir siguiendo más de un patrón, con lo que se genera una variedad aún mayor de formas moleculares. Los compuestos con la misma fórmula molecular pero estructuras diferentes y por tanto, con propiedades distintas, se llaman **isómeros**. Los isómeros no tienen propiedades físicas o químicas idénticas y pueden tener diferentes nombres comunes. Las células pueden distinguir los isómeros, ya que por lo general sólo uno de ellos es biológicamente activo. Los isómeros pueden ser de tres tipos: estructurales, geométricos y enantiómeros.

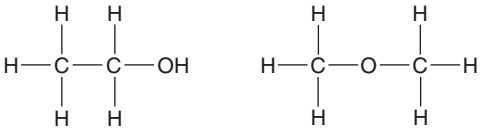
Los **isómeros estructurales** son compuestos que difieren en el arreglo o disposición de sus enlaces covalentes. Por ejemplo, en la **FIGURA 3-3a** se muestran dos isómeros estructurales con la fórmula molecular C_2H_6O. Los compuestos de cadenas carbonadas más largas, tienen más isómeros estructurales posibles. Por ejemplo, el $C_{20}H_{42}$, tiene 366,319 isómeros.

Los **isómeros geométricos** son compuestos idénticos en el arreglo o disposición de sus enlaces covalentes pero difieren en la configuración espacial de sus átomos o grupos de átomos. Los isómeros geométricos se presentan en algunos compuestos con enlaces dobles entre átomos de carbono; puesto que estos enlaces no son flexibles, como lo son los enlaces simples, los átomos unidos a los carbonos de un enlace doble no pueden girar libremente alrededor del eje del enlace. En la **FIGURA 3-3b** se representan estos isómeros *cis-trans*. El prefijo *cis* (en latín significa "de este lado") indica que los dos componentes más grandes (CH_3, en este caso) están en el mismo lado del enlace doble. Pero, si están en lados opuestos del enlace doble, el compuesto se llama isómero *trans* (que en latín significa "del otro lado").

Los **enantiómeros** son pares de isómeros que tienen imágenes especulares uno del otro (**FIGURA 3-3c**). Recuerde que los cuatro grupos unidos a un solo átomo de carbono están colocados en los vértices de un tetraedro. Si estos cuatro grupos son todos diferentes, el átomo de carbono central se describe como asimétrico. En la figura 3-3c se ilustra cómo los cuatro grupos pueden estar arreglados alrededor del átomo de carbono asimétrico de dos formas diferentes que son imágenes especulares una de la otra. Dos moléculas son enantiómeros si no se pueden superponer una sobre la otra, sin importar cómo se les haga girar en el espacio. Aunque los enantiómeros tienen propiedades químicas similares y la mayoría de sus propiedades físicas son idénticas, las células reconocen la diferencia de su forma en el espacio, y por lo general sólo se encuentra una de ellas en los organismos.

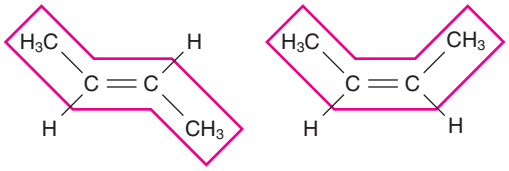
Los grupos funcionales modifican las propiedades de las moléculas orgánicas

La existencia de isómeros no es la única fuente de variabilidad entre las moléculas orgánicas. La adición de diversas combinaciones de átomos genera un amplio rango de moléculas con propiedades distintas. Debido a que los enlaces covalentes entre el hidrógeno y el carbono son no polares, los **hidrocarburos** carecen de regiones con carga diferentes. Por esta razón, los hidrocarburos son insolubles en agua y tienden a agruparse por medio de interacciones **hidrófobas**. El significado literal del término *hidrófobo* que es "repelente al agua" es en cierto sentido interpretado erróneamente. Los hidrocarburos interactúan con el agua, pero de manera mucho más débil que como lo hacen las moléculas de agua entre sí, adhiriéndose unas a otras por medio de enlaces o puentes de hidrógeno.



Etanol (C_2H_6O) **Dimetil éter (C_2H_6O)**

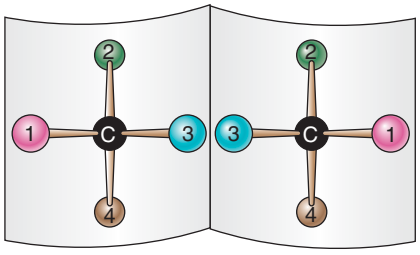
(a) Isómeros estructurales. Son isómeros que difieren en el arreglo o disposición de los enlaces covalentes de sus átomos en la cadena carbonada.



***trans*-2-buteno** ***cis*-2-buteno**

(b) Isómeros geométricos. O, isómeros *cis-trans*, tienen enlaces covalentes idénticos pero difieren en la configuración en el espacio de los átomos o grupos de átomos.

Cengage



(c) Enantiómeros. Son pares de isómeros que constituyen imágenes especulares uno del otro. El carbono central es asimétrico porque se une a cuatro grupos diferentes. Debido a su estructura tridimensional, las dos estructuras no se pueden superponer, sin importar cuánto se roten.

FIGURA 3-3 Isómeros

Los isómeros tienen la misma fórmula molecular, pero difieren en el arreglo o disposición de sus átomos.

Las moléculas de hidrocarburos interactúan débilmente entre sí, pero la razón principal de su comportamiento hidrófobo es que se orientan en conjunto en un solo sentido, siendo excluidas de las moléculas de agua unidas entre sí por enlaces de hidrógeno.

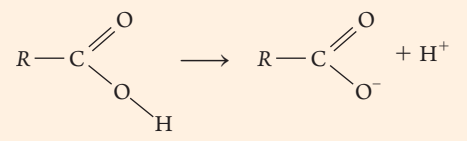
Sin embargo, las características de una molécula orgánica se pueden modificar considerablemente sustituyendo uno de los hidrógenos por uno o más **grupos funcionales** o grupos de átomos, que determinan los tipos de reacciones y asociaciones químicas en los que participa el compuesto. La mayoría de grupos funcionales se asocia fácilmente con otras moléculas, mediante enlaces iónicos o con puentes de hidrógeno. Los grupos funcionales polares y iónicos son **hidrofílicos** ya que se asocian fuertemente con las moléculas de agua, que son polares.

Las propiedades de las principales clases de compuestos orgánicos biológicamente importantes, carbohidratos, lípidos, proteínas y ácidos nucleicos, son en gran medida consecuencia de los tipos y arreglos de los grupos funcionales que contienen. Cuando se conocen los grupos funcionales que están presentes en un compuesto orgánico, se puede predecir su comportamiento químico. Observe que se utiliza el símbolo *R* para representar el *radical* de la molécula de la que hace parte el grupo funcional. Por ejemplo, el **grupo metilo**, un grupo no polar de hidrocarburo, se abrevia $R—CH_3$. Conforme lea lo que resta de esta sección, consulte la **TABLA 3-1** para ver las fórmulas estructurales de otros importantes grupos funcionales, así como para ampliar su información.

El **grupo hidroxilo** (que se abrevia *R*—OH) es polar por la presencia de un átomo de oxígeno fuertemente electronegativo. No se debe confundir con el ion hidróxido $[OH^-]$ que se analizó en el capítulo 2. Si un grupo hidroxilo sustituye un hidrógeno de un hidrocarburo, las propiedades de la molécula resultante pueden cambiar significativamente. Por ejemplo, el etano (vea la figura 3-1a) es un hidrocarburo gaseoso a temperatura ambiente. Si se sustituye un átomo de hidrógeno de la cadena por un grupo hidroxilo, la molécula resultante es el alcohol etílico o etanol, que se encuentra en las bebidas alcohólicas (vea la figura 3-3a). El etanol presenta cierta cohesividad de sus moléculas debido a la interacción de los grupos hidroxilos adyacentes, que son polares; por tanto el etanol es líquido a temperatura ambiente. A diferencia del etano, el alcohol etílico se puede disolver en agua ya que los grupos hidroxilo polares interactúan con las moléculas polares del agua.

El **grupo carbonilo** consiste en un átomo de carbono unido por un enlace covalente doble con un átomo de oxígeno. Este enlace doble es polar debido a la electronegatividad del oxígeno; por tanto, el grupo carbonilo es hidrofílico. La posición del grupo carbonilo en la molécula determina la clase a la que ésta pertenece. Un **aldehído** tiene un grupo carbonilo situado en el extremo de la cadena carbonada (abreviado *R*—CHO); una **cetona** tiene un grupo carbonilo en el interior de la cadena (abreviado *R*—CO—*R*).

El **grupo carboxilo** (que se abrevia *R*—COOH), en su forma no ionizada, consiste en un átomo de carbono unido mediante un enlace covalente doble a un átomo de oxígeno y por un enlace covalente simple a otro oxígeno, que a su vez está unido a un átomo de hidrógeno. Los dos átomos de oxígeno electronegativos tan próximos establecen una situación extremadamente polarizada, que puede provocar la remoción del electrón del átomo de hidrógeno y su liberación como un ion hidrógeno (H^+). El grupo carboxilo ionizado resultante tiene 1 unidad de carga negativa $(R—COC^-)$:



Los grupos carboxilo son débilmente ácidos; sólo una fracción de las moléculas se ioniza de este modo. Por tanto, este grupo existe en uno

TABLA 3-1 Algunos grupos funcionales de importancia biológica

Grupo funcional y descripción	Fórmula estructural	Compuesto que caracteriza el grupo
Hidroxilo Es un grupo funcional polar porque el oxígeno que es muy electronegativo, atrae los electrones covalentes	$R—OH$	Alcoholes $H—C(H)(H)—C(H)(H)—OH$ Ejemplo, etanol
Carbonilo **Aldehídos:** El carbono del grupo carbonilo presenta al menos un enlace con un átomo de H; es un grupo funcional polar porque el oxígeno que es muy electronegativo, atrae los electrones covalentes	$R—C(=O)—H$	Aldehídos $H—C(=O)—H$ Ejemplo, formaldehído
Cetonas: El carbono del grupo carbonilo forma enlaces con otros dos carbonos; es un grupo funcional polar porque el oxígeno que es tan electronegativo atrae los electrones covalentes	$R—C(=O)—R$	Cetonas $H—C(H)(H)—C(=O)—C(H)(H)—H$ Ejemplo, acetona
Carboxilo Grupo funcional ligeramente ácido; puede liberar un H^+	$R—C(=O)—OH$ No ionizado $R—C(=O)—O^- + H^+$ Ionizado	Ácidos carboxílicos (ácidos orgánicos) $R—C(=O)—OH$ Ejemplo, aminoácido
Amino Grupo funcional ligeramente básico; puede aceptar un H^+	$R—N(H)(H)$ No ionizado $R—N^+(H)(H)(H)$ Ionizado	Aminas $R—C(NH_2)(H)—C(=O)—OH$ Ejemplo, aminoácido
Fosfato Grupo funcional ligeramente o débilmente ácido; puede liberar uno o dos H^+	$R—O—P(=O)(OH)—OH$ No ionizado $R—O—P(=O)(O^-)—O^-$ Ionizado	Fosfato orgánico $HO—P(=O)(OH)—O—R$ Ejemplo, éster de fosfato (como el que se encuentra en el ATP)
Sulfhídrilo Ayuda a estabilizar la estructura interna de las proteínas	$R—SH$	Tioles $H—C(H)(SH)—C(H)(NH_2)—C(=O)—OH$ Ejemplo, cisteína

de los dos estados hidrofílicos: iónico o polar. Los grupos carboxilo son constituyentes esenciales de los aminoácidos.

Un **grupo amino** (que se abrevia $R—NH_2$), en su forma no ionizada, contiene un átomo de nitrógeno enlazado covalentemente a dos átomos de hidrógeno. Los grupos amino son débilmente básicos debido a que pueden aceptar un ion hidrógeno (protón). El grupo amino ionizado resultante tiene 1 unidad de carga positiva ($R—NH_3^+$). Los grupos amino son componentes de los aminoácidos y de los ácidos nucleicos.

Un **grupo fosfato** (que se abrevia $R—PO_4H_2$) es débilmente ácido. La atracción de los electrones por los átomos de oxígeno puede dar

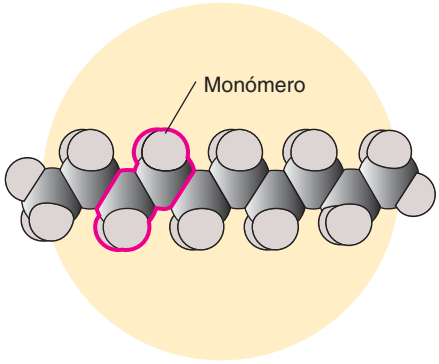


FIGURA 3-4 Un polímero simple

Este pequeño segmento del polímero de polietileno se forma por el enlace entre dos carbonos de los monómeros del etileno (C_2H_4). Uno de estos monómeros está marcado en rojo. Su estructura se representa con un modelo de relleno de espacio, que muestra con precisión la forma 3-D de la molécula.

como resultado la liberación de uno o dos iones hidrógeno, produciendo formas ionizadas con 1 o 2 unidades de carga negativa. Los fosfatos hacen parte de los componentes de los ácidos nucleicos y de ciertos lípidos.

El **grupo sulfhídrilo** (que se abrevia *R*—SH), consiste de un átomo de azufre unido covalentemente a un átomo de hidrógeno, se encuentra en moléculas llamadas *tioles*. Como se verá, los aminoácidos que contienen un grupo sulfhídrilo contribuyen de forma importante a la estructura de las proteínas.

Muchas moléculas biológicas son polímeros

Muchas moléculas biológicas, como las proteínas y los ácidos nucleicos, son muy grandes, y consisten de miles de átomos. Estas moléculas gigantes se conocen como **macromoléculas**. La mayoría de las macromoléculas son **polímeros**, que se forman por la unión de compuestos orgánicos pequeños, llamados **monómeros** (**FIGURA 3-4**). De igual manera que todas las palabras de este libro están escritas arreglando las 28 letras del alfabeto en varias combinaciones, los monómeros se pueden agrupar para formar una variedad casi infinita de moléculas más grandes. Los miles de diferentes compuestos orgánicos complejos presentes en los organismos se construyen a partir de unos 40 monómeros pequeños sencillos. Por ejemplo, los 20 monómeros llamados *aminoácidos* se pueden unir extremo con extremo de innumerables maneras para formar los polímeros conocidos como *proteínas*.

Los polímeros se pueden degradar en sus monómeros constituyentes por medio de **reacciones de hidrólisis** ("rompimiento con agua"). Este tipo de reacción es regulada por una enzima específica (catalizador biológico), donde uno de los hidrógenos de la molécula de agua se une a un monómero y el grupo hidroxilo, se une al monómero adyacente (**FIGURA 3-5**).

Los monómeros forman enlaces covalentes mediante **reacciones de condensación**. Puesto que durante las reacciones de combinación de los monómeros se elimina el *equivalente* a una molécula de agua, la expresión síntesis por deshidratación es utilizada a veces para describir la condensación (vea la figura 3-5). Sin embargo, en los sistemas biológicos la síntesis de un polímero no es simplemente lo opuesto de su hidrólisis, aunque el efecto neto sí lo sea. Los procesos de síntesis, como la condensación, requieren energía y se regulan por enzimas diferentes.

En las siguientes secciones se examinarán los carbohidratos, lípidos, proteínas y ácidos nucleicos. El análisis inicia con las formas más pequeñas y simples de estos compuestos (monómeros) y se extiende hasta su unión para formar macromoléculas.

Repaso

- ¿Cuáles son algunos efectos de las características de los enlaces carbono-carbono sobre la estabilidad y la estructura 3-D de las moléculas orgánicas?
- Compare con base en un par de esquemas sencillos cada caso: 1) isómeros estructurales, 2) isómeros geométricos y 3) enantiómeros. ¿Por qué son biológicamente importantes estas diferencias?
- Elabore un esquema de los siguientes grupos funcionales: metilo, amino, carbonilo, hidroxilo, carboxilo y fosfato. Incluya tanto las formas no ionizadas como las ionizadas de los grupos ácidos y básicos.
- ¿Cómo se puede explicar que un grupo sea no polar, polar, ácido o básico dependiendo de sus propiedades hidrofílicas o hidrófobas?
- ¿Por qué es importante el equivalente de una molécula de agua tanto en las reacciones de condensación como en las reacciones de hidrólisis?

3.2 CARBOHIDRATOS

OBJETIVO DE APRENDIZAJE

5 Distinguir entre monosacáridos, disacáridos y polisacáridos y comparar los polisacáridos de almacenamiento con los polisacáridos estructurales.

Los azúcares, los almidones y la celulosa son **carbohidratos**. Los azúcares y los almidones sirven como fuentes de energía para las células, mientras que la celulosa es el componente estructural principal de las paredes que rodean a las células vegetales. Los carbohidratos se componen de átomos de carbono, hidrógeno y oxígeno en proporción aproximada de un átomo de carbono por cada dos de hidrógeno y uno de oxígeno $(CH_2O)_n$. El término *carbohidrato*, que significa "hidrato (agua) de carbono" refleja

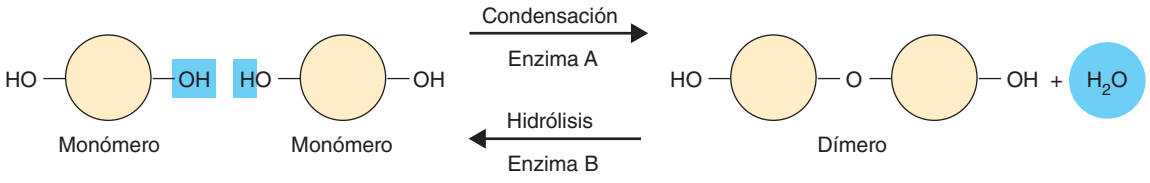


FIGURA 3-5 *Animada* Reacciones de condensación e hidrólisis

La unión de dos monómeros produce un dímero; la incorporación adicional de monómeros produce un polímero. Observe que las reacciones de condensación e hidrólisis están catalizadas por diferentes enzimas.

la proporción 2:1 de hidrógeno a oxígeno, que es la misma presente en el agua (H_2O). Los carbohidratos pueden contener una unidad de azúcar (monosacáridos), dos unidades de azúcar (disacáridos) o muchas unidades de azúcar (polisacáridos).

Los monosacáridos son azúcares simples

Los **monosacáridos** por lo general, contienen de tres a siete átomos de carbono. En un monosacárido, todos los carbonos excepto uno están unidos a un grupo hidroxilo; este carbono único presenta un enlace doble con un átomo de oxígeno, constituyendo un grupo carbonilo. Si el grupo carbonilo está en el extremo de la cadena, el monosacárido es un aldehído; si el grupo carbonilo está en cualquier otra posición, el monosacárido es una cetona. (Por convención, la numeración del esqueleto de carbono o cadena carbonada de un azúcar comienza a partir del grupo carbonilo terminal, o con el carbono más cercano al extremo del carbonilo de la cadena abierta). La gran cantidad de grupos hidroxilo polares, más el grupo carbonilo, le da a los monosacáridos propiedades hidrofílicas. En la **FIGURA 3-6** se muestran algunas representaciones 2-D simplificadas de algunos monosacáridos comunes. Los carbohidratos más simples son los azúcares de tres carbonos (triosas): gliceraldehído y dihidroxiacetona. La ribosa y la desoxirribosa son pentosas comunes, es decir azúcares de cinco átomos de carbono, son componentes de los ácidos nucleicos (ADN, ARN y compuestos relacionados). La glucosa, fructosa, galactosa y otros azúcares de seis átomos de carbono se llaman hexosas. (Observe que los nombres de los carbohidratos suelen terminar en *-osa*).

La **glucosa** ($C_6H_{12}O_6$), el monosacárido más abundante, se utiliza en la mayor parte de los organismos como fuente de energía. Durante la respiración celular (vea el capítulo 8), las células oxidan moléculas de glucosa, convirtiendo la energía almacenada en otra más sencilla de utilizar en el trabajo celular. La glucosa también se utiliza en la síntesis de otros tipos de compuestos, como aminoácidos y ácidos grasos. La glucosa

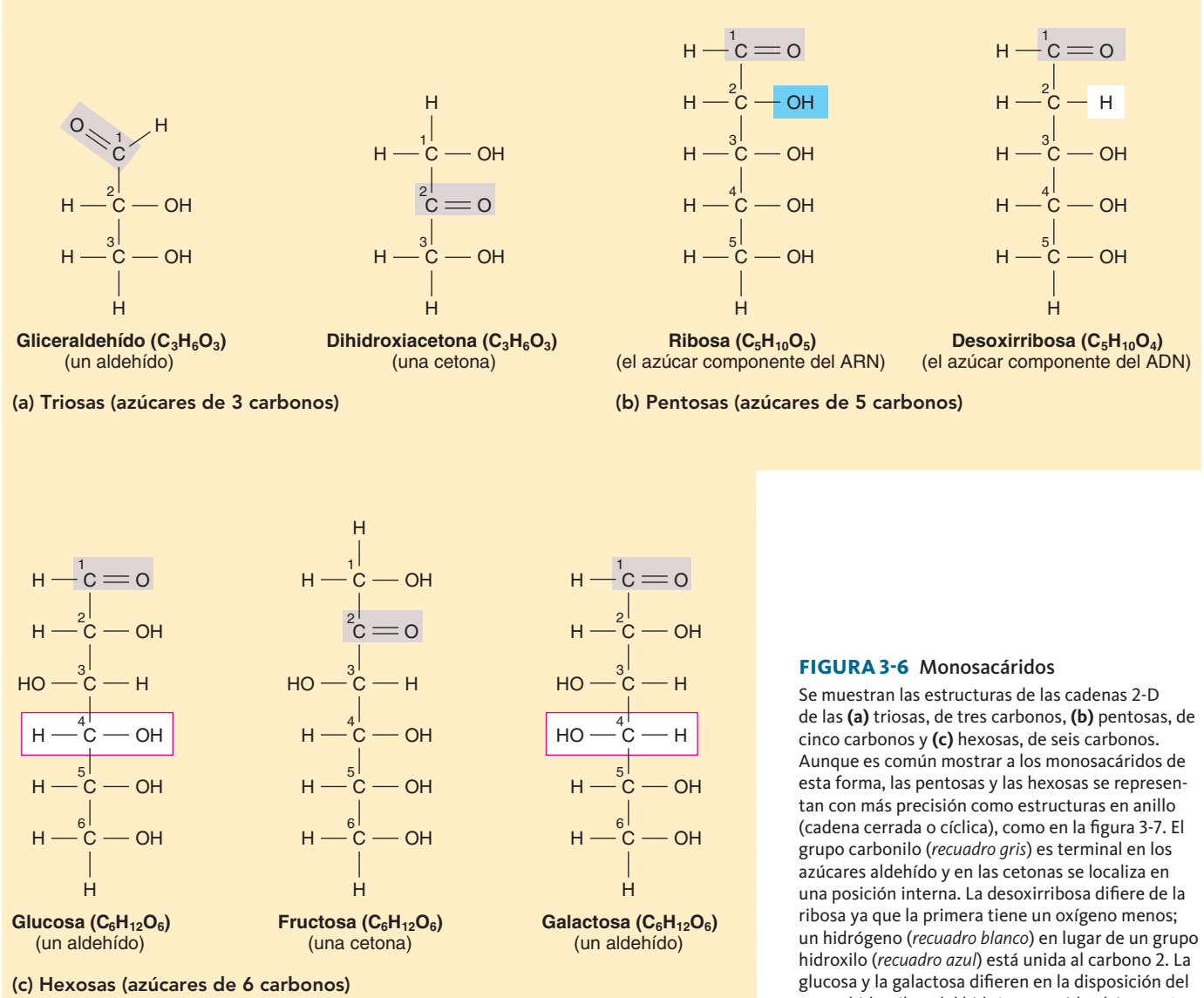


FIGURA 3-6 Monosacáridos

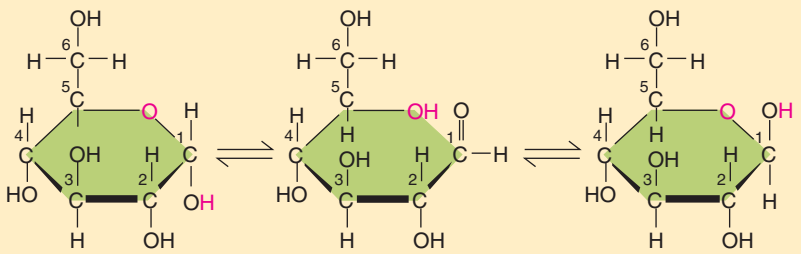
Se muestran las estructuras de las cadenas 2-D de las **(a)** triosas, de tres carbonos, **(b)** pentosas, de cinco carbonos y **(c)** hexosas, de seis carbonos. Aunque es común mostrar a los monosacáridos de esta forma, las pentosas y las hexosas se representan con más precisión como estructuras en anillo (cadena cerrada o cíclica), como en la figura 3-7. El grupo carbonilo (*recuadro gris*) es terminal en los azúcares aldehído y en las cetonas se localiza en una posición interna. La desoxirribosa difiere de la ribosa ya que la primera tiene un oxígeno menos; un hidrógeno (*recuadro blanco*) en lugar de un grupo hidroxilo (*recuadro azul*) está unida al carbono 2. La glucosa y la galactosa difieren en la disposición del grupo hidroxilo y del hidrógeno unido al átomo 4 (*marco rojo*).

es tan importante en el metabolismo, que los seres humanos y otros animales complejos evidencian cierta evolución en los mecanismos para mantener sus valores de concentración relativamente constantes en la sangre (vea el capítulo 49).

La glucosa y la fructosa son isómeros estructurales, tienen fórmulas moleculares idénticas pero sus átomos se disponen de manera diferente. En la fructosa (una cetona), el oxígeno forma un enlace doble con un átomo de carbono dentro de la cadena, en vez de hacerlo con un carbono terminal, como en la glucosa (un aldehído). Debido a estas diferencias, estos dos azúcares tienen propiedades distintas. Por ejemplo, la fructosa, que se encuentra en la miel y en algunas frutas, es de sabor más dulce que la glucosa.

La glucosa y la galactosa son hexosas y aldehídos. Sin embargo, difieren en la disposición o arreglo de los átomos unidos al carbono 4 asimétrico.

Las fórmulas lineales de la figura 3-6 dan una idea clara pero irreal de las estructuras de algunos monosacáridos comunes. Como ya se mencionó, las moléculas no son 2-D; de hecho, las propiedades de cada compuesto son muy dependientes de su estructura tridimensional (3-D). Así que, las fórmulas 3-D son de gran ayuda para comprender la relación entre la estructura molecular y la función biológica.



(a) Cuando se disuelve en agua, la glucosa experimenta un reordenamiento de sus átomos, formando una de las dos posibles estructuras de anillo: α-glucosa o la β-glucosa. Aunque la ilustración no muestra la estructura 3-D completa, los enlaces gruesos en la base de cada anillo representan la parte de la molécula que se proyectaría hacia afuera de la página.

(b) Las diferencias esenciales entre la α-glucosa y β-glucosa se aprecian mejor en estas estructuras simplificadas. Por convención, se asume que en cada ángulo de anillo hay un átomo de carbono, a menos que se represente otro. La mayoría de los átomos de hidrógeno se ha omitido.

FIGURA 3-7 Formas α y β de la glucosa

Las moléculas de glucosa y de otras pentosas y hexosas en disolución son realmente anillos, más que cadenas rectas de átomos de carbono.

La glucosa en disolución (como se encuentra en la célula), normalmente existe como un anillo de cinco carbonos y un oxígeno. Adopta esta configuración cuando sus átomos experimentan un reacomodamiento, lo que permite que se forme un enlace covalente entre el carbono 1 y el oxígeno unido al carbono 5 (**FIGURA 3-7**). Cuando la glucosa forma un anillo, es posible la formación de dos isómeros que difieren sólo en la orientación del grupo hidroxilo (—OH) unido al carbono 1. Cuando este grupo hidroxilo se encuentra en el mismo lado del plano del anillo, en el que se halla el grupo lateral —CH_2OH, la glucosa se llama beta glucosa (β-glucosa). Cuando el grupo —OH está en el lado opuesto (con respecto al plano del anillo) al grupo lateral —CH_2OH, el compuesto se llama alfa glucosa (α-glucosa). Aunque pueda parecer que las diferencias entre estos isómeros son pequeñas, tienen consecuencias significativas cuando los anillos se unen para formar polímeros.

Los disacáridos están formados por dos unidades de monosacáridos

Un **disacárido** (dos azúcares) consiste en dos anillos de monosacáridos unidos por un enlace glucosídico o glicosídico, que consta de un oxígeno central unido covalentemente a dos carbonos, uno en cada anillo (**FIGURA 3-8**). El **enlace glucosídico** de un disacárido en general se forma entre el carbono 1 de una molécula y el carbono 4 de la otra molécula. El disacárido maltosa (azúcar de malta) consiste en la unión de dos unidades de α-glucosa mediante un enlace covalente. La sacarosa, azúcar de mesa, consta de una unidad de glucosa combinada con otra de fructosa. La lactosa (el azúcar de la leche) se compone de una molécula de glucosa y otra de galactosa.

Como se muestra en la figura 3-8, un disacárido se puede hidrolizar, es decir, dividirlo al agregar agua, en dos monosacáridos. Durante la digestión, la maltosa se hidroliza formando dos moléculas de glucosa:

$$\text{maltosa} + \text{agua} \longrightarrow \text{glucosa} + \text{glucosa}$$

De manera similar, se hidroliza la sacarosa para formar glucosa y fructosa:

$$\text{sacarosa} + \text{agua} \longrightarrow \text{glucosa} + \text{fructosa}$$

Los polisacáridos pueden almacenar energía o servir de estructura

Un **polisacárido** es una macromolécula consistente en unidades repetidas de azúcares simples, en general glucosa. Los polisacáridos son los carbohidratos más abundantes, grupo que incluye almidones, glucógeno y celulosa. Aunque el número exacto de unidades de azúcar varía, por

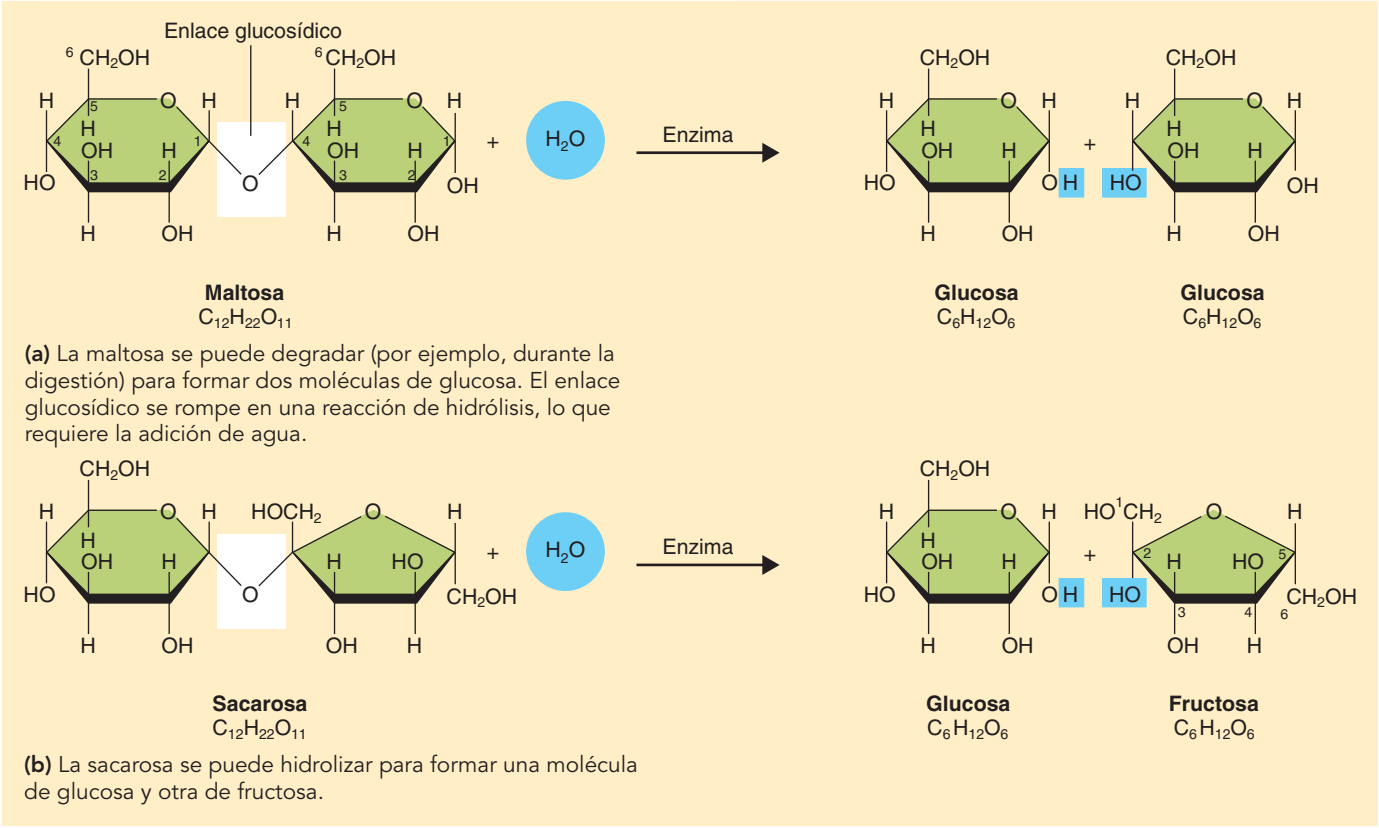


FIGURA 3-8 Hidrólisis de disacáridos

Observe que se necesita una enzima para activar estas reacciones.

lo general hay miles de unidades en una sola molécula. Un polisacárido puede ser una cadena larga simple o una cadena ramificada.

Puesto que los polisacáridos se componen de diferentes isómeros y que sus unidades o monómeros se pueden acomodar de distintas maneras, ellos varían en sus propiedades. Aquellos que se pueden romper con facilidad en sus subunidades son adecuados para el almacenamiento de energía, mientras que la arquitectura 3-D macromolecular de los otros polisacáridos los hace particularmente adecuados para formar estructuras estables.

El **almidón**, es la forma común de carbohidrato que utilizan las plantas para el almacenamiento de energía, es un polímero que consiste en subunidades de α-glucosa. Estos monómeros están unidos por enlaces α 1—4, lo que significa que el carbono 1 de una glucosa está enlazado al carbono 4 de la siguiente glucosa en la cadena (**FIGURA 3-9**). El almidón se presenta en dos formas: amilosa y amilopectina. La amilosa, que es la forma más sencilla, no es ramificada, mientras que la amilopectina, que es la forma más frecuente, por lo general se compone de aproximadamente 1000 unidades de glucosa en una cadena ramificada.

Las células vegetales almacenan almidón principalmente en forma de gránulos dentro de los orgánulos especializados llamados **amiloplastos** (vea la figura 3-9a); algunas células como las de la papa, son muy ricas en amiloplastos. Cuando se necesita energía para realizar una actividad celular, la planta hidroliza el almidón, con lo que se liberan las subunidades de glucosa. Prácticamente todos los organismos, incluso los humanos y otros animales, tienen enzimas que pueden hidrolizar los enlaces α 1—4.

El **glucógeno** (a veces denominado *almidón animal*) es la forma en que las unidades de glucosa, unidas mediante enlaces α 1—4 glucosídicos, se almacenan como fuente de energía en los tejidos animales. Su estructura es similar a la del almidón vegetal, aunque presenta muchas ramificaciones y es más soluble en agua. En vertebrados, el glucógeno se almacena sobre todo en las células hepáticas y musculares, donde se requiere para cumplir con su intensa actividad.

Los carbohidratos son el grupo más abundante de compuestos orgánicos del planeta, y la celulosa el más abundante de este grupo, ya que representa el 50% o más del total de átomos de carbono en las plantas (**FIGURA 3-10**). La celulosa es un carbohidrato estructural. Casi la mitad de la madera es celulosa, y en el algodón alcanza el 90%. Las células vegetales están rodeadas por resistentes paredes celulares de sostén formadas, en su mayor parte, por celulosa.

La **celulosa** es un polisacárido insoluble, que se compone de muchas moléculas de glucosa muy juntas entre sí. Los enlaces entre estas unidades de azúcar son diferentes a los del almidón. Recuerde que el almidón está formado por subunidades de α-glucosa, unidas mediante enlaces α 1—4 glucosídicos. La celulosa contiene monómeros de β-glucosa unidos por enlaces β 1—4 glucosídicos, que no se pueden romper por las enzimas que producen la hidrólisis de los enlaces α del almidón. Los seres humanos, al igual que muchos organismos, no poseen enzimas para digerir la celulosa, y por tanto no son una fuente de nutrientes. La celulosa que se encuentra en los granos integrales y en los vegetales conserva su carácter fibroso y proporciona volumen que ayuda al correcto funcionamiento del aparato digestivo.

Algunos microorganismos pueden digerir la celulosa a glucosa. De hecho, en el aparato digestivo de bovinos y ovinos viven algunas bacte-

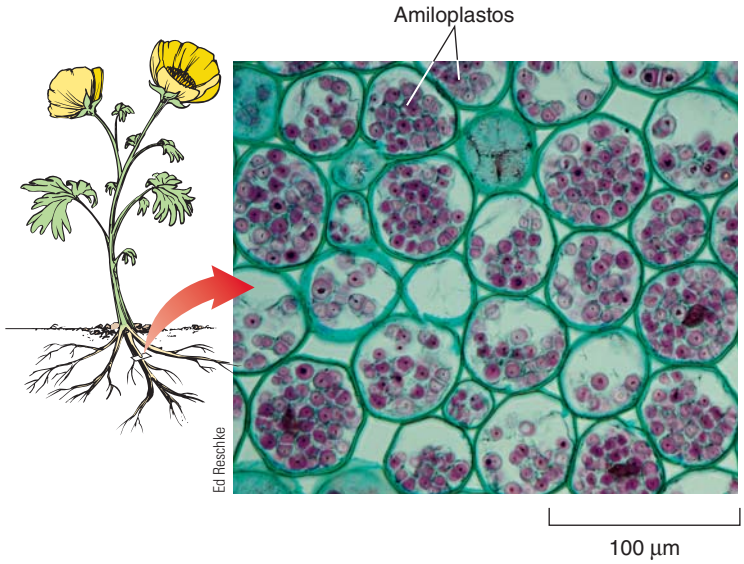
rias que digieren la celulosa, lo que permite a estos herbívoros nutrirse de sus componentes. De modo similar, el tubo digestivo de las termitas contiene microorganismos que digieren la celulosa (vea la figura 26-4b).

La estructura de las moléculas de celulosa es adecuada a su función estructural. Las subunidades de β-glucosa que la componen, están tan juntas entre sí que facilitan la formación de numerosos enlaces de hidrógeno entre las diferentes moléculas de celulosa, agrupándolas en haces de fibras (vea la figura 3-10a).

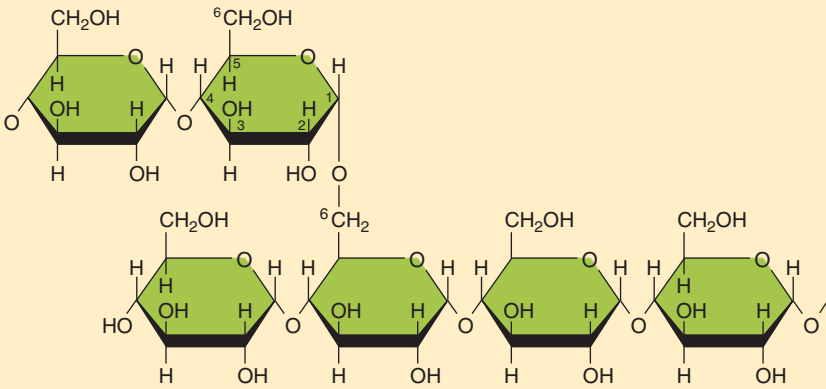
Algunos carbohidratos modificados y complejos tienen funciones especiales

Muchos derivados de los monosacáridos son importantes moléculas biológicas; algunos de ellos son componentes estructurales. Los aminosacáridos galactosamina y glucosamina son compuestos en los que se sustituye un grupo hidroxilo (—OH) por un grupo amino (—NH_2). La galactosamina forma parte del cartílago, un constituyente del sistema óseo de los vertebrados. Las subunidades de *N*-acetilglucosamina (NAG), unidas por enlaces glucosídicos, constituyen la **quitina**, un componente principal de las paredes celulares de los hongos y del esqueleto externo de los insectos, cangrejos y otros artrópodos (**FIGURA 3-11**). La quitina forma estructuras muy resistentes debido a que, como en el caso de la celulosa, sus moléculas interactúan a través de múltiples enlaces de hidrógeno. Algunas estructuras quitinosas, como el caparazón de la langosta, están aún más endurecidas por la adición de carbonato de calcio ($CaCO_3$), una forma inorgánica del carbono.

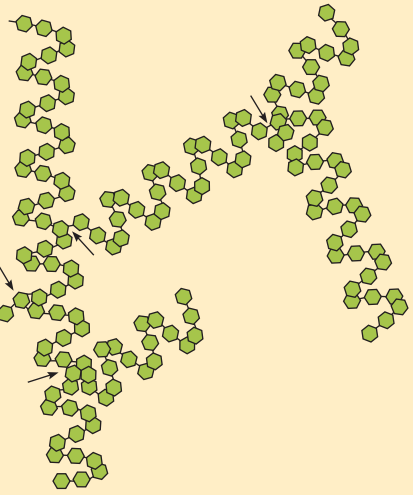
Los carbohidratos también se pueden combinar con proteínas para formar **glucoproteínas**, compuestos presentes en la superficie externa de las células aparte de las bacterias. Algunas de estas cadenas de carbohidratos permiten a las células adherirse entre sí, mientras que otras proporcionan protección. La mayor parte de las proteínas secretadas por las células son glucoproteínas. Esto incluye los principales componentes del moco, un material protector secretado por las membranas mucosas de los sistemas respiratorio y digestivo. Los carbohidratos se combinan con lípidos para formar glucolípidos, compuestos presentes en la superficie de las células animales y que permiten a dichas células reconocer e interactuar con otras.



(a) El almidón (*teñido de morado*) se almacena en orgánulos especializados llamados *amiloplastos*, en estas células de una raíz de ranúnculo (raíces de nabos).



(b) El **almidón** está compuesto por moléculas de α-glucosa unidas por enlaces glucosídicos. En los puntos de ramificación hay enlaces entre el carbono 6 de la glucosa de la cadena recta y el carbono 1 de la glucosa de la cadena ramificada.



(c) El almidón está constituido por cadenas carbonadas muy ramificadas; las flechas señalan los puntos de ramificación. Cada cadena tiene en realidad la forma de una hélice, que se mantiene estable por enlaces de hidrógeno entre las subunidades de glucosa.

FIGURA 3-9 Almidón, un polisacárido de almacenamiento

Repaso

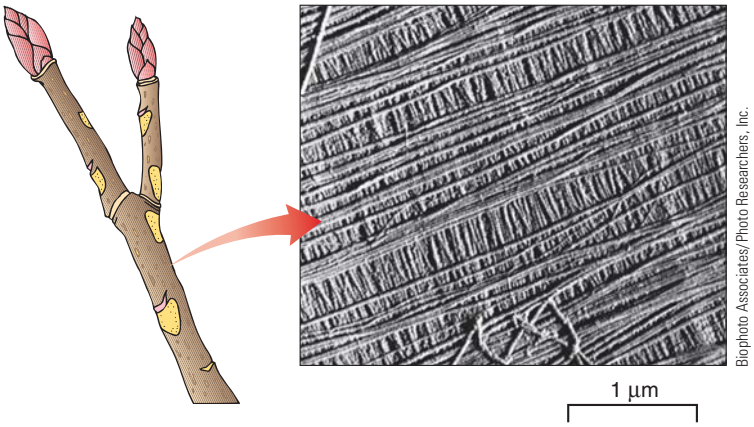
- ¿Qué características relacionadas con los enlaces de hidrógeno proporcionan a los polisacáridos de almacenamiento, como el almidón y el glucógeno, propiedades diferentes a los polisacáridos estructurales, como la celulosa y la quitina?
- ¿Por qué los seres humanos no pueden digerir la celulosa?

3.3 LÍPIDOS

OBJETIVO DE APRENDIZAJE

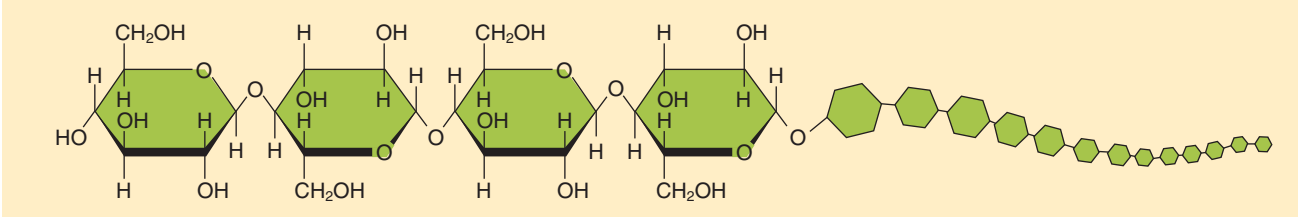
6 Distinguir entre grasas, fosfolípidos y esteroides y describir la composición, características y funciones biológicas de cada uno.

A diferencia de los carbohidratos, que se definen por su estructura, los **lípidos** son un grupo heterogéneo de compuestos que se caracterizan por el hecho de que son solubles en solventes no polares (como éter y cloroformo) y relativamente insolubles en agua. Las moléculas lipídicas tienen estas propiedades porque se componen principalmente de carbono e hidrógeno, con pocos grupos funcionales que contienen oxígeno. Los átomos de oxígeno son característicos de los grupos funcionales hidrofílicos; por tanto, los lípidos, que tienen poco oxígeno, tienden a ser hidrófobos. Entre los grupos de lípidos biológicamente importantes están las grasas, los fosfolípidos, los carotenoides (pigmentos vegetales amarillo y naranja), esteroides y ceras. Hay lípidos que se utilizan como reserva de energía, algunos son componentes estructurales de las membranas celulares y otros son hormonas importantes.



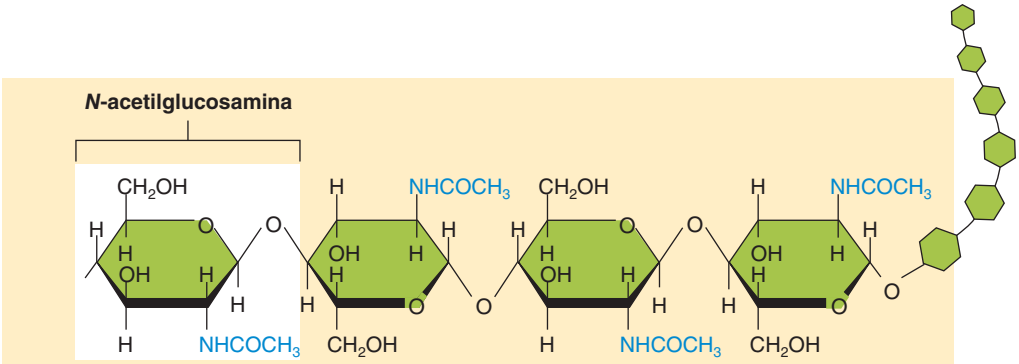
Biophoto Associates/Photo Researchers, Inc.

(a) Fibras de celulosa de una pared celular. Las fibras que se muestran en esta micrografía electrónica consisten en haces de moléculas de celulosa que interactúan mediante enlaces de hidrógeno.



(b) La molécula de celulosa es un polisacárido no ramificado. Consiste en aproximadamente 10,000 unidades de β-glucosa unidas por enlaces glucosídicos.

FIGURA 3-10 La celulosa, un polisacárido estructural



(a) La **quitina** es un polímero compuesto por subunidades de *N*-acetilglucosamina.

Dwight R. Kuhn

(b) La quitina es un componente importante del exoesqueleto (cobertura externa) que esta libélula está mudando.

FIGURA 3-11 Quitina, un polisacárido estructural

Los triacilgliceroles (triglicéridos) se forman a partir de glicerol y tres ácidos grasos

Los lípidos más abundantes en los seres vivos son los **triacilgliceroles**. Estos compuestos, comúnmente conocidos como *grasas*, son una forma económica de almacenar reservas de energía ya que, cuando se metabolizan, liberan más del doble de energía por gramo que los carbohidratos. Estos últimos y las proteínas se pueden transformar en grasas por la acción de enzimas y almacenarse en las células del tejido adiposo (grasa) de los animales, o en algunas semillas y frutos de las plantas.

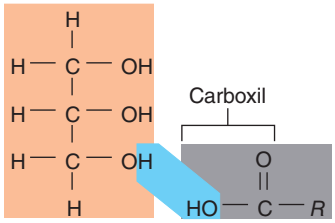
Una molécula de triacilglicerol (también conocida como *triglicérido*) consiste en una molécula de glicerol unida a tres ácidos grasos (**FIGURA 3-12**). El **glicerol** es un alcohol de tres carbonos que contiene tres grupos hidroxilo (—OH), y un **ácido graso** es una cadena hidrocarbonada larga sin ramificaciones con un grupo carboxilo (—COOH) en un extremo. Una molécula de triacilglicerol se forma por medio de una serie de tres reacciones de condensación. En cada reacción se elimina el equivalente a una molécula de agua cuando uno de los grupos hidroxilo del glicerol reacciona con el grupo carboxilo de un ácido graso, lo que da lugar a la formación de un enlace covalente conocido como **enlace éster** (vea la figura 3-12b). La primera reacción produce un **monoacilglicerol** (*monoglicérido*), la segunda un **diacilglicerol** (*diglicérido*) y la tercera un triacilglicerol. Durante la digestión, los triacilgliceroles son hidrolizados para producir ácidos grasos y glicerol (vea el capítulo 47). El diacilglicerol es una molécula importante en las células para el envío de señales (vea los capítulos 6 y 49).

Los ácidos grasos saturados e insaturados difieren en sus propiedades físicas

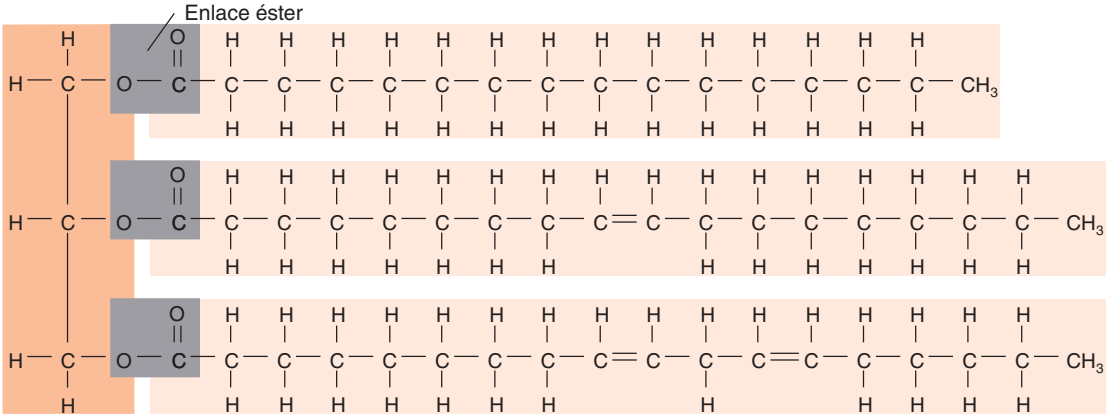
En los lípidos se pueden encontrar unos 30 ácidos grasos diferentes, que en general son cadenas carbonadas con un número par de átomos de carbono. Por ejemplo, el ácido butírico, presente en la mantequilla rancia, es una cadena de cuatro átomos de carbono. El ácido oleico, con 18 carbonos, es el ácido graso de distribución más amplia en la naturaleza y se encuentra en la mayoría de las grasas animales y vegetales.

Los **ácidos grasos saturados** contienen el número máximo posible de átomos de hidrógeno. El ácido palmítico, un ácido graso de 16 carbonos, es un ácido graso saturado común (vea la figura 3-12c). Los lípidos ricos en ácidos grasos saturados, como la grasa animal y la manteca vegetal, tienden a ser sólidos a temperatura ambiente. Esto se debe a que incluso las moléculas no polares eléctricamente neutras pueden desarrollar de manera transitoria regiones con cargas positiva y negativa débiles. Esto se presenta porque el movimiento constante de sus electrones hace que algunas regiones tengan un exceso temporal de electrones, mientras que otras regiones tienen un déficit temporal. Estas débiles cargas opuestas generan como resultado fuerzas de van der Waals entre las moléculas adyacentes (vea el capítulo 2). Aunque las interacciones de van der Waals son atracciones débiles, adquieren fuerza cuando muchas de ellas actúan entre largas cadenas de hidrocarburos. Estas interacciones de van der Waals tienden a hacer más sólida una sustancia al limitar el movimiento de sus moléculas.

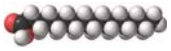
Los **ácidos grasos insaturados** tienen uno o más pares de átomos de carbono adyacentes unidos por enlaces dobles, de modo que no están completamente saturados con hidrógeno. Los ácidos grasos con un enlace doble se denominan **ácidos grasos monoinsaturados**, y los que tienen más de un enlace doble se denominan **ácidos grasos polinsaturados**. El ácido oleico es un ácido graso monoinsaturado y el ácido linoleico es un ácido graso polinsaturado común (vea las figuras 3-12d y e). Los lípidos que contienen una elevada proporción de ácidos grasos monoinsaturados o polinsaturados tienden a ser líquidos a temperatura ambiente (aceites). Esto se debe a que cada enlace doble produce una inclinación en la cadena de hidrocarburo que impide que ésta se alinee estrechamente con la cadena adyacente, de modo que se limitan las interacciones de van der Waals y permite el libre movimiento molecular.



(a)



(b) Un triacilglicerol



(c) Ácido palmítico

(d) Ácido oleico

(e) Ácido linoleico

FIGURA 3-12 ***Animada*** **Triacilglicerol, el principal lípido de almacenamiento**

(a) El glicerol y los ácidos grasos son los componentes de las grasas, **(b)** El glicerol está unido a ácidos grasos por enlaces éster (*en gris*). El modelo de relleno espacial muestra la forma real de los ácidos grasos, **(c)** El ácido palmítico, un ácido graso saturado, presenta una cadena recta. **(d)** El ácido oleico (monoinsaturado) y **(e)** el ácido linoleico (polinsaturado) presentan cadenas que se doblan dondequiera que aparezca un enlace doble carbono a carbono.

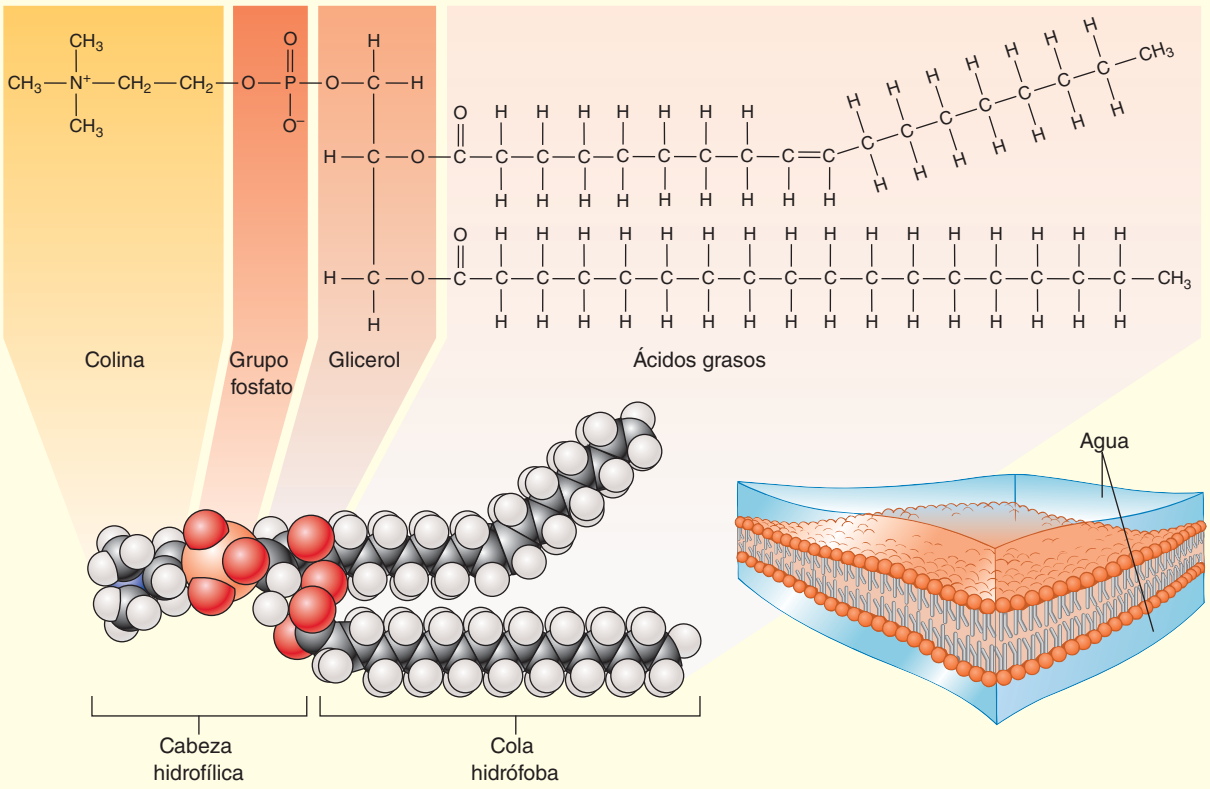
Los fabricantes de productos alimenticios realizan el proceso de hidrogenación de los aceites para elaborar margarinas u otras grasas comestibles, convirtiendo los ácidos grasos insaturados en ácidos grasos saturados que tienden a ser sólidos a temperatura ambiente. Este proceso hace las grasas menos saludables porque se sabe que los ácidos grasos saturados en la dieta aumentan el riesgo de enfermedades cardiovasculares (vea el capítulo 44). El proceso de hidrogenación tiene aún otro efecto. Observe que en los ácidos grasos naturales que se representan en la figura 3-12 (ácido oleico y ácido linoleico), los dos hidrógenos que flanquean cada enlace doble están en el mismo lado de la cadena hidrocarbonada (configuración *cis*). Cuando los ácidos grasos son hidrogenados artificialmente, los enlaces dobles son reordenados, dando lugar a una configuración *trans*, análoga al arreglo que se muestra en la figura 3.3b. Los ácidos grasos *trans* son técnicamente insaturados, pero mimetizan muchas de las propiedades de los ácidos grasos saturados. La configuración *trans* no produce un doblez en el sitio del enlace doble, por lo que tienden a ser más sólidos a temperatura ambiente; al igual que los ácidos grasos saturados, aumentan el riesgo de enfermedad cardiovascular.

Al menos dos ácidos grasos insaturados (el linoleico y el araquidónico), son nutrientes esenciales que se deben obtener de los alimentos, ya que el cuerpo humano no puede sintetizarlos. Sin embargo, las cantidades necesarias son pequeñas y las deficiencias son raras. No hay un requerimiento alimenticio de ácidos grasos saturados.

Los fosfolípidos son componentes de las membranas celulares

Los fosfolípidos pertenecen a un grupo de lípidos llamados **lípidos anfipáticos**, en los que un extremo de cada molécula es hidrofílico y el otro, hidrófobo (**FIGURA 3-13**), por tanto los dos extremos del fosfo-

PUNTO CLAVE Cuando los fosfolípidos interactúan con el agua, se forma una bicapa lipídica.



(a) Fosfolípido (lecitina). Un fosfolípido consiste en una cola hidrófoba, formada por dos ácidos grasos, y una cabeza hidrofílica, que incluye un glicerol unido a un grupo fosfato, que a su vez está unido a un compuesto orgánico que puede variar, en este caso la lecitina (o fosfatidilcolina) del grupo colina, como se muestra en la molécula. El ácido graso que aparece en la parte superior de la figura es monoinsaturado; contiene un enlace doble que provoca el ángulo de inclinación característico de la cadena.

(b) Bicapa de fosfolípidos. Los fosfolípidos forman bicapas lipídicas en las que las cabezas hidrofílicas interactúan con el agua y las colas hidrófobas están en el interior de la bicapa.

FIGURA 3-13 *Animada* Un fosfolípido y una bicapa de fosfolípidos

lípido difieren en sus propiedades físicas y químicas. Un **fosfolípido** consiste en una molécula de glicerol unida por un extremo a dos ácidos grasos y por el otro a un grupo fosfato, este último a su vez está unido a un compuesto orgánico, por ejemplo colina. El compuesto orgánico suele contener nitrógeno (observe que los triglicéridos carecen de fósforo y nitrógeno, como se muestra en la figura 3-12b). La parte de la molécula correspondiente a los ácidos grasos (que contiene las dos "colas" hidrocarbonadas) es hidrófoba e insoluble en agua. La parte formada por glicerol, fosfato y la base orgánica (la "cabeza" de la molécula) está ionizada y es hidrosoluble. Las propiedades anfipáticas de los fosfolípidos les inducen a formar bicapas lipídicas en soluciones acuosas. De este modo, son excepcionalmente apropiados como los componentes fundamentales de las membranas celulares (que se analizan en el capítulo 5).

Los carotenoides y otros muchos pigmentos se derivan de unidades de isopreno

Los pigmentos vegetales naranja y amarillo denominados **carotenoides** se clasifican dentro de los lípidos porque son insolubles en agua y tienen consistencia oleaginosa. Estos pigmentos, presentes en las células de todas las plantas, participan en la fotosíntesis. Las moléculas de carotenoides, como el β-caroteno, y muchos otros pigmentos importantes, consisten en monómeros de hidrocarburos de cinco carbonos conocidos como **unidades de isopreno** (**FIGURA 3-14**).

La mayoría de los animales convierte los carotenoides en vitamina A, que se puede transformar posteriormente en el pigmento visual **retinol**. En la visión de tres grupos de animales, moluscos, insectos y vertebrados, el retinol se utiliza en el proceso de recepción de la luz.

Observe en la misma figura 3-14 que los carotenoides, la vitamina A y el retinol presentan un patrón de enlaces dobles que se alterna con enlaces sencillos. Los electrones que constituyen estos enlaces se pueden mover con relativa facilidad cuando la luz incide sobre la molécula. Estas moléculas son *pigmentos*; tienden a tener mucho color porque los electrones móviles les hacen absorber fuertemente la luz de ciertas longitudes de onda y las reflejan con longitudes de onda diferentes.

Los esteroides tienen cuatro anillos de átomos de carbono

Un **esteroide** consiste en átomos de carbono dispuestos en cuatro anillos unidos entre sí, de los cuales tres contienen seis átomos de carbono, y el cuarto, cinco (**FIGURA 3-15**). La longitud y estructura de las cadenas laterales (a los lados) de estos anillos diferencia a un esteroide de otro. Al igual que los carotenoides, los esteroides se sintetizan a partir de unidades de isopreno.

Entre los esteroides de importancia biológica están el colesterol, las sales biliares, las hormonas de la reproducción, así como el cortisol y otras hormonas secretadas por la corteza suprarrenal. El colesterol es un componente estructural esencial de las membranas celulares animales, pero cuando se acumula un exceso de colesterol en la sangre se forma placas en las paredes arteriales, aumentando el riesgo de enfermedad cardiovascular (vea el capítulo 44).

Las membranas de las células vegetales contienen moléculas similares al colesterol. Curiosamente, algunos de estos esteroides vegetales bloquean la absorción intestinal de colesterol. Las sales biliares emulsionan las grasas presentes en el intestino de manera que sea posible su hidrólisis enzimática. Las hormonas esteroides regulan ciertos aspectos del metabolismo en una variedad de animales y plantas.

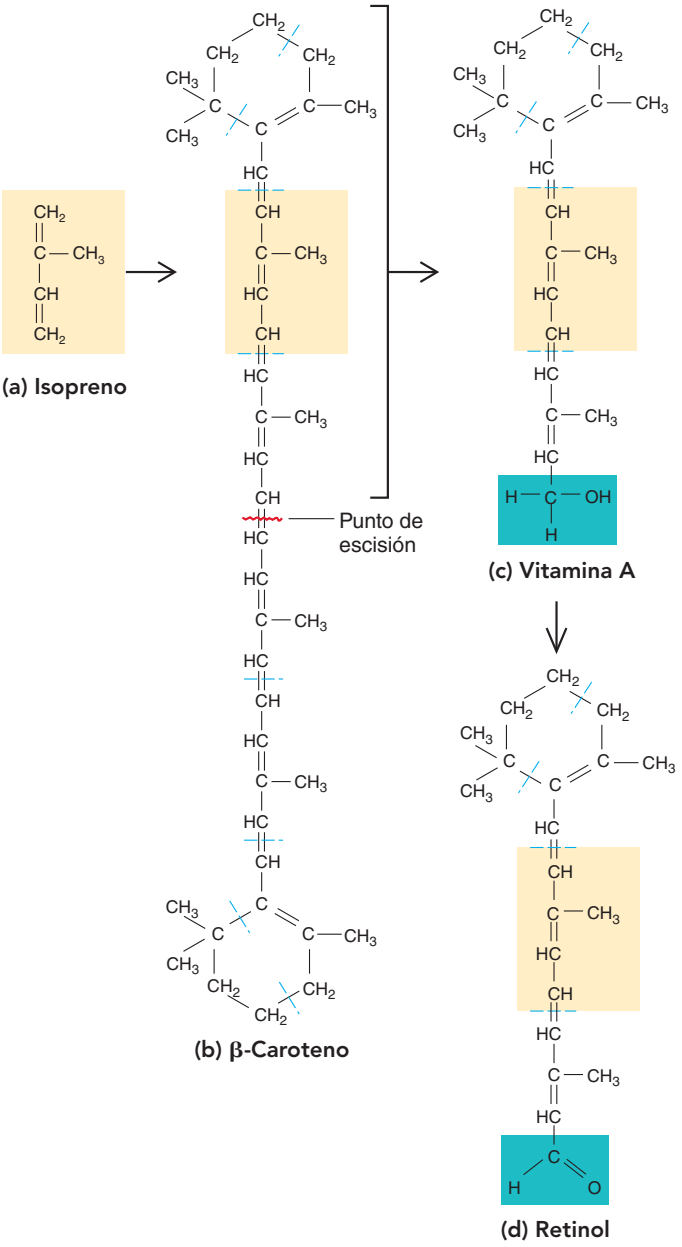
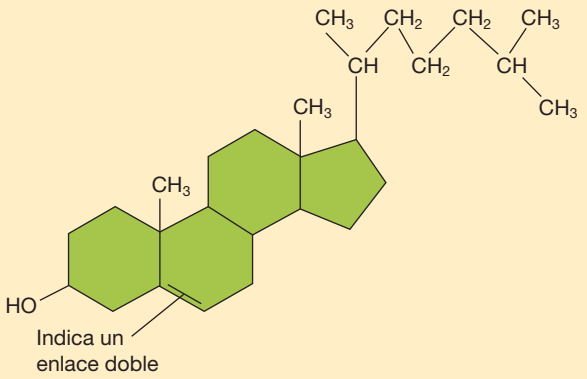


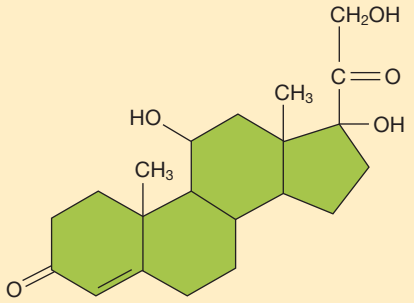
FIGURA 3-14 Compuestos derivados del isopreno
(a) Subunidad o monómero de isopreno. **(b)** β-caroteno, las líneas discontinuas señalan los límites de las unidades de isopreno que contiene. La línea ondulada es el punto en el que la mayoría de animales divide la molécula para producir dos moléculas (vitamina y retinol) **(c)** vitamina A, que se convierte en el pigmento visual **(d)** retinol.

Algunos mediadores químicos son lípidos

Las células animales secretan sustancias químicas que les permiten comunicarse entre sí o regular sus propias actividades metabólicas. Algunos mediadores químicos son producidos por la modificación de ácidos grasos que han sido removidos de fosfolípidos de la membrana celular. Entre éstos se incluyen las *prostaglandinas*, que cumplen diversas funciones, como la de participar en la respuesta inflamatoria y provocar



(a) El **colesterol** es un componente esencial de las membranas celulares animales.



(b) El **cortisol** es una hormona esteroide secretada por las glándulas suprarrenales.

FIGURA 3-15 Esteroides

La estructura fundamental de un esteroide está constituida por cuatro anillos unidos entre sí, tres de estos son anillos de seis carbonos y uno con cinco (*que se muestran en verde*). Observe que algunos carbonos se comparten en dos anillos. En estas estructuras simplificadas, un átomo de carbono se presenta en cada ángulo del anillo; los átomos de hidrógeno que se unen directamente a los de carbono no se han dibujado. Los esteroides se diferencian principalmente por la unión de grupos funcionales.

la contracción del músculo liso. Algunas hormonas, tal como la hormona juvenil de los insectos, también son derivados de ácidos grasos (se analizan en el capítulo 49).

Repaso

- ¿Por qué son diferentes las propiedades de los ácidos grasos saturados, insaturados y *trans*?
- ¿Por qué los fosfolípidos forman bicapas lipídicas en medios acuosos?

3.4 PROTEÍNAS

OBJETIVOS DE APRENDIZAJE

7 Dar una descripción general de la estructura y funciones de las proteínas.

8 Describir las características que comparten todos los aminoácidos y explicar su agrupación en clases, con base en las características de sus cadenas laterales.

9 Distinguir entre los cuatro niveles de organización de las moléculas proteínicas.

TABLA 3-2 Principales clases de proteínas y sus funciones

Clase de proteína	Funciones y ejemplos
Enzimas	Catalizan reacciones químicas específicas
Proteínas estructurales	Fortalecen y protegen las células y tejidos (por ejemplo, el colágeno fortalece los tejidos animales)
Proteínas de almacenamiento	Contienen nutrientes; son especialmente abundantes en los óvulos (por ejemplo, la ovoalbúmina de la clara del huevo) y en algunas semillas (por ejemplo, la ceína en los granos de maíz)
Proteínas de transporte	Algunas transportan sustancias específicas entre las células (por ejemplo, la proteína hemoglobina de los eritrocitos lleva el oxígeno a otras células del cuerpo); otras proteínas de transporte permiten el paso de sustancias específicas (iones, glucosa, aminoácidos) a través de la membrana celular
Proteínas reguladoras	Algunas son hormonas proteínicas (por ejemplo, insulina); otras controlan la expresión de genes específicos
Proteínas de movimiento	Participan en los movimientos celulares (por ejemplo, la actina y la miosina son esenciales para la contracción muscular).
Proteínas de defensa	Cumplen funciones de defensa contra invasores extraños (por ejemplo, los anticuerpos tienen una función en el sistema inmune)

Las **proteínas**, macromoléculas compuestas de aminoácidos, son los componentes más versátiles de las células. Como se analizará en el capítulo 16, los científicos han conseguido secuenciar prácticamente toda la información genética de una célula humana, y se está estudiando la información genética de muchos otros organismos. Algunas personas podrían pensar que la secuenciación de los genes es el final de la historia, pero realmente es sólo el principio. La mayor parte de la información genética se utiliza para especificar la estructura de las proteínas, y los biólogos podrían dedicar la mayor parte del siglo XXI a entender estas macromoléculas extraordinariamente polifacéticas que son de importancia central para la química de la vida. En un sentido real, las proteínas están implicadas en prácticamente todos los aspectos del metabolismo ya que la mayoría de las **enzimas**, las moléculas que aceleran las miles de reacciones químicas que tienen lugar en un organismo, son proteínas.

Las proteínas se ensamblan de diversas formas, lo que les permite participar como los principales componentes estructurales de células y tejidos. Por este motivo, el crecimiento y la reparación, así como el mantenimiento del organismo, dependen de las proteínas. Como se muestra en la **TABLA 3-2**, las proteínas realizan muchas otras funciones. Cada tipo de célula presenta formas características, distribuciones y cantidades de proteínas que determinan en gran medida la apariencia y las funciones de la célula. Una célula muscular contiene grandes cantidades de las proteínas miosina y actina, que son responsables de su apariencia, así como de su capacidad para contraerse. La proteína hemoglobina, que se encuentra en los eritrocitos, es la responsable de la función especializada del transporte de oxígeno.

Los aminoácidos son las subunidades de las proteínas

Los **aminoácidos**, los constituyentes de las proteínas, tienen un grupo amino (—NH_2) y otro grupo carboxilo (—COOH) unidos al mismo

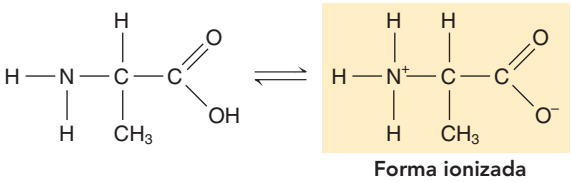


FIGURA 3-16 Un aminoácido con un pH de 7

En las células vivas, los aminoácidos se encuentran principalmente en su forma ionizada, como iones dipolares.

átomo de carbono asimétrico, conocido como el **carbono alfa**. Los aminoácidos en disolución con pH neutro, son *iones dipolares* principalmente; es decir, tienen una carga positiva en un extremo y una carga negativa en el extremo opuesto. Ésta es la forma en la que generalmente están presentes los aminoácidos al pH normal de la célula. Cada grupo carboxilo (—COOH) dona un protón y se ioniza ($—COO^-$), mientras que cada grupo amino ($—NH_2$) acepta un protón y se convierte en $—NH_3^+$ (**FIGURA 3-16**). Debido a la capacidad que tienen sus grupos amino y carboxilo de aceptar y liberar protones, los aminoácidos en disolución soportan los cambios de acidez y alcalinidad y por lo tanto son importantes amortiguadores biológicos.

En las proteínas se encuentran normalmente unos 20 aminoácidos, cada uno de ellos se identifica por una cadena lateral variable (grupo *R*) unida al carbono α (**FIGURA 3-17**). La glicina, el aminoácido más simple, tiene un átomo de hidrógeno como grupo *R*; la alanina tiene un grupo metilo ($—CH_3$). En la figura 3-17 se muestran los aminoácidos agrupados según las propiedades de sus cadenas laterales. En realidad, estas categorías generales incluyen aminoácidos con un intervalo bastante amplio de propiedades. Los aminoácidos clasificados por tener cadenas laterales *no polares* tienden a presentar propiedades hidrófobas, mientras que los clasificados como *polares* son más hidrofílicos. Los aminoácidos de carácter ácido tienen cadenas laterales con un grupo carboxilo. Al pH de la célula el grupo carboxilo se disocia, dando al grupo *R* una carga negativa. Los aminoácidos básicos adquieren carga positiva cuando el grupo amino en su cadena lateral acepta un ion hidrógeno. Las cadenas laterales ácidas y básicas son iónicas al pH de la célula y por lo tanto hidrofílicas.

Algunas proteínas tienen ciertos aminoácidos inusuales además de los 20 aminoácidos comunes. Estos aminoácidos raros se producen por la modificación de los aminoácidos comunes después de que se han convertido en parte de una proteína. Por ejemplo, después de que se ha incorporado el colágeno, la lisina y la prolina se pueden convertir en hidroxilisina e hidroxiprolina. Estos aminoácidos pueden formar enlaces cruzados entre las cadenas peptídicas que componen el colágeno. De estos enlaces depende la firmeza y gran estabilidad de la molécula de colágeno, que es un componente principal de cartílagos, huesos y otros tejidos conectivos.

Con algunas excepciones, las procariotas y las plantas sintetizan todos los aminoácidos que necesitan a partir de sustancias más sencillas. Si se dispone de la materia prima adecuada, las células de los animales pueden fabricar algunos de los aminoácidos de importancia biológica, pero no todos. Los **aminoácidos esenciales** son aquellos que no se pueden sintetizar en cantidad suficiente para cubrir las necesidades, y por ello se deben obtener a través de la dieta. Los animales difieren en sus capacidades de biosíntesis; el que es un aminoácido esencial para una especie puede no serlo en otra.

Los aminoácidos esenciales para el ser humano son isoleucina, leucina, lisina, metionina, fenilalanina, treonina, triptófano, valina e histidina. En los niños, se añade a la lista la arginina, ya que no pueden sintetizarla en cantidad suficiente como para mantener el crecimiento.

Los aminoácidos están unidos por enlaces peptídicos

Los aminoácidos se unen químicamente entre sí mediante una reacción de condensación que une el carbono del grupo carboxilo de una molécula con el nitrógeno del grupo amino de otra (**FIGURA 3-18**). Este enlace covalente carbono-nitrógeno entre dos aminoácidos se llama **enlace peptídico**. Cuando se unen dos aminoácidos, se forma un **dipéptido**; una cadena más larga de aminoácidos es un **polipéptido**. Una proteína consta de una o más cadenas polipeptídicas. Cada polipéptido tiene un grupo amino libre en un extremo y un grupo carboxilo libre (del último aminoácido de la cadena) en el otro extremo. Los demás grupos amino y carboxilo de los monómeros de aminoácido (excepto los de las cadenas laterales) forman parte de los enlaces peptídicos. El proceso de síntesis de los polipéptidos se analiza en el capítulo 13.

Un polipéptido puede contener cientos de aminoácidos, unidos entre sí en un orden lineal específico. La cadena polipeptídica incluye la secuencia repetitiva

N—C—C—N—C—C—N—C—C

más todos los demás átomos, *excepto los que se encuentran en los grupos* R. Los grupos *R* de los aminoácidos son extensiones de dicho esqueleto o cadena carbonada.

Es posible un número casi infinito de variedades de moléculas proteínicas, que difieren entre sí en cantidad, tipos y secuencias de aminoácidos que contienen. Los 20 tipos de aminoácidos que se encuentran en las proteínas se podrían considerar como las letras de un alfabeto proteínico; cada proteína es una frase muy larga compuesta de letras de aminoácidos.

Las proteínas tienen cuatro niveles de organización

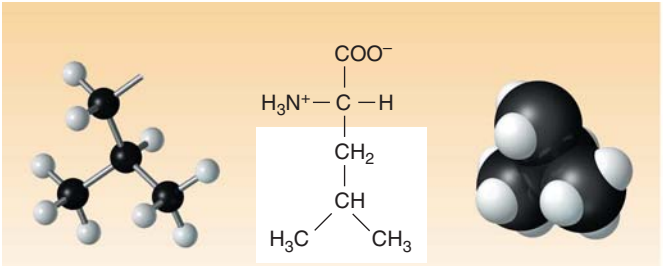
Las cadenas polipeptídicas que forman una proteína se pliegan para formar una macromolécula con una *conformación* o forma 3-D específica. Algunas cadenas polipeptídicas forman largas fibras. Las **proteínas globulares** están plegadas de forma muy compacta formando estructuras más o menos esféricas. Existe una relación muy estrecha entre la conformación de una proteína y su función. Por ejemplo, una enzima típica es una proteína globular con una forma determinada que le permite catalizar una reacción química específica. De manera similar, la forma de una hormona proteínica le permite unirse a los receptores en sus células objetivo (las células sobre las que actúa la hormona). Los científicos reconocen cuatro niveles de organización principales en las proteínas: primario, secundario, terciario y cuaternario.

La estructura primaria es la secuencia de aminoácidos

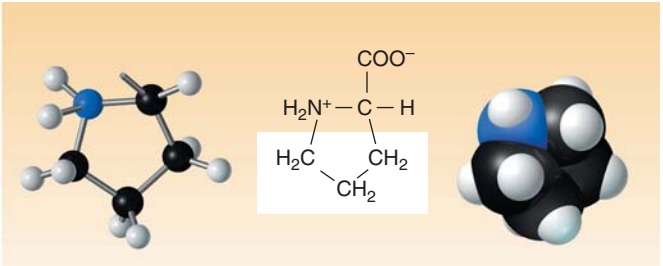
La secuencia de aminoácidos, unidos por enlaces peptídicos, es la **estructura primaria** de la cadena polipeptídica. Como se analiza en el capítulo 13, esta secuencia está determinada por las instrucciones de un gen. Utilizando métodos analíticos, los investigadores pueden determinar la secuencia exacta de aminoácidos de las moléculas de proteínas. Se conoce la estructura primaria de miles de proteínas. Por ejemplo, el glucagón, una hormona secretada por el páncreas, es un polipéptido pequeño que consiste en sólo 29 unidades de aminoácidos (**FIGURA 3-19**).

La estructura primaria siempre se representa en forma de "collar de perlas" simple y lineal. Sin embargo, la conformación global de una

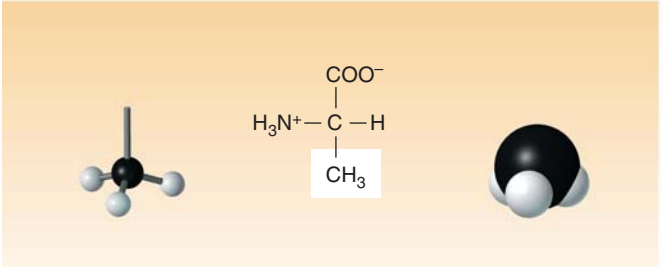
(a) No polares (apolares o sin carga, hidrófobos)



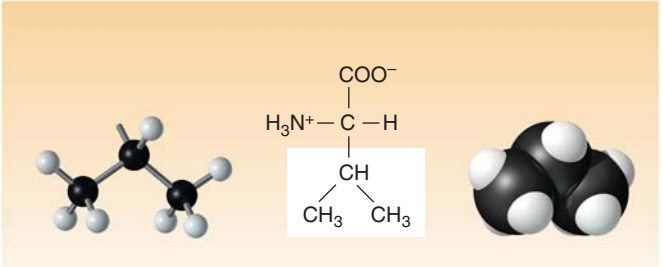
Leucina (Leu, L)



Prolina (Pro, P)

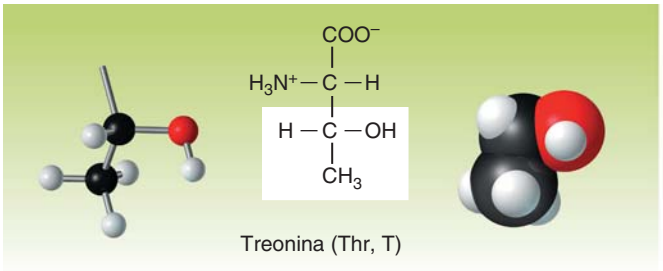


Alanina (Ala, A)

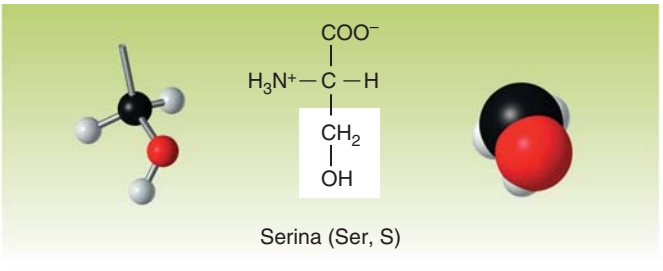


Valina (Val, V)

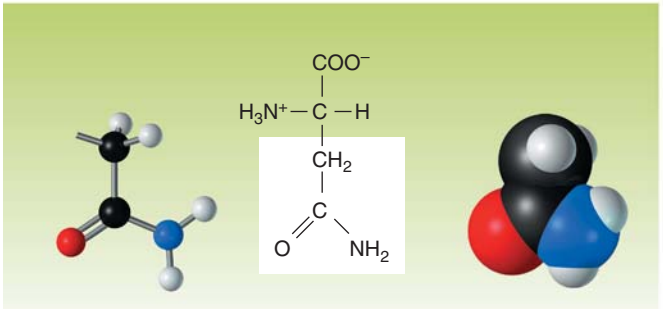
(b) Polares (con carga, hidrofílicos)



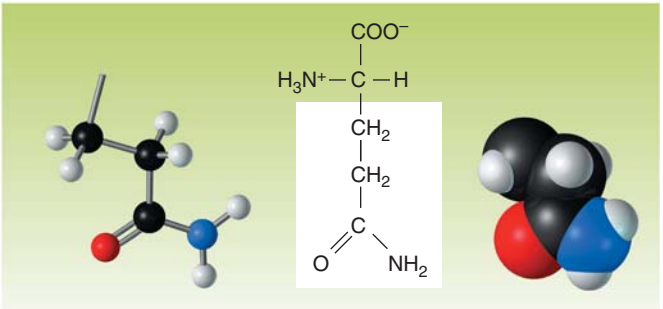
Treonina (Thr, T)



Serina (Ser, S)

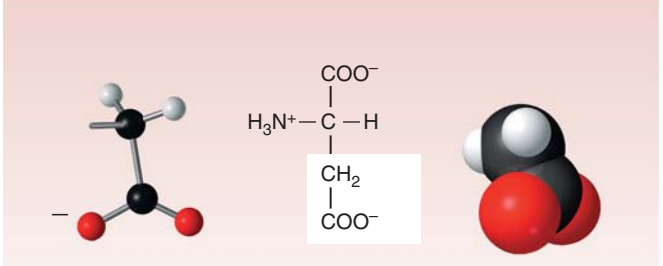


Asparagina (Asn, N)

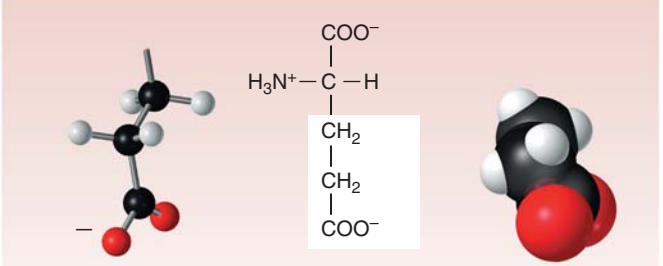


Glutamina (Gln, Q)

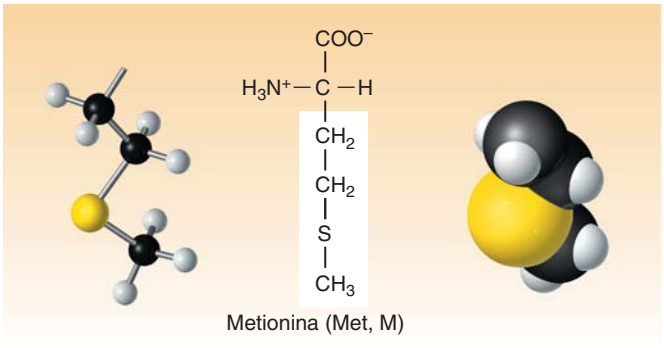
(c) Ácidos

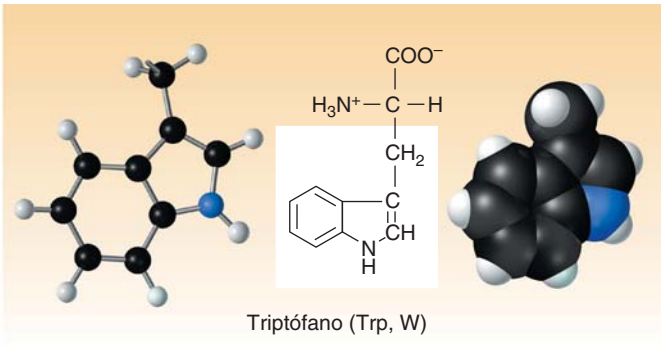


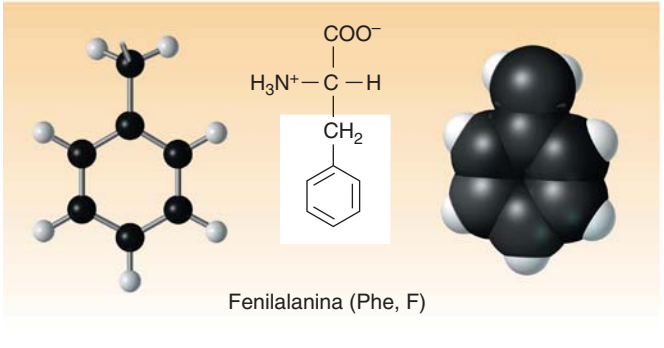
Ácido aspártico (Asp, D)

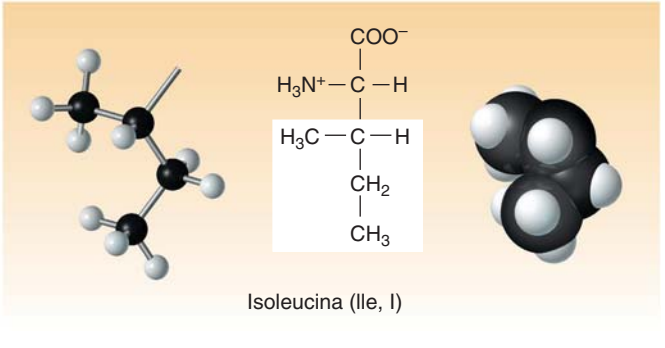


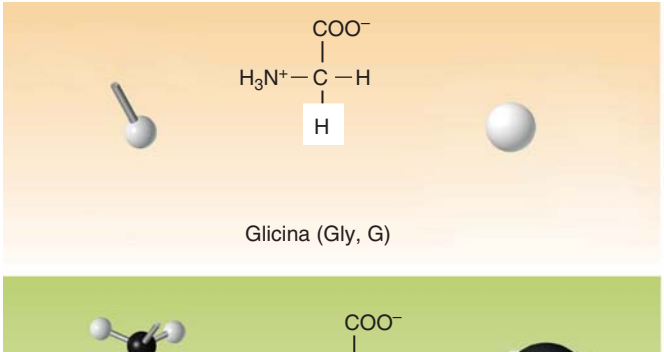
Ácido glutámico (Glu, E)

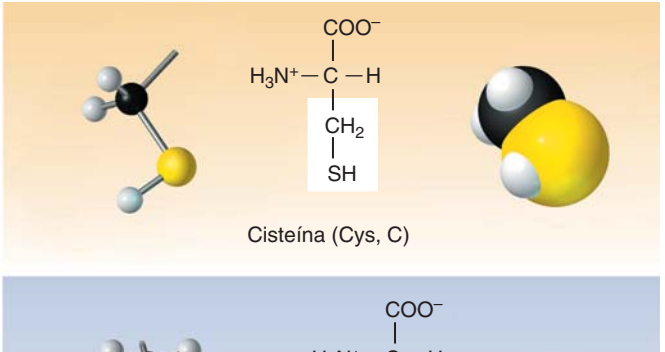


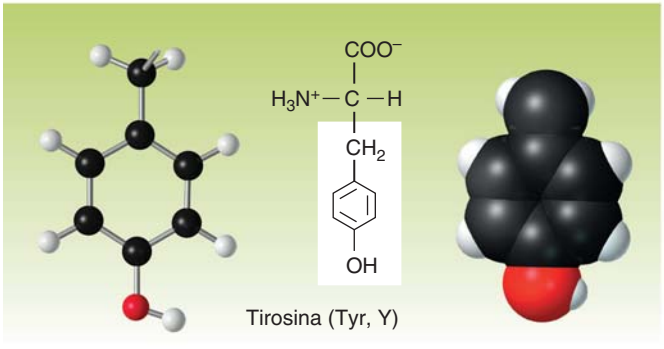


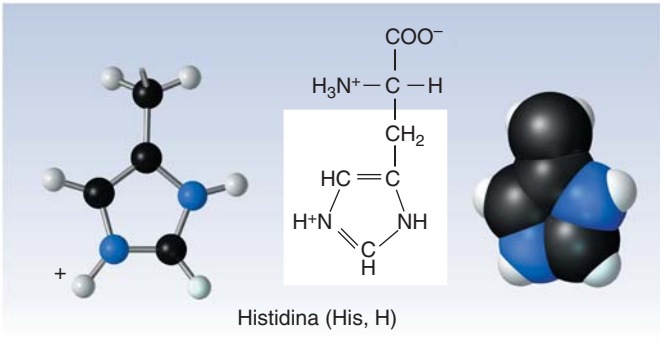




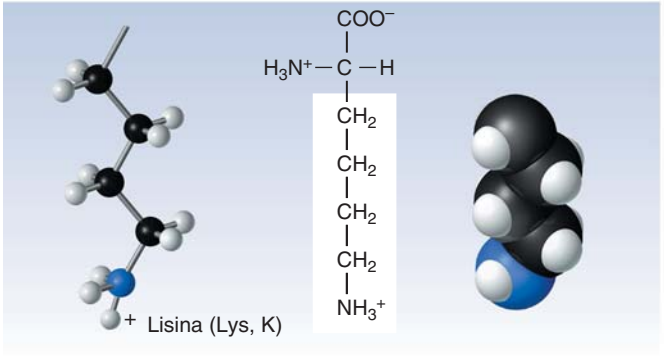








(d) Básicos



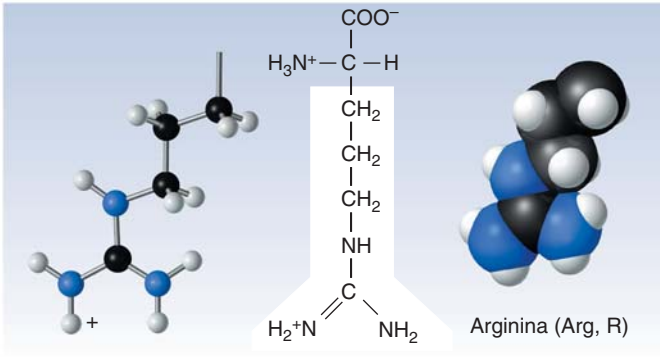


FIGURA 3-17 Los 20 aminoácidos comunes

(a) Los aminoácidos no polares tienen cadenas laterales que son relativamente hidrófobas, mientras que **(b)** los aminoácidos polares tienen cadenas laterales relativamente hidrofílicas. Los grupos carboxilo y amino están cargados eléctricamente al pH de la célula; por lo tanto, los aminoácidos **(c)** ácidos y **(d)** básicos son hidrofílicos. Entre paréntesis aparece la abreviatura convencional de tres y de una letra.

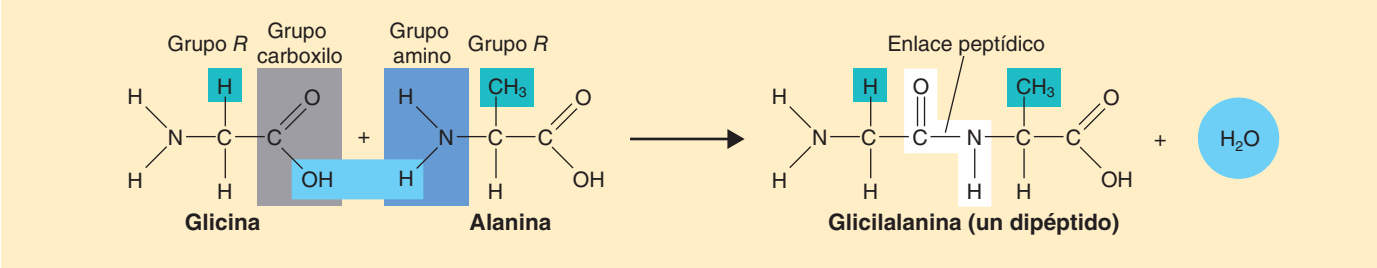


FIGURA 3-18 ***Animada*** **Enlaces peptídicos**

Un dipéptido se forma mediante una reacción de condensación, es decir, por la eliminación del equivalente de una molécula de agua proveniente del grupo carboxilo de un aminoácido y del grupo amino de otro. El enlace peptídico resultante es un enlace covalente carbono-nitrógeno. Observe que el carbono también es parte de un grupo carbonilo y que el nitrógeno también está unido covalentemente a un hidrógeno. Se pueden agregar más aminoácidos para formar una cadena polipeptídica larga con un grupo amino libre en un extremo y un grupo carboxilo libre en el otro.

proteína es mucho más compleja, ya que implica las interacciones entre los diversos aminoácidos que constituyen la estructura primaria de la molécula. Por lo tanto, los órdenes superiores de estructura (secundaria, terciaria y cuaternaria) derivan en última instancia de la secuencia específica de aminoácidos (estructura primaria).

La estructura secundaria es el resultado de los enlaces de hidrógeno en la cadena polipeptídica

Los polipéptidos presentan regiones con alguna de las formas regulares de la **estructura secundaria**, como la hélice-α y la lámina plegada-β. Las designaciones α y β se refieren simplemente al orden en el que estos dos tipos de estructuras secundarias se descubrieron. La estructura **hélice-α** es la región donde la cadena polipeptídica adquiere la forma de espiral helicoidal uniforme (**FIGURA 3-20a**). Esta estructura se forma y mantiene debido a la formación de enlaces de hidrógeno entre los aminoácidos de cada una de las vueltas o giros sucesivos de la espiral.

Cada enlace de hidrógeno se forma entre un oxígeno, con carga parcial negativa y un hidrógeno, con carga parcial positiva. El oxígeno hace parte del grupo carboxilo de un aminoácido y el hidrógeno hace parte del grupo amino del aminoácido, ubicado cada cuarta posición de la cadena polipeptídica. Así, en cada vuelta completa de la hélice hay 3.6 aminoácidos. Cada aminoácido en una hélice-α realiza enlaces de hidrógeno de esta forma.

La hélice-α es la unidad estructural básica de algunas proteínas fibrosas, como la lana, el pelo, la piel y las uñas. La elasticidad de estas fibras se debe a una combinación de factores físicos (la forma helicoidal) y químicos (los enlaces de hidrógeno). Aunque los enlaces de hidrógeno mantienen la estructura helicoidal, éstos pueden romperse permitiendo que las fibras se estiren al aplicarles tensión (como ocurre de forma análoga, al estirar un cable de teléfono). Cuando la tensión se libera, las fibras se vuelven a enrollar y se forman de nuevo los enlaces de hidrógeno. Esto explica por qué el cabello se pueda estirar hasta cierto punto y luego regresa a su longitud original.

En la **lámina plegada-β**, los enlaces de hidrógeno se forman entre cadenas polipeptídicas diferentes, o en una misma cadena polipeptídica que se dobla hacia atrás sobre sí misma en distintas regiones (**FIGURA 3-20b**). Como se observa en la figura, cada cadena está completamente extendida; sin embargo, debido a que se pliega en zigzag, la "lámina" resultante tiene una conformación global plisada (muy parecida a una hoja de papel que se ha plegado para formar un abanico). Aunque esta estructura es resistente y flexible, no es elástica, ya que la distancia entre los plegamientos es fija y está determinada por los fuertes enlaces covalentes de las cadenas polipeptídicas. La fibroína, la proteína de la seda, se caracteriza por una estructura en lámina plegada β, al igual que la parte central de muchas proteínas globulares.

No es raro que una sola cadena polipeptídica presente tanto regiones en hélice-α como regiones en lámina plegada-β. Las propiedades de algunos materiales biológicos se deben a estas combinaciones. La red de las arañas, por ejemplo está compuesta de un material extremadamente fuerte, flexible y elástico. Una vez más se observa la acción conjunta de función y estructura, ya que estas propiedades derivan del hecho de que la seda de araña es una combinación de proteínas que presentan conformaciones en hélice-α (que le dan elasticidad) y otras con lámina plegada-β (que le dan resistencia).

La estructura terciaria depende de interacciones entre cadenas laterales

La **estructura terciaria** de una molécula proteínica corresponde a la forma global que toma por cada una de sus cadenas polipeptídica(**FIGURA 3-21**). Esta estructura 3-D está determinada por cuatro factores principales, que implican interacciones entre los grupos R (cadenas laterales) de la misma cadena polipeptídica. En estas interacciones se incluyen

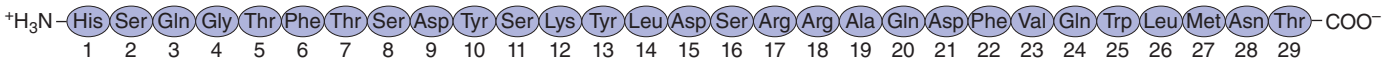
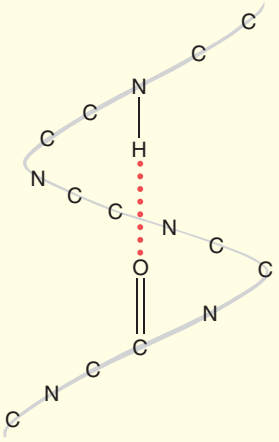
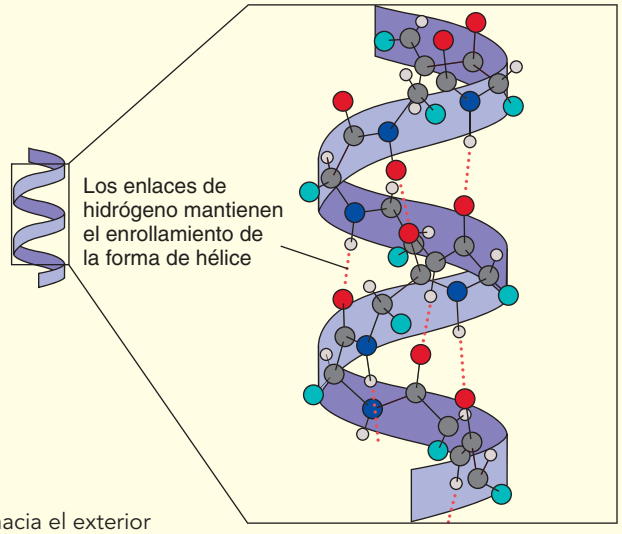


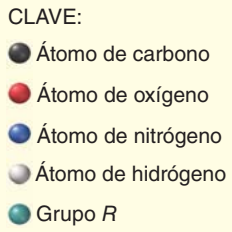
FIGURA 3-19 **Estructura primaria de un polipéptido**

El glucagón es un polipéptido muy pequeño constituido por 29 aminoácidos. La secuencia lineal de aminoácidos se representa por medio de óvalos donde se incluye su nombre abreviado (vea la figura 3-17).

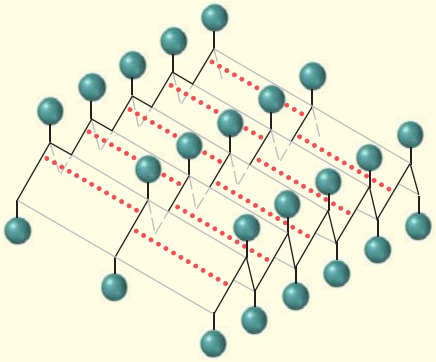
PUNTO CLAVE La forma de la estructura secundaria es muy regular.

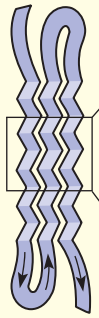


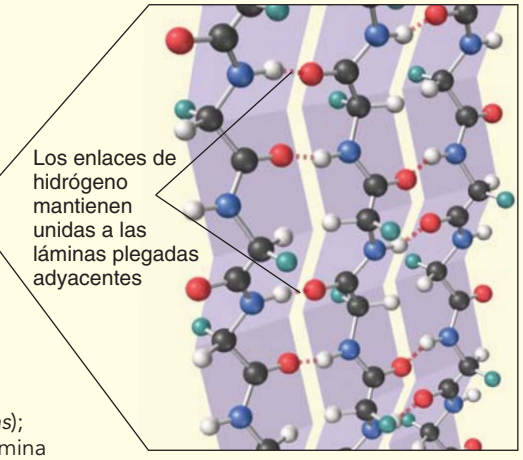




(a) En una hélice-α los grupos *R* se proyectan hacia el exterior de la cadena polipeptídica (Los grupos *R* se han omitido en el diagrama simplificado de la izquierda).







(b) Una lámina plegada-β se forma cuando una cadena polipeptídica se pliega hacia atrás sobre sí misma (*flechas*); la mitad de los grupos *R* se proyecta por encima de la lámina y la otra mitad hacia abajo.

FIGURA 3-20 ***Animada*** **Estructura secundaria de una proteína**

tanto las débiles (enlaces de hidrógeno, enlaces iónicos e interacciones hidrófobas) como los enlaces covalentes fuertes.

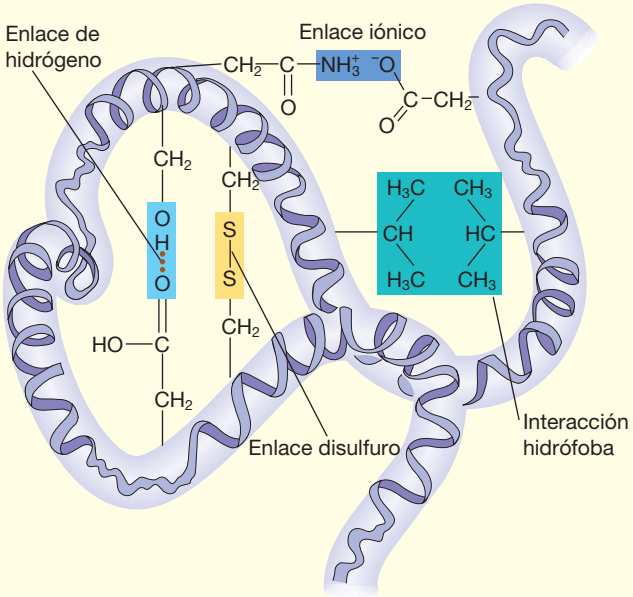
1. Los enlaces de hidrógeno que se forman entre los grupos *R* de ciertas subunidades de aminoácidos.
2. Los enlaces iónicos que pueden ocurrir entre el grupo *R* de un aminoácido con carga positiva y el grupo *R* de otro aminoácido con carga negativa.
3. Las interacciones hidrófobas que resultan por la tendencia de los grupos *R* no polares, al ser excluidos por el agua circundante, causando su asociación y orientación hacia el interior de la estructura globular.
4. Los *enlaces* covalentes *disulfuro* o *puentes disulfuro* (—S—S—), que unen los átomos de azufre de cada dos subunidades de cisteína presentes en la misma cadena. Un puente disulfuro se forma cuando reaccionan los grupos sulfhídrilo de dos cisteínas; eliminan los dos hidrógenos y los dos átomos de azufre que quedan forman un enlace covalente.

La estructura cuaternaria es el resultado de las interacciones entre polipéptidos

Muchas proteínas funcionales están compuestas de dos o más cadenas polipeptídicas, que interactúan entre sí de manera específica para formar la molécula biológicamente activa. La **estructura cuaternaria** es la estructura 3-D resultante. Los mismos tipos de interacciones que producen las estructuras secundaria y terciaria contribuyen también a la estructura cuaternaria; entre ellas se incluyen los enlaces de hidrógeno, enlaces iónicos, interacciones hidrófobas y puentes disulfuro.

Por ejemplo, una molécula de anticuerpo funcional está compuesta de cuatro cadenas polipeptídicas unidas por puentes disulfuro (vea el capítulo 45).

PUNTO CLAVE La estructura terciaria depende de las interacciones entre las cadenas laterales.



(a) Los enlaces de hidrógeno, los enlaces iónicos, las interacciones hidrófobas y los puentes disulfuro entre grupos *R* mantienen las partes de la molécula en una forma determinada.

Jane Richardson

(b) En esta ilustración, las regiones hélice-α se representan con cintas en espiral moradas, las láminas plegadas-β, por cintas anchas de color verde y la conexión entre regiones, por cintas estrechas marrones. Las interacciones entre los grupos *R*, que dan estabilidad a los pliegues y dobleces que le dan a la molécula su conformación global (estructura terciaria) se representan en amarillo. Esta proteína es la ribonucleasa bovina A.

FIGURA 3-21 ***Animada*** **Estructura terciaria de una proteína**

Los puentes disulfuro son una característica común de los anticuerpos y de otras proteínas secretadas por las células. Estos fuertes enlaces estabilizan las moléculas en el ambiente extracelular.

La hemoglobina, proteína responsable del transporte de oxígeno en los eritrocitos, es un ejemplo de proteína globular con estructura cuaternaria (**FIGURA 3-22a**). La hemoglobina consta de 574 aminoácidos dispuestos en cuatro cadenas polipeptídicas: dos cadenas idénticas entre sí llamadas *cadenas alfa* y otras dos *cadenas beta*, también iguales entre sí.

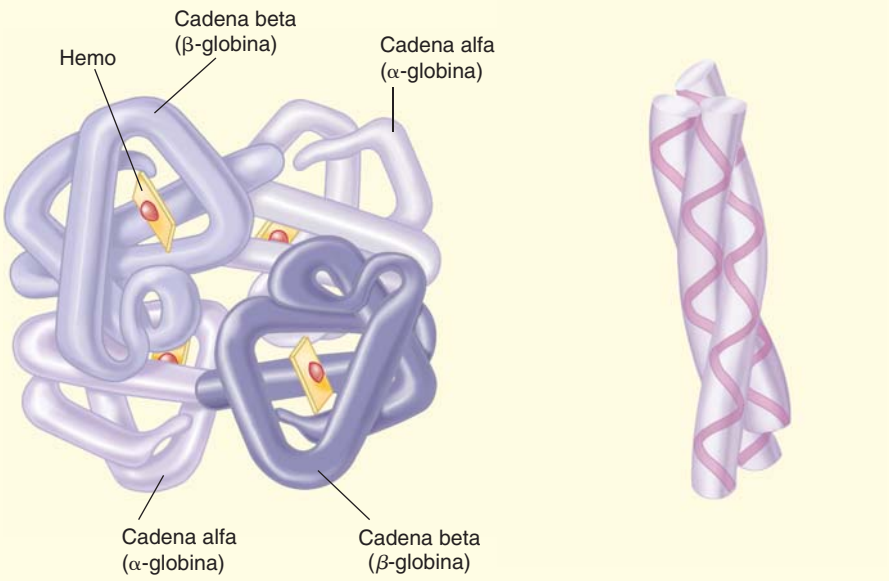
El colágeno, mencionado previamente, tiene una estructura cuaternaria de tipo fibroso, que permite funcionar como el tejido animal de mayor resistencia. Está compuesto por tres cadenas polipeptídicas enrolladas entre sí que se unen mediante enlaces cruzados entre sus aminoácidos (**FIGURA 3-22b**).

La secuencia de aminoácidos de una proteína determina su conformación

En 1972, el científico norteamericano Christian B. Anfinsen obtuvo el Premio Nobel de Química por sus estudios en desdoblamiento de proteínas, los cuales demostraron que al menos bajo condiciones experimentales definidas *in vitro* (fuera de la célula viva), un polipéptido puede de manera espontánea experimentar un proceso que produce su conformación funcional normal. A partir del trabajo pionero de Anfinsen, muchos investigadores estudiaron diferentes proteínas y utilizaron una variedad de métodos muy sofisticados, reunieron evidencias que apoyan la conclusión ampliamente mantenida de que la secuencia de aminoácidos es lo que determina en última instancia la conformación de la proteína.

Sin embargo, debido a que las condiciones *in vivo* (dentro de la célula) son muy distintas de las condiciones definidas en el laboratorio las proteínas no siempre se pliegan de manera espontánea. Al contrario, los científicos han descubierto que las proteínas conocidas como **carabinas moleculares** median en el plegamiento de otras moléculas proteínicas. Se piensa que estas carabinas moleculares contribuyen a que el proceso de plegamiento sea más ordenado y eficaz, e impiden que las proteínas parcialmente plegadas se agreguen de manera incorrecta. Sin embargo, no hay indicios de que las carabinas moleculares determinen en realidad el patrón de plegamiento. Por esta razón, la existencia de estas proteínas no es un argumento contra la idea de que la secuencia de aminoácidos determine la conformación.

PUNTO CLAVE **Las proteínas con dos o más cadenas polipeptídicas presentan la estructura cuaternaria.**



(a) La hemoglobina, una proteína globular, consta de cuatro cadenas polipeptídicas, cada una de ellas unida a una molécula que contiene hierro, un hemo.

(b) El colágeno, una proteína fibrosa, consiste de tres largas cadenas polipeptídicas de conformación helicoidal, que se pliegan entre sí formando una sola hebra de forma también helicoidal.

FIGURA 3-22 Estructura cuaternaria de una proteína

La conformación de las proteínas determina su función

La estructura global de una proteína ayuda a determinar su actividad biológica. Una sola proteína puede tener más de una región estructural diferente, cada una de las cuales es llamada un **dominio**, con su propia función. Muchas proteínas son modulares, es decir, consisten en dos o más dominios globulares, que se conectan por las regiones menos compactas de la cadena polipeptídica.

Cada dominio puede tener una función distinta. Por ejemplo, una proteína puede tener un dominio por el que se une a una membrana y otro que actúa como enzima. La actividad biológica de una proteína puede alterarse por un cambio en la secuencia de aminoácidos que da como resultado un cambio en su conformación. Por ejemplo, la enfermedad genética conocida como *anemia de células falciformes*, se debe a una mutación que hace que el ácido glutámico de la posición 6 (el sexto aminoácido desde el extremo amino terminal) se sustituya por valina en la cadena beta de la hemoglobina. La sustitución del ácido glutámico (cuya cadena lateral tiene carga) por valina (con cadena lateral no polar) hace que la hemoglobina sea menos soluble y más propensa a formar estructuras cristaloides. Esta alteración de la hemoglobina afecta a los eritrocitos, que cambian a la forma de luna creciente u hoz que caracteriza a la enfermedad (vea la figura 16-8).

Los cambios en la estructura 3-D de una proteína pueden afectar su actividad biológica. Cuando una proteína se calienta, se somete a cambios significativos de pH o trata con ciertas sustancias químicas, su estructura se desorganiza y los plegamientos de las cadenas peptídicas se deshacen dando lugar a una conformación más aleatoria. Este desdoblamiento, debido sobre todo a la rotura de enlaces de hidrógeno y iónicos, se acompaña normalmente de una pérdida del funcionamiento normal. Estos cambios de forma y la pérdida de actividad biológica que los acompaña se llaman *desnaturalización* de la proteína.

Por ejemplo, una enzima desnaturalizada perdería su capacidad para catalizar una reacción química. Un ejemplo cotidiano de desnaturalización es el que ocurre cuando se fríe un huevo. La consistencia de la proteína de la clara del huevo, conocida como *albúmina*, se hace sólida. La desnaturalización suele ser irreversible (no se puede "desfreír" un huevo). Sin embargo, en condiciones específicas, algunas proteínas desnaturalizadas se han hecho volver a su forma y actividad biológica originales cuando se restauran las condiciones ambientales normales.

La conformación de una proteína se estudia por diversos métodos

La arquitectura de una proteína se puede determinar directamente mediante diversos tipos de análisis, como los estudios de difracción de rayos X que se analizan en el capítulo 12. Ya que estos estudios son largos y costosos, los investigadores han desarrollado procedimientos alternativos, que dependen en gran medida de las enormes bases de datos generadas por el Proyecto Genoma Humano e iniciativas relacionadas.

Actualmente la estructura primaria de una proteína se puede determinar con rapidez mediante la aplicación de técnicas de ingeniería genética (descritas en el capítulo 15) y con el uso de tecnología sofisticada como la espectrometría de masas. Los investigadores utilizan estos datos de secuencias de aminoácidos para predecir los niveles de estructura superiores de la proteína. Como se puede observar, las cadenas laterales interaccionan en formas relativamente predecibles, por ejemplo, a través de enlaces iónicos y de hidrógeno. Además, es más probable que regiones con ciertos tipos de cadenas laterales formen hélices-α o láminas plegadas-β. Los programas de computación hacen estas predicciones, pero a menudo son imprecisos debido a las muchas combinaciones posibles de patrones de plegamiento.

Las computadoras son una parte esencial de otra estrategia. Una vez que se ha determinado la secuencia de aminoácidos de un polipéptido, los investigadores utilizan las computadoras para buscar en las bases de datos, polipéptidos de secuencias similares. Si ya se han determinado las conformaciones de cualquiera de estos polipéptidos o partes por difracción de rayos X y otras técnicas, esta información se puede extrapolar para realizar correlaciones similares entre la secuencia de aminoácidos y la estructura 3-D de la proteína que se está investigando. Estas predicciones son más fiables dado que se agrega más información cada día a las bases de datos.

Las proteínas mal plegadas están implicadas en las enfermedades humanas

Los estudios sobre mecanismos de plegamiento de proteínas, y sobre la relación entre la actividad de una proteína y su conformación, son cada vez más importantes en medicina. Por ejemplo, como se analiza en el capítulo 24, la enfermedad de las vacas locas y las enfermedades relacionadas en los seres humanos y otros animales son causadas por proteínas mal plegadas llamadas *priones*. Otras enfermedades graves en las que las proteínas mal plegadas juegan un papel importante son la enfermedad de Alzheimer (vea el capítulo 41) y la enfermedad de Huntington (vea el capítulo 16).

Repaso

- Dibuje la fórmula estructural de un aminoácido simple. ¿Cuál es la importancia del grupo carboxilo, del grupo amino y del grupo *R*?
- ¿Cómo influye la estructura primaria de un polipéptido en las estructuras secundaria y terciaria?

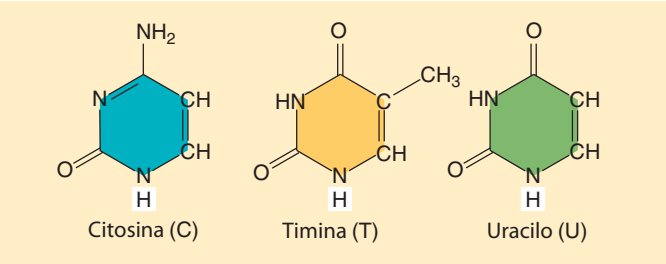
3.5 ÁCIDOS NUCLEICOS

OBJETIVO DE APRENDIZAJE

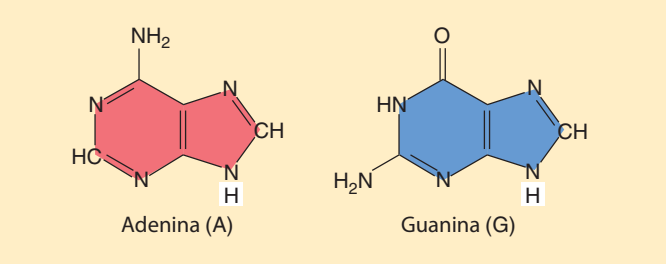
10 Describir los componentes de un nucleótido. Diferenciar los ácidos nucleicos y sus nucleótidos y describir la importancia de estos compuestos en los seres vivos.

Los **ácidos nucleicos** transmiten la información hereditaria y determinan qué proteínas produce una célula. En las células se encuentran dos tipos de ácidos nucleicos: el ácido desoxirribonucleico y el ácido ribonucleico. El **ácido desoxirribonucleico (ADN)** es el componente de los genes, el material hereditario de la célula, y contiene instrucciones para la síntesis de todas las proteínas y de todo el ARN que necesita el organismo. El **ácido ribonucleico (ARN)** participa en el proceso de unión de aminoácidos para formar polipéptidos. Algunos tipos de ARN, conocidos como **ribozimas**, pueden incluso actuar como catalizadores biológicos específicos. Como las proteínas, los ácidos nucleicos son moléculas grandes y complejas. El nombre *ácido nucleico* refleja el hecho de que son ácidos y fueron identificados primero por el bioquímico suizo Friedrich Miescher, en 1870, en los núcleos de células de pus.

Los ácidos nucleicos son polímeros de **nucleótidos**, unidades moleculares que consisten en (1) un azúcar de cinco átomos de carbono, ya sea **desoxirribosa** (en el ADN) o **ribosa** (en el ARN); (2) uno o más grupos fosfato, que hacen ácida a la molécula, y (3) una base nitrogenada, compuesto anular que contiene nitrógeno. La base nitrogenada puede ser una **purina** de doble anillo o una **pirimidina** de un solo anillo (**FIGURA 3-23**). El ADN por lo general contiene las purinas **adenina (A)** y **guanina (G)**, las pirimidinas **citosina (C)** y **timina (T)**, el azúcar desoxirribosa y el fosfato. El ARN contiene las purinas adenina y guanina y las pirimidinas citosina y **uracilo (U)**, junto con el azúcar ribosa y el fosfato. Las moléculas de ácidos nucleicos se componen de cadenas lineales de nucleótidos, unidas por **enlaces fosfodiéster**, cada uno formado por un grupo fosfato y los enlaces covalentes que lo unen a los azúcares de nucleótidos adyacentes (**FIGURA 3-24**). Observe que cada nucleótido está definido por su base específica, y que los nucleótidos se pueden unir en cualquier secuencia. Una molécula de ácido nucleico está definida de manera exclusiva por su secuencia específica de nucleótidos, lo que constituye una especie de código (vea el capítulo 13). Mientras que el ARN suele estar constituido por una cadena de nucleótidos, el ADN se compone de dos cadenas que permanecen juntas por enlaces de hidrógeno y enrolladas una alrededor de la otra en una doble hélice (vea la figura 1-7).



(a) Pirimidinas. Las tres principales bases de pirimidina que se encuentran en los nucleótidos son citosina, timina (sólo en el ADN) y uracilo (sólo en el ARN).



(b) Purinas. Las dos principales bases de purina que se encuentran en los nucleótidos son adenina y guanina.

FIGURA 3-23 ***Animada*** **Componentes de los nucleótidos**
Los hidrógenos indicados por los recuadros blancos se eliminan cuando la base se une a un azúcar.

Algunos nucleótidos son importantes en las transferencias de energía y en otras funciones celulares

Además de su importancia como subunidades del ADN y ARN, los nucleótidos cumplen otras funciones primordiales en las células. El **trifosfato de adenosina (ATP)**, que se compone de adenina, ribosa y tres grupos fosfato (vea la figura 7-5), es de gran importancia como la principal "moneda energética" en todas las células (vea el capítulo 7). Los dos grupos fosfato terminales se unen al nucleótido por medio de enlaces covalentes. Tradicionalmente, estos enlaces se indican por líneas onduladas, que indican que el ATP puede transferir un grupo fosfato a otra molécula, haciéndola más reactiva. De esta forma el ATP puede donar parte de su energía química. La mayor parte de la energía química fácilmente accesible de las células se asocia con los grupos fosfato del ATP. Al igual que el ATP, el **trifosfato de guanosina (GTP)**, un nucleótido que contiene la base guanina, puede trasladar energía al transferir un grupo fosfato y también participa en la señalización celular (vea el capítulo 6).

Un nucleótido puede asumir una forma alternativa con funciones celulares específicas. Por ejemplo, el ATP, que se convierte en **monofosfato de adenosina (cíclico AMP o cAMP)** por la enzima adenililciclasa (**FIGURA 3-25**). El cíclico AMP regula ciertas funciones celulares,

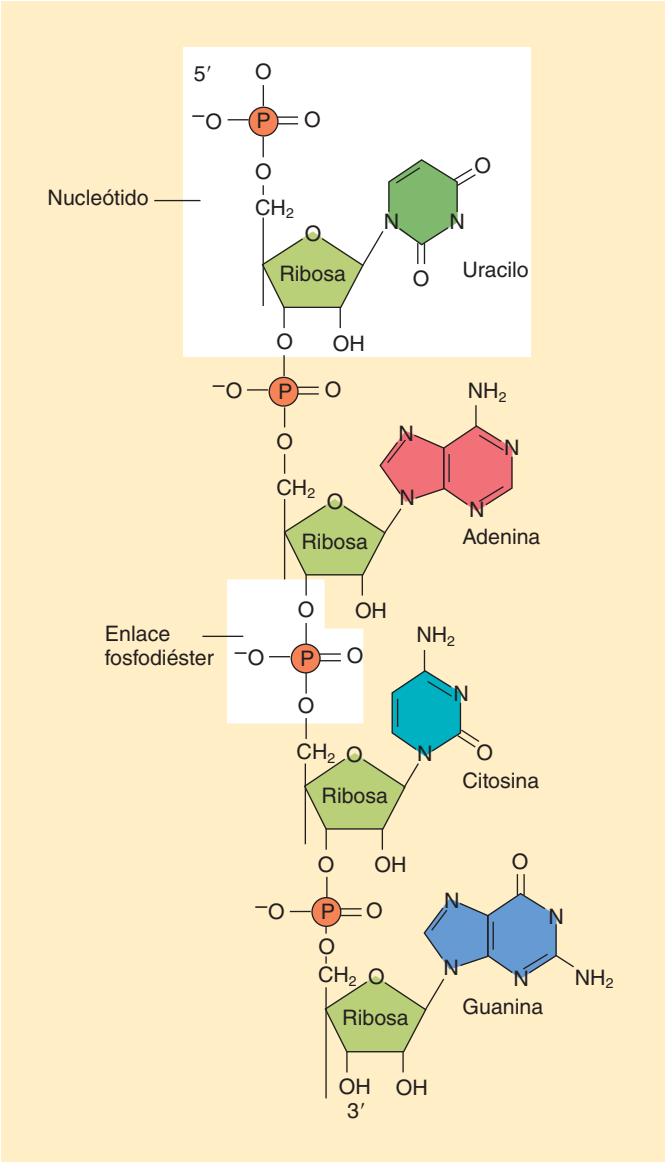


FIGURA 3-24 ARN, un ácido nucleico
Nucleótidos, cada uno con una base específica, se unen por medio de enlaces fosfodiéster.

como la señalización celular, y es importante en el mecanismo de acción de algunas hormonas. Una molécula relacionada, **monofosfato de guanosina cíclico (cGMP)**, también participa en ciertos procesos de señalización celular.

Las células contienen varios dinucleótidos, que son de gran importancia en los procesos metabólicos. Por ejemplo, como se analiza en el

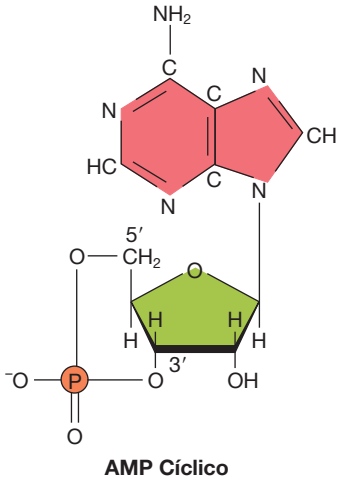


FIGURA 3-25 Monofosfato de adenosina cíclico
El fosfato sólo es parte de un anillo de conexión de dos regiones de la ribosa.

capítulo 7, el **dinucleótido de nicotinamida y adenina** tiene una función primordial en las reacciones de oxidación y reducción biológica en las células. Puede existir en forma oxidada (**NAD^+**), que se convierte a la forma reducida (**NADH**) cuando acepta electrones (en asociación con el hidrógeno; vea la figura 7-7). Estos electrones, junto con su energía, se pueden transferir a otras moléculas.

Repaso

- ¿Cómo se relaciona la estructura de un nucleótido con su función?

3.6 IDENTIFICACIÓN DE LAS MOLÉCULAS BIOLÓGICAS

OBJETIVO DE APRENDIZAJE

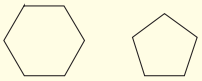
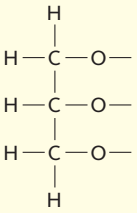
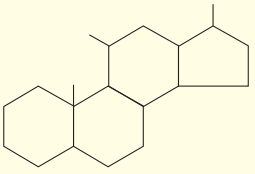
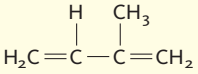
11 Comparar las funciones y la composición química de los principales grupos de compuestos orgánicos: carbohidratos, lípidos, proteínas y ácidos nucleicos.

Aunque podría parecer que las clases de moléculas biológicas constituyen un conjunto caótico, es posible aprender a distinguirlas con facilidad si se entienden sus atributos principales. Éstos se resumen en la **TABLA 3-3**.

Repaso

- ¿Cómo se puede distinguir un azúcar pentosa de un azúcar hexosa? ¿Un disacárido de un esterol? ¿Un aminoácido de un monosacárido? ¿Un fosfolípido de un triacilglicerol? ¿Una proteína de un polisacárido? ¿Un ácido nucleico de una proteína?

TABLA 3-3 Clases de compuestos orgánicos biológicamente importantes

Clases y elementos que lo componen	Descripción	Cómo reconocerlos	Función principal en los sistemas vivos
Carbohidratos C, H, O	Cada molécula contiene aproximadamente una proporción de 1:C 2:H 1:O (considerando la pérdida de átomos de oxígeno e hidrógeno cuando se unen las unidades o monómeros de azúcar en los ácidos nucleicos y las glucoproteínas)	Cuente los átomos de carbono, hidrógeno y oxígeno	Combustible celular; almacenamiento de energía; componente estructural de la pared celular de las plantas; componente de otros compuestos, como los ácidos nucleicos y las glucoproteínas
	1. *Monosacáridos* (azúcares sencillos). Moléculas principalmente con cinco átomos de carbono (pentosas) como la ribosa, o con seis carbonos (hexosas), como glucosa y fructosa	Busque las formas anulares: 	Fuente de energía celular; constituyentes de otros compuestos
	2. *Disacáridos*. Dos azúcares unidos por un enlace glucosídico, como la maltosa y la sacarosa	Cuente las unidades de azúcar	Constituyente de otros compuestos; forma de azúcar transportado en plantas
	3. *Polisacáridos*. Muchas unidades de azúcar vinculadas por enlaces glucosídicos, como glucógeno y celulosa	Cuente las unidades de azúcar	Forma de almacenamiento de energía; componente estructural de la pared celular de las plantas
Lípidos C, H, O **(a veces N, P)**	Contienen mucho menos oxígeno en relación con el carbono e hidrógeno en los carbohidratos		Almacenamiento de energía; combustible o fuente de energía celular en las células, componentes celulares y aislante térmico
	1. *Grasas y aceites*. Combinación de glicerol con uno a tres ácidos grasos. El monoacilglicerol contiene un ácido graso; el diacilglicerol contiene dos ácidos grasos; y el triacilglicerol, tres ácidos grasos. Si los ácidos grasos poseen enlaces dobles entre átomos de carbono (C═C), se dice que están insaturados; de lo contrario están saturados	Busque el glicerol en un extremo de la molécula: 	Fuente de energía celular y forma de almacenamiento de energía
	2. *Fosfolípidos*. Se componen de glicerol unido a uno o dos ácidos grasos y a una base orgánica que contiene fósforo	Busque el glicerol y la cadena lateral que contiene fósforo y nitrógeno.	Componentes de membranas celulares
	3. *Esteroides*. Moléculas complejas que contienen átomos de carbono dispuestos en cuatro anillos entrelazados (de los cuales tres anillos contienen seis átomos de carbono cada uno y el cuarto anillo contiene cinco)	Busque cuatro anillos unidos: 	Algunos cumplen funciones de regulación hormonal (ejemplo las hormonas sexuales); otros como el colesterol son componentes de las membranas celulares, y los derivados del colesterol como las sales biliares y la vitamina D participan en otros procesos biológicos
	4. *Carotenoides*. Pigmentos naranjas y amarillos que consisten en unidades de isopreno	Busque unidades isopreno 	Convertidos en retinol (importante en la fotorrecepción) y vitamina A
Proteínas C, H, O, N (frecuentemente también contienen S)	Uno o más polipéptidos (cadenas de aminoácidos) enrollados o plegados en formas características	Busque las unidades de aminoácidos unidas por enlaces C—N	Funcionan como enzimas, componentes estructurales, proteínas musculares, hemoglobina
Ácidos nucleicos C, H, O, N, P	Esqueleto o cadena carbonada que se compone de pentosa y grupos fosfato alternos, desde los cuales se proyectan las bases nitrogenadas. El ADN contiene el azúcar desoxirribosa y las bases guanina, citosina, adenina y timina. El ARN se forma del azúcar ribosa y las bases guanina, citosina, adenina y uracilo. Cada subunidad molecular, llamada nucleótido, consiste en una pentosa, un grupo fosfato y una base nitrogenada	Busque un esqueleto o armazón de pentosa-fosfato. El ADN forma una doble hélice	Almacenamiento, transmisión y expresión de la información genética; importantes en la transferencia de energía, la señalización celular, y otros aspectos del metabolismo

RESUMEN: ENFOQUE EN LOS OBJETIVOS DE APRENDIZAJE

3.1 *(página 47)*

1 Describir las propiedades del carbono que lo convierten en el componente principal de los compuestos orgánicos.

- Cada átomo de carbono forma cuatro enlaces covalentes hasta con otros cuatro átomos; estos enlaces son sencillos, dobles o triples. Los átomos de carbono forman cadenas lineales, ramificadas o en forma de anillos. El carbono forma enlaces covalentes con un mayor número de elementos distintos, que cualquier otro tipo de átomo.

2 Definir el término *isómero* y distinguir entre los tres tipos principales de isómeros.

- Los **isómeros** son compuestos que tienen la misma fórmula molecular, pero estructura diferente.
- Los **isómeros estructurales** difieren en el arreglo o disposición de los enlaces covalentes de sus átomos. Los **isómeros geométricos** o *cis-trans*, difieren en el arreglo o disposición espacial de sus átomos. Los **enantiómeros** son pares de isómeros con imágenes especulares uno de otro. Las células pueden distinguir estas configuraciones.

3 Identificar los principales grupos funcionales presentes en los compuestos orgánicos y describir sus propiedades.

- Los **hidrocarburos**, son compuestos orgánicos formados sólo de carbono e hidrógeno, no polares e **hidrófobos**. El **grupo metilo** es un ejemplo.
- Los grupos funcionales polares e iónicos interactúan entre sí y son **hidrofílicos**. Las cargas parciales de los átomos en el extremo de un enlace, son responsables de la polaridad de cada grupo funcional. Los grupos **hidroxilo** y **carbonilo** son polares.
- Los **grupos carboxilo** y **fosfato** son ácidos y adquieren carga negativa cuando liberan iones hidrógeno. El **grupo amino** es básico y adquiere carga positiva cuando acepta un ion hidrógeno.

4 Explicar la relación entre polímeros y macromoléculas.

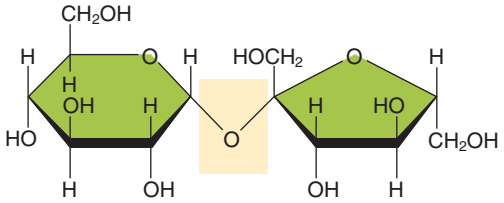
- Las cadenas largas de **monómeros** (compuestos orgánicos similares), unidos entre sí por medio de **reacciones de condensación** se denominan **polímeros**. Los polímeros grandes como polisacáridos, proteínas y ADN se denominan **macromoléculas**. Se pueden degradar mediante **reacciones de hidrólisis**.

CENGAGENOW™ **Aprenda más acerca de condensación y reacciones de hidrólisis haciendo clic en la figura en CengageNOW.**

3.2 *(página 51)*

5 Distinguir entre monosacáridos, disacáridos y polisacáridos. Comparar los polisacáridos de almacenamiento con los polisacáridos estructurales.

- Los **carbohidratos** contienen carbono, hidrógeno y oxígeno a una proporción aproximada de un átomo de carbono por dos de hidrógeno y uno de oxígeno. Los **monosacáridos** son azúcares simples, como la glucosa, la fructosa y la ribosa. Dos monosacáridos unidos a través de un **enlace glucosídico** forman un **disacárido**, como maltosa o sacarosa.



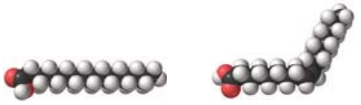
- La mayoría de los carbohidratos son **polisacáridos**, cadenas largas de unidades repetidas de un azúcar sencillo. Los carbohidratos por lo general se almacenan en las plantas en forma de almidón y en los animales como **glucógeno**. Las paredes celulares de las células vegetales se componen en su mayor parte del polisacárido estructural **celulosa**.

CENGAGENOW™ **Aprenda más acerca de almidón y celulosa haciendo clic en la figura en CengageNOW.**

3.3 *(página 56)*

6 Distinguir entre grasas, fosfolípidos y esteroides y describir la composición, características y funciones biológicas de cada uno

- Los **lípidos** se componen principalmente de regiones que contienen hidrocarburos, presentan pocos grupos funcionales oxigenados (polares o iónicos). Los lípidos poseen consistencia oleaginosa y son relativamente insolubles en agua.
- El **triacilglicerol**, es la forma principal de almacenamiento de grasas de los organismos, consiste en una molécula de **glicerol** combinada con tres **ácidos grasos**. Los **monoacilgliceroles** y los **diacilgliceroles** contienen uno o dos ácidos grasos, respectivamente. Un ácido graso puede estar **saturado** con hidrógeno o **insaturado.**



- Los **fosfolípidos** son componentes estructurales de las membranas celulares. Un fosfolípido consiste en una molécula de glicerol unida por un extremo a dos ácidos grasos y por el otro a un grupo fosfato, unido a su vez con un compuesto orgánico como la colina.
- Las moléculas de **esteroides** contienen átomos de carbono dispuestos en cuatro anillos unidos entre sí. El colesterol, las sales biliares y determinadas hormonas son esteroides importantes.

CENGAGENOW™ **Aprenda más acerca del triacilglicerol y otros lípidos haciendo clic en la figura en CengageNOW.**

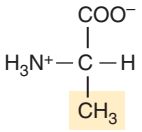
3.4 *(página 60)*

7 Dar una descripción general de la estructura y funciones de las proteínas.

- Las **proteínas** son macromoléculas complejas que se componen de subunidades más sencillas llamadas **aminoácidos**, unidas por **enlaces peptídicos**. La combinación de dos aminoácidos constituye un **dipéptido.** Una cadena más larga de aminoácidos es un **polipéptido**. Las proteínas son la clase más versátil de moléculas biológicas con diversas funciones, como **enzimas**, componentes estructurales y reguladores celulares.
- Las proteínas se componen de diversas secuencias lineales de 20 aminoácidos distintos.

CENGAGENOW™ **Aprenda más acerca de aminoácidos y enlaces péptidos haciendo clic en la figura en CengageNOW.**

8 Describir las características que comparten todos los aminoácidos y explicar cómo éstos se agrupan en clases en función de las características de sus cadenas laterales.



- Todos los aminoácidos contienen un grupo amino y otro carboxilo. Los aminoácidos se diferencian en sus cadenas laterales, de las que dependen sus propiedades químicas (no polares, polares, ácidos o básicos). Los aminoácidos por lo general son iones dipolares al pH de la célula y funcionan como amortiguadores biológicos importantes.

9 Distinguir entre los cuatro niveles de organización de las moléculas proteínicas.

- La **estructura primaria** es la secuencia lineal de los aminoácidos en la cadena polipeptídica.
- La **estructura secundaria** es una conformación regular, como la **hélice-α** o la **lámina plegada-β**; se debe a la formación de enlaces de hidrógeno entre los aminoácidos de la cadena polipeptídica.
- La **estructura terciaria** es la forma global de las cadenas polipeptídicas, que depende de las propiedades químicas e interacciones de las cadenas laterales de aminoácidos específicos. Los enlaces de hidrógeno, los enlaces iónicos, las interacciones hidrófobas y los puentes disulfuro contribuyen a la estructura terciaria.
- La **estructura cuaternaria** se determina por la asociación de dos o más cadenas polipeptídicas.

CENGAGENOW™ **Aprenda más acerca de la estructura de una proteína haciendo clic en la figura en CengageNOW.**

3.5 *(página 68)*

10 Describir los componentes de un nucleótido. Mencionar algunos ácidos nucleicos y nucleótidos y describir la importancia de estos compuestos en los seres vivos.

- Los **ácidos nucleicos ADN** y **ARN**, son cadenas largas de subunidades o monómeros de nucleótidos; almacenan y transfieren información que especifica la secuencia de aminoácidos de las proteínas y, finalmente, la estructura y función del organismo.
- Los **nucleótidos** se componen por una base nitrogenada **purina** (de dos anillos), o **pirimidina** (de un anillo), un azúcar de cinco carbonos (**ribosa** o **desoxirribosa**) y uno o más grupos fosfato.
- El **ATP (trifosfato de adenosina)** es un nucleótido de especial importancia en el metabolismo energético, en el que también participa el **NAD^+**, a través de su función como aceptor de electrones (hidrógeno) en las reacciones de oxidación y reducción biológicas.

3.6 *(página 69)*

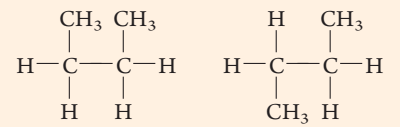
11 Comparar las funciones y la composición química de los principales grupos de compuestos orgánicos: carbohidratos, lípidos, proteínas y ácidos nucleicos.

- Revisar la tabla 3-3.

EVALÚE SU COMPRENSIÓN

1. La estructura del átomo de carbono es particularmente adecuada para constituir el esqueleto o cadena carbonada de las moléculas orgánicas porque (a) puede formar tanto enlaces covalentes como enlaces iónicos (b) sus enlaces covalentes están dispuestos de manera muy irregular en el espacio tridimensional (c) sus enlaces covalentes son los enlaces químicos más fuertes que se conocen (d) puede unirse a una gran variedad de átomos de otros elementos (e) todos los enlaces que forma son polares

2. Las estructuras que se ilustran a continuación son (a) enantiómeros (b) diferentes formas de representar la misma molécula (c) isómeros geométricos (*cis-trans*) (d) tanto isómeros geométricos como enantiómeros (e) isómeros estructurales



3. ¿Cuál de las siguientes moléculas es no polar? (a) agua, H_2O (b) amoniaco, NH_3 (c) metano, CH_4 (d) etano, C_2H_6 (e) más de una de las anteriores

4. El proceso de síntesis por el cual los monómeros se unen covalentemente es (a) la hidrólisis (b) la isomerización (c) la condensación (d) el enlace glucosídico (e) el enlace éster

5. Un monosacárido clasificado como azúcar aldehído contiene (a) un grupo carboxilo terminal (b) un grupo carboxilo interno (c) un grupo carbonilo terminal (d) un grupo carbonilo interno (e) un grupo carboxilo terminal y un grupo carbonilo interno

6. Los polisacáridos estructurales normalmente (a) tienen abundantes enlaces de hidrógeno entre moléculas adyacentes (b) son mucho más hidrofílicos que los polisacáridos de almacenamiento (c) tienen enlaces covalentes mucho más fuertes que los de polisacáridos de almacenamiento (d) constan de subunidades alternas de α-glucosa y β-glucosa (e) forman estructuras helicoidales en la célula

7. Los ácidos grasos saturados se llaman así porque están saturados con (a) hidrógeno (b) agua (c) grupos hidroxilo (d) glicerol (e) enlaces dobles

8. Los ácidos grasos en los fosfolípidos y triacilgliceroles interactúan entre sí mediante (a) puentes disulfuro (b) interacciones de van der Waals (c) enlaces covalentes (d) enlaces de hidrógeno (e) los ácidos grasos no interaccionan entre sí

9. ¿Cuál de las siguientes parejas de grupos laterales ácidos de los aminoácidos se asociaría con mayor probabilidad, mediante un enlace iónico?

   1. $—CH_3$
   2. $—CH_2—COO^-$
   3. $—CH_2—CH_2—NH_3^+$
   4. $—CH_2—CH_2—COO^-$
   5. $—CH_2—OH$

   (a) 1 y 2 (b) 2 y 4 (c) 1 y 5 (d) 2 y 5 (e) 3 y 4

10. ¿Cuáles de los siguientes niveles de estructura proteínica se pueden ver afectados por enlaces de hidrógeno? (a) primaria y secundaria (b) primaria y terciaria (c) secundaria, terciaria y cuaternaria (d) primaria, secundaria y terciaria (e) primaria secundaria, terciaria y cuaternaria

11. ¿Cuál de las siguientes asociaciones entre grupos *R* son las más fuertes? (a) interacciones hidrófobas (b) enlaces de hidrógeno (c) enlaces iónicos (d) enlaces peptídicos (e) puentes de disulfuro

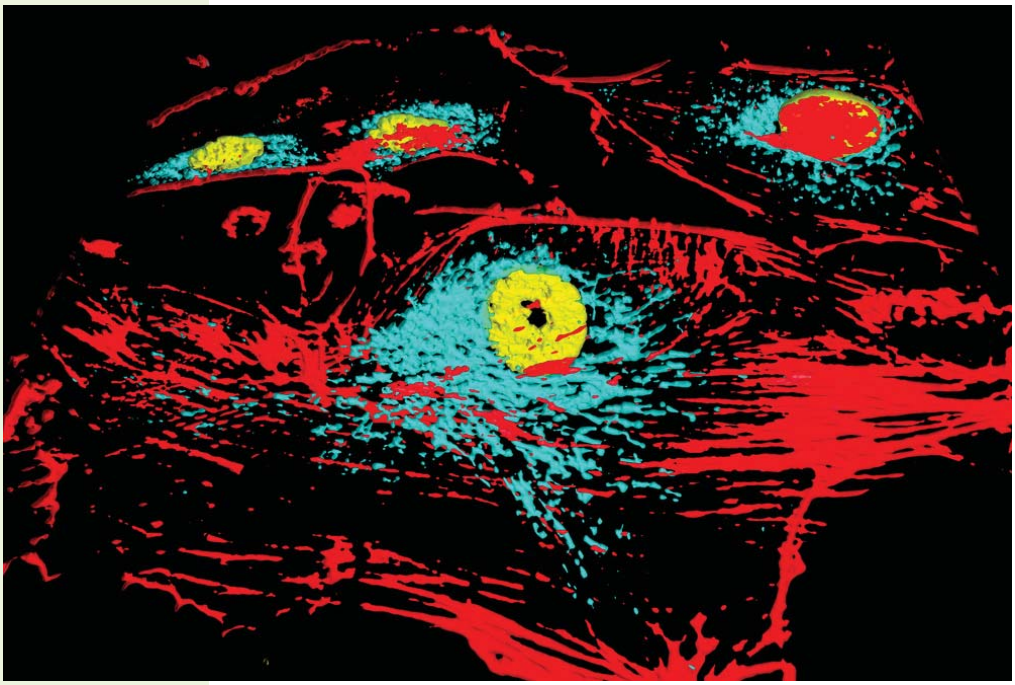
12. En las moléculas de ADN y ARN, cada enlace fosfodiéster incluye un fosfato unido por enlaces covalentes a (a) dos bases (b) dos azúcares (c) dos fosfatos adicionales (d) un azúcar, una base y un fosfato (e) un azúcar y una base

PENSAMIENTO CRÍTICO

1. Al igual que el oxígeno, el azufre forma dos enlaces covalentes. Sin embargo, es mucho menos electronegativo. De hecho, es aproximadamente tan electronegativo como el carbono. ¿Cómo se alterarían las propiedades de diversas clases de moléculas biológicas si se sustituyen todos los átomos de oxígeno por átomos de azufre?
2. Los enlaces de hidrógeno y las interacciones de van der Waals son mucho más débiles que los enlaces covalentes, sin embargo, son vitales para los organismos. ¿Por qué?
3. **VÍNCULO CON LA EVOLUCIÓN.** ¿Qué semejanzas bioquímicas presentan todas las especies? ¿Por qué? Identifique algunas formas en las que las especies puedan diferir bioquímicamente unas de otras. ¿Por qué?
4. **VÍNCULO CON LA EVOLUCIÓN.** El número total de secuencias de aminoácidos posibles en una cadena polipeptídica es asombroso. Dado que hay 20 aminoácidos, podría haber en forma potencial 20^{100} secuencias de aminoácidos diferentes (un número increíblemente grande sólo para polipéptidos de tan solo 100 unidades de aminoácidos. Sin embargo, el número real de polipéptidos diferentes que se dan en los organismos es sólo una pequeñísima fracción de este número. ¿Por qué?
5. **VÍNCULO CON LA EVOLUCIÓN.** Cada aminoácido podría existir potencialmente como uno de dos enantiómeros posibles, conocidos como la forma D o la forma L (con base en el arreglo de los grupos unidos al carbono α asimétrico). Sin embargo, en todos los organismos, las proteínas sólo presentan L-aminoácidos. ¿Qué sugiere esto acerca de la evolución de las proteínas?

CENGAGENOW™ **Preguntas adicionales están disponibles en CengageNOW en www.cengage.com/login.**

4 Organización de la célula



© Heiti Paves/Shutterstock

El citoesqueleto. Célula de la arteria pulmonar de un bovino. Amarillo: núcleo; rojo = microfilamentos; azul = mitocondria.

CONCEPTOS CLAVE

4.1 La célula es la unidad básica de la vida; su organización y tamaño son críticos para el mantenimiento de la homeostasis y su tamaño y forma se adaptan para cumplir esta función.

4.2 Los biólogos estudian las células utilizando microscopios y técnicas bioquímicas tales como el fraccionamiento celular.

4.3 A diferencia de las células procariotas, las células eucariotas tienen membranas internas que forman compartimentos, permitiendo a la célula realizar actividades especializadas dentro de cada una de estas pequeñas áreas separadas (orgánulos).

4.4 En las células eucariotas, la información genética codificada en la molécula de ADN se localiza en el núcleo, el cual es normalmente el orgánulo celular más prominente.

4.5 Entre los principales orgánulos en el citoplasma están los ribosomas, donde se sintetizan las proteínas; el retículo endoplásmico y el complejo de Golgi, donde se realizan otros procesos en las proteínas; así como las mitocondrias y los cloroplastos donde la energía se convierte de una forma a otra.

4.6 El citoesqueleto es un armazón interno dinámico que está implicado en diversos tipos de movimiento celular.

4.7 La mayoría de las células eucariotas están rodeadas por una envoltura; además, muchas células animales presentan una matriz extracelular; las células de la mayoría de las bacterias, arqueas, hongos y plantas están rodeados por una pared celular.

La célula es la unidad más pequeña que puede realizar todas las actividades asociadas con la vida. Cuando se les proporcionan los nutrientes esenciales y un ambiente adecuado, algunas células pueden mantenerse vivas y crecer en el laboratorio durante muchos años. Por el contrario, ninguna parte aislada de una célula es capaz de supervivencia mantenida. Conforme lea este capítulo, recuerde el análisis de sistemas biológicos del capítulo 1. Aunque se describen los componentes individuales de las células se analizará cómo estos componentes trabajan en conjunto, generando sistemas biológicos dentro de la célula. La célula en sí misma es un sistema biológico muy complicado, donde grupos de células conforman tejidos, órganos y organismos. Cada uno de éstos es un sistema biológico.

Todos los procariotas y muchos protistas y hongos consisten en una sola célula (son unicelulares), mientras que la mayoría de las plantas y animales están compuestos por millones de células (son pluricelulares). Las células son los bloques o unidades de construcción de los organismos multicelulares complejos. Aunque en esencia todas las células son similares, también son extraordinariamente diversas y versátiles. Ellas se modifican en una variedad de formas para realizar funciones especializadas.

La célula está compuesta por una gran variedad de iones, moléculas inorgánicas y orgánicas, donde se incluye el agua, sales, carbohidratos, lípidos, proteínas y ácidos nucleicos. Estas moléculas se organizan para formar las estructuras de la célula y sus rutas bioquímicas. La información genética se almacena en moléculas de ADN y se replica fielmente. Esta información se transmite a cada nueva generación de células durante la

división celular. La información contenida en el ADN codifica proteínas específicas que, a su vez, determinan la estructura y función celular.

Las células intercambian materiales y energía con el entorno. Todas las células vivas necesitan una o más fuentes de energía, pero raramente la célula obtiene energía en una forma que se pueda utilizar inmediatamente. La célula convierte la energía de una forma en otra, y esa energía se utiliza para realizar varias actividades, que abarcan desde el trabajo mecánico a la síntesis química. Las células convierten la energía que ingresa en ellas en formas más cómodas o fáciles de manejar, por lo general en adenosina trifosfato o trifosfato de adenosina (ATP), que es una molécula de energía química almacenada (vea el capítulo 3).

Tanto las reacciones químicas que convierten energía de una forma a otra como los mecanismos para transferir información son en esencia iguales en todas las células, desde las bacterias hasta las células de organismos multicelulares como las plantas y animales. Estas similitudes sugieren relaciones evolutivas.

Gracias a los avances de la tecnología moderna, los biólogos celulares utilizan herramientas cada vez más sofisticadas en sus investigaciones para entender mejor la estructura y funcionamiento de las células. Por ejemplo, la investigación del citoesqueleto (el esqueleto de la célula), actualmente un área de investigación activa y excitante, se ha visto potenciada considerablemente por los avances en microscopia electrónica. En la microfotografía anterior se observa la amplia distribución de microtúbulos de las células. Los microtúbulos son componentes clave del citoesqueleto. Ayudan a mantener la forma de la célula, participan en el movimiento celular y facilitan el transporte de materiales dentro de la célula.

4.1 LA CÉLULA: UNIDAD BÁSICA DE LA VIDA

OBJETIVOS DE APRENDIZAJE

1. Describir la teoría celular y relacionarla con la evolución de la vida.
2. Resumir la relación entre la organización celular y la homeostasis.
3. Explicar la relación entre el tamaño de la célula y su homeostasis.

Las células son los bloques o unidades de construcción de los organismos celulares son ejemplos impresionantes de la unidad subyacente a todos los organismos vivos.

La teoría celular es un concepto unificador en biología

Dos científicos alemanes, el botánico Matthias Schleiden en 1838 y el zoólogo Theodor Schwann en 1839, usando el razonamiento inductivo concluyeron que todas las plantas y animales estaban formados por células. Estos investigadores utilizaron sus propias investigaciones y las de algunos otros científicos para obtener sus conclusiones. Posteriormente, Rudolf Virchow, otro científico alemán, observó que las células se dividían y daban lugar a células hijas. En 1855, Virchow propuso que las células nuevas se forman sólo por la división de células previamente existentes. El trabajo de Schleiden, Schwann y Virchow contribuyó en gran medida al desarrollo de la **teoría celular**, el concepto unificador de que: (1) las células son las unidades básicas de organización y funcionamiento de la vida en todos los organismos y (2) que todas las células proceden de otras células.

Hacia 1880, otro biólogo alemán, August Weismann, agregó un importante corolario al concepto de Virchow indicando que se puede rastrear los antepasados de todas las células vivas actuales hasta tiempos ancestrales. La evidencia de que todas las células vivas tienen un origen común, la proporcionan las semejanzas básicas en su estructura y en las moléculas de las que están hechas. Cuando se examina una variedad de organismos diversos, desde los más simples como las bacterias hasta los más complejos como las plantas y animales, se encuentran semejanzas sorprendentes a nivel celular. Estudios cuidadosos de las características celulares compartidas ayudan a hacer un seguimiento de la historia evolutiva de diversos organismos y proporcionan convincentes evidencias de que todos los organismos vivos actuales tienen un origen común.

La organización de todas las células es básicamente semejante

La organización de las células y su reducido tamaño les permite mantener la **homeostasis**, es decir un entorno interno apropiado. Las células experimentan cambios constantes en su entorno, como las fluctuaciones en la concentración de sales, pH y temperatura, por tanto deben actuar continuamente para restablecer y mantener las condiciones internas que hacen posible el funcionamiento de sus mecanismos bioquímicos.

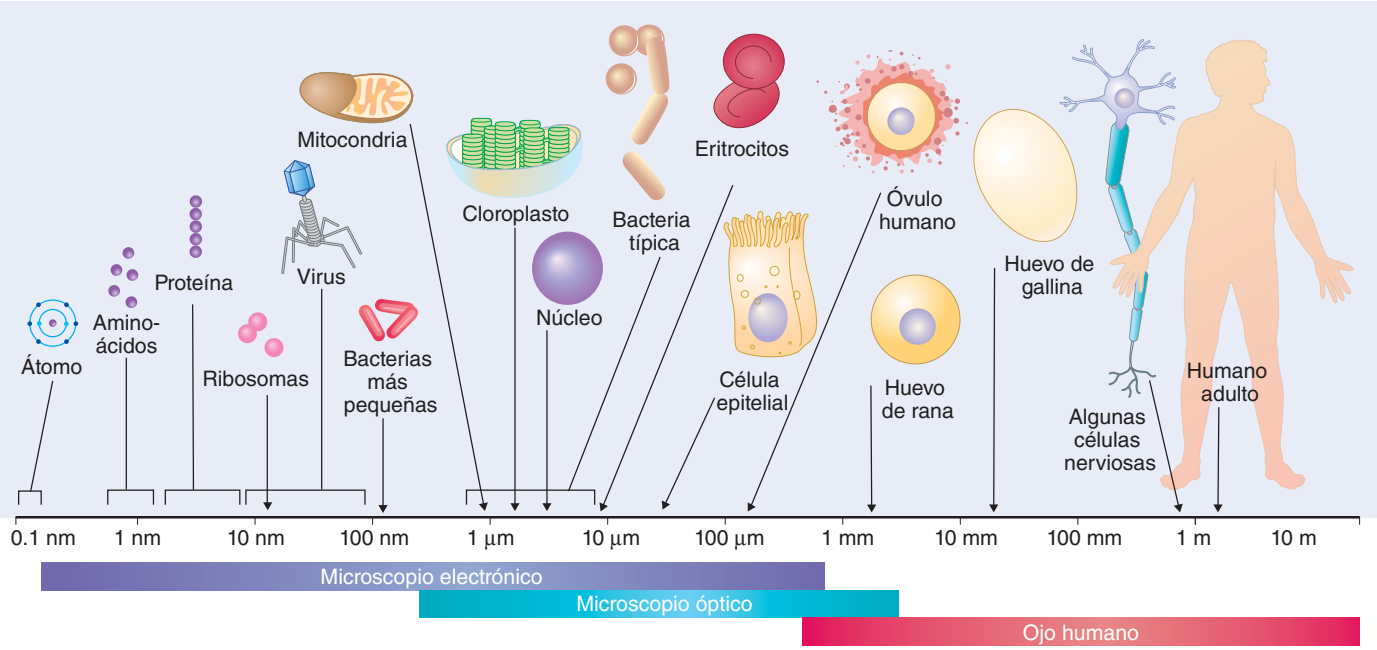
Para que la célula pueda mantener la homeostasis, su contenido debe estar separado del entorno exterior. La **membrana plasmática** es una estructura distintiva que rodea la superficie de todas las células, haciendo de cada una de ellas, un compartimento cerrado, cuya composición química es diferente de la del espacio exterior. Esta membrana funciona como una barrera selectiva entre el contenido celular y el entorno exterior. Las células intercambian materiales con el entorno, pueden acumular las sustancias que necesitan y almacenar energía.

La mayoría de las células tiene estructuras internas llamadas **orgánulos**, que se han especializado en realizar diferentes actividades metabólicas, como convertir la energía en formas utilizables, sintetizar los compuestos que necesita y fabricar las estructuras que permiten su funcionamiento y reproducción. Cada célula tiene instrucciones genéticas codificadas en su molécula de ADN, que se concentra en una región delimitada de la célula.

El tamaño celular es limitado

Aunque sus tamaños varían dentro de un amplio intervalo (**FIGURA 4-1**), la mayoría de las células son microscópicas y se deben medir en unidades muy pequeñas. La unidad básica de medida lineal en el sistema métrico (vea la cubierta interior del libro) es el metro (m), que es un poco más largo que una yarda. Un milímetro (mm) es 1/1000 de un metro y tiene aproximadamente la longitud del guión entre paréntesis (-). El micrómetro (μm) es la unidad más idónea para medir células. Un guión de 1 μm de largo es 1/1,000,000 (un millonésimo) de un metro o 1/1000 de un milímetro, demasiado corto para verlo a simple vista. La mayoría de las personas tiene dificultades para imaginar unidades que son demasiado pequeñas como para poderse ver, pero ayuda recordar que un micrómetro tiene la misma relación con un milímetro que este último con un metro (1/1000).

Aun siendo tan pequeño, el micrómetro es realmente demasiado grande para medir la mayoría de los componentes de la célula. Para este fin los biólogos utilizan el nanómetro (nm), que es 1/1,000,000,000 (un mil millonésimo) de un metro o 1/1000 de un micrómetro. Para sumergirse mentalmente en el mundo del nanómetro, recuerde que un milímetro es 1/1000 de un metro, un micrómetro es 1/1000 de un milímetro y un nanómetro es 1/1000 de un micrómetro.



Medidas		
1 metro	=	1000 milímetros (mm)
1 milímetro	=	1000 micrómetros (µm)
1 micrómetro	=	1000 nanómetros (nm)

FIGURA 4-1 Tamaño biológico y diversidad celular

Se puede comparar el tamaño relativo desde el nivel químico hasta el nivel de organismo utilizando una escala logarítmica (en múltiplos de 10). La longitud de las células procariotas, en la mayoría de las bacterias oscila normalmente entre 1 y 10 μm de longitud. La mayoría de las células eucariotas alcanza entre 10 y 30 μm de diámetro. Las mitocondrias tienen aproximadamente el tamaño de las bacterias más pequeñas, mientras que los cloroplastos en general son más grandes, con unos 5 μm de longitud. Los óvulos están entre las células más grandes. Aunque microscópicas, algunas células nerviosas son muy largas. Las células que se muestran aquí no están dibujadas a escala.

Algunas células especializadas de ciertas algas y animales son suficientemente grandes para ser observadas a simple vista. Un óvulo humano, por ejemplo, tiene aproximadamente 130 μm de diámetro o aproximadamente el tamaño del punto que aparece al final de esta frase. Las células más grandes son los huevos de las aves, pero son atípicas porque contienen altas reservas de alimento en la yema y la clara. La parte funcional de estas células es una pequeña masa sobre la superficie de la yema (blastodisco).

¿Por qué la mayoría de las células son tan pequeñas? Si consideramos todo lo que debe hacer una célula para mantener la homeostasis y crecer, puede que sea más fácil entender las razones de su pequeño tamaño. Una célula debe tomar nutrientes y otros materiales y deshacerse de sus propios productos de desecho generados en las reacciones metabólicas. Todo lo que entra o sale de una célula debe pasar a través de su membrana plasmática. La membrana plasmática contiene "bombas" y canales especializados con "puertas" que regulan selectivamente el paso de materiales hacia dentro o hacia fuera de la célula. La membrana plasmática debe ser suficientemente grande con respecto al volumen de la célula para contenerla y cumplir con las demandas de regulación del paso de material. Por lo que, un factor crítico para determinar el tamaño de una célula es la relación entre su área superficial (la membrana plasmática) y su volumen (**FIGURA 4-2**).

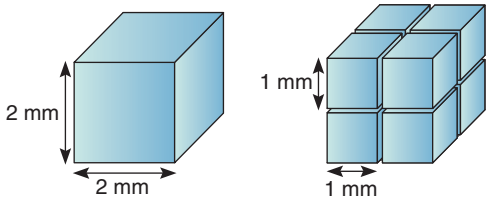
Conforme una célula se hace más grande, su volumen aumenta con mayor rapidez que el área superficial (su membrana plasmática), lo que efectivamente pone un límite superior al tamaño de la célula. Arriba de un tamaño crítico, las numerosas moléculas necesarias para la célula no se podrían transportar hasta su interior lo suficientemente rápido para satisfacer sus requerimientos. Además, la célula no sería capaz de regular la concentración de diversos iones ni exportar eficazmente sus residuos.

Ciertamente, no todas las células son esféricas o de forma cúbica. Debido a su forma, algunas células muy grandes presentan una relación entre el área superficial y el volumen relativamente favorable. De hecho, algunas variaciones en la forma celular representan una estrategia para aumentar la relación entre área superficial y volumen. Por ejemplo, muchas células vegetales grandes son largas y delgadas, lo que aumenta la relación área superficial-volumen. Algunas células, como las epiteliales que recubren el intestino delgado, son plegamientos de la membrana plasmática en forma de dedos (digitiformes), llamadas **microvellosidades**, que aumentan significativamente el área superficial para absorber nutrientes y otros materiales (vea la figura 47-10).

Otra razón que justifica el reducido tamaño de las células es que, una vez dentro, las moléculas deben ser transportadas hasta diferentes compartimentos donde se transforman. Ya que las células son pequeñas, las distancias que recorren las moléculas dentro de ellas son relativamente cortas, lo que acelera muchas actividades celulares.

El tamaño y la forma de la célula se adaptan a la función

El tamaño y la forma de las células se adaptan a las funciones particulares que realizan. Algunas células, como las amebas y los leucocitos, cambian



Área superficial (mm^2)	Área superficial = altura × ancho × número de lados × número de cubos	24 (2 × 2 × 6 × 1)	48 (1 × 1 × 6 × 8)
Volumen (mm^3)	Volumen = altura × ancho × longitud × número de cubos	8 (2 × 2 × 2 × 1)	8 (1 × 1 × 1 × 8)
Relación área superficial/volumen	Área superficial/volumen	3 (24:8)	6 (48:8)

FIGURA 4-2 Relación entre el área superficial-volumen

El área superficial de una célula debe ser suficientemente grande con respecto a su volumen para permitir el adecuado intercambio de materiales con el entorno. Aunque sus volúmenes son similares, ocho células pequeñas tienen mayor área superficial (membrana plasmática), en comparación con su volumen total que la que tiene una célula grande. En el ejemplo que se muestra, la relación entre el área superficial total y el volumen de ocho cubos de 1 mm de lado es el doble de la relación entre el área superficial y el volumen del único cubo grande.

de forma cuando se mueven. Los espermatozoides son células con largas colas, semejantes a látigos, llamadas *flagelos*, para la locomoción. Las células nerviosas presentan largas y delgadas prolongaciones, que les permiten transmitir mensajes a grandes distancias. En el cuerpo humano, estas prolongaciones pueden llegar a medir ¡hasta 1 m! Ciertas células epiteliales son casi rectangulares y se apilan como ladrillos o bloques de construcción para formar tejidos laminares. (El tejido epitelial cubre la superficie del cuerpo y el interior de las cavidades).

Repaso

- ¿Cómo contribuye la teoría celular a nuestro entendimiento de la evolución de la vida?
- ¿Cómo ayuda la membrana plasmática a mantener la homeostasis?
- ¿Por qué es importante la relación entre la superficie y el volumen de una célula, en la determinación de los límites del tamaño celular?

4.2 MÉTODOS PARA ESTUDIAR LAS CÉLULAS

OBJETIVO DE APRENDIZAJE

4 Describir los métodos que utilizan los biólogos para estudiar las células, como la microscopia y el fraccionamiento celular.

Una de las herramientas más importantes que usan los biólogos para estudiar las estructuras celulares es el microscopio. Utilizando un microscopio que él mismo fabricó, Robert Hooke, científico inglés, fue el primero en describir a las células en 1665 en su libro *Micrographia*. Hooke examinó un pedazo de corcho y dibujó y describió lo que vio. Hooke eligió el término célula porque el tejido le recordaba las pequeñas habitaciones en las que viven los monjes. Curiosamente, lo que Hooke vio no eran realmente células vivas, sino las paredes de las células del corcho muertas (**FIGURA 4-3a**). Mucho después los científicos reconocieron que el interior encerrado por las paredes es la parte importante de las células vivas.

Unos cuantos años después, inspirado por el descubrimiento y trabajo de Hooke, el naturalista holandés Antonie van Leeuwenhoek examinó células vivas con unas pequeñas lentes que había fabricado. Leeuwenhoek era un experto en el pulido de lentes y pudo ampliar imágenes más de 200 veces. Entre sus descubrimientos importantes están las bacterias, los protistas, las células de la sangre y los espermatozoides. Leeuwenhoek era un comerciante y no estaba formalmente preparado como científico. Sin embargo, su habilidad, curiosidad y diligencia a la hora de compartir sus descubrimientos con los científicos de la Royal Society, de Londres, dio a conocer la vida microscópica a los científicos de todo el mundo. Por desgracia, Leeuwenhoek no compartió sus técnicas y no fue hasta más de 100 años después, a finales del siglo XIX, cuando los microscopios se perfeccionaron lo suficiente para que los biólogos centraran seriamente su atención en el estudio de las células.

Los microscopios ópticos se utilizan para estudiar células teñidas o vivas

El **microscopio óptico (MO)**, el tipo utilizado por la mayoría de los estudiantes, consiste en un tubo con lentes de vidrio en cada extremo. Ya que contiene varias lentes, el microscopio óptico moderno se denomina *microscopio compuesto*. La luz visible pasa a través de la muestra que se está observando y por medio de las lentes. Las lentes refractan (desvían) la luz, ampliando la imagen. Las imágenes obtenidas con los microscopios ópticos se conocen como micrografías ópticas **(MO)**.

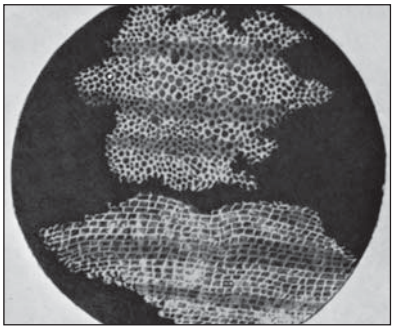
Dos características de un microscopio determinan la nitidez con la que se puede ver un objeto pequeño: el aumento y el poder de resolución. El **aumento** es la relación entre el tamaño de la imagen vista con el microscopio y el tamaño real del objeto. Los mejores microscopios ópticos normalmente amplían un objeto más de 2000 veces. La **resolución** o **poder de resolución**, es la capacidad para distinguir detalles finos en una imagen; se define como la distancia mínima entre dos puntos a la cual ambos se pueden ver por separado y no como un único punto borroso. El poder de resolución depende de la calidad de las lentes y de la longitud de onda de la luz de iluminación. Conforme disminuye la longitud de onda, la resolución aumenta.

La luz visible utilizada por los microscopios ópticos tiene longitudes de onda que oscilan de aproximadamente 400 nm (violeta) a 700 nm (rojo); esto limita la resolución de los microscopios ópticos a detalles no más pequeños que el diámetro de una célula bacteriana pequeña (aproximadamente 0.2 μm). A principios del siglo XX, se tuvo disponibilidad de versiones más refinadas del microscopio óptico.

El interior de muchas células es transparente y es difícil distinguir estructuras celulares específicas. Los químicos orgánicos y los físicos han contribuido en gran medida a la microscopia óptica al desarrollar técnicas de tinción de muestras biológicas e iluminación que mejoran el contraste en la imagen microscópica. Estas técnicas han habilitado a los biólogos para descubrir las diferentes estructuras celulares internas, los orgánulos. Des-

MÉTODO DE INVESTIGACIÓN

¿Por qué se utiliza? La mayoría de las células son demasiado pequeñas para ser estudiadas a simple vista. Los biólogos utilizan microscopios para ver las células y sus estructuras internas. Se han inventado diferentes tipos de microscopios. Aquí se observan microfotografías de *Paramecia* (un grupo de protistas ciliados) usando varios clases de microscopios ópticos.



From Hooke's *Micrographia* 1665

(a) Dibujo de las células de corcho, realizado por Robert Hooke.

Wim van Egmond/Visuals Unlimited

100 µm

(b) Campo claro o brillante (área pigmentada).

Wim van Egmond/Visuals Unlimited

100 µm

(c) Campo oscuro.

Michael Abbey/Photo Researchers

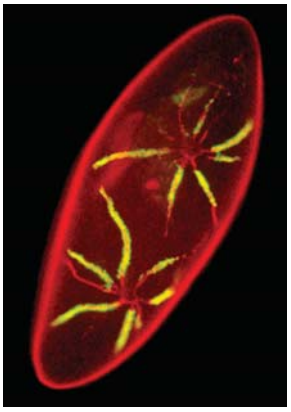
100 µm

(d) Contraste de fases.

M. I. Walker/Photo Researchers

100 µm

(e) Contraste de interferencia diferencial. Destaca las diferencias de densidad en diferentes regiones de la muestra (Nomarski).



Dennis Kunkel/Visuals Unlimited

100 µm

(f) Confocal (mejora el contraste tridimensional). La membrana plasmática y las vacuolas contráctiles están teñidas de rojo. Las bombas de protones asociadas con las vacuolas contráctiles están teñidas de amarillo.

¿Cómo se hace esto? Utilizando un microscopio rudimentario que él mismo construyó, Robert Hooke observó un delgado corte de corcho y dibujó lo que estaba viendo. Ahora los microscopios y técnicas más sofisticadas permiten a los biólogos ver las células con más detalle. En el microscopio óptico, un haz de luz pasa a través de la muestra que se está observando y a través de las lentes. Las lentes refractan la luz, ampliando la imagen. La microscopia de campo claro o brillante destaca las zonas pigmentadas naturalmente o por tinción, sobre un fondo claro; puede potenciarse mediante tinción. Los microscopios de contraste de fase y de contraste de interferencia diferencial amplían los detalles, aumentando las diferencias en la densidad óptica que se presentan en las distintas regiones de las células.

FIGURA 4-3 ***Animada*** Uso de microscopios ópticos

afortunadamente, la mayoría de los métodos utilizados en la preparación y tinción de células para su observación, también causan su muerte.

Ahora los biólogos pueden estudiar células vivas utilizando microscopios con sistemas ópticos especiales. En la *microscopia de campo claro*, la imagen se forma transmitiendo luz a través de la célula (u otra muestra) (**FIGURA 4-3b**). Debido al poco contraste los detalles de la estructura celular no son visibles. En la *microscopia de campo oscuro*, los rayos de luz se proyectan lateralmente y sólo entra luz dispersada por la muestra en las lentes. La célula se ve como un objeto brillante en un fondo oscuro (**FIGURA 4-3c**). No se necesita teñir la muestra.

La *microscopia de contraste de fase* y la *microscopia de contraste de interferencia diferencial de Nomarski* aprovechan las variaciones de densidad

óptica en el interior de la célula (**FIGURA 4-3d** y **e**); las cuales provocan diferencias en la forma en que varias regiones del citoplasma refractan (desvían) la luz. Por medio de estos microscopios, los científicos pueden observar células vivas en actividad, así como numerosas estructuras internas que cambian constantemente de forma y de localización.

Los biólogos celulares utilizan el *microscopio de fluorescencia* para detectar la localización de moléculas específicas en las células. Para ello, utilizan filtros que transmiten la luz emitida por las moléculas teñidas con colorantes fluorescentes. Los colorantes fluorescentes (similares a las pinturas que brillan con la luz negra) son moléculas que absorben energía luminosa de una determinada longitud de onda y entonces liberan parte de esa energía en forma de luz de una longitud de onda más larga. Estos colorantes se unen de forma específica al ADN o a moléculas proteínicas específicas. Las moléculas absorben luz ultravioleta y emiten luz de un color diferente. Las células se pueden teñir y se puede determinar la localización de las moléculas marcadas observando la fuente de luz fluorescente dentro de la célula. Normalmente los biólogos utilizan una molécula fluorescente conocida como proteína fluorescente verde (GFP por sus siglas en inglés) que es naturalmente producida por la medusa. La GFP es muy útil para observar proteínas específicas en células vivas.

Algunos colorantes fluorescentes se pueden unir químicamente a los anticuerpos, moléculas proteínicas importantes en la defensa interna. Los anticuerpos se unen a una región muy específica de una molécula en la superficie de célula. Cada tipo particular de molécula de anticuerpo se une con un solo tipo de estructura, que puede ser una parte de una proteína específica o un azúcar en particular de un polisacárido. Como se sabe que los anticuerpos fluorescentes purificados, se unen a una proteína específica, se usan para determinar dónde se localiza esa proteína dentro de la célula.

El *microscopio confocal* láser de barrido es un microscopio computarizado, produce una imagen más nítida que el microscopio de fluorescencia convencional (**FIGURA 4-3f**). Las células vivas que se han marcado con un colorante fluorescente se montan sobre un portaobjetos. Luego se proyecta un haz de luz ultravioleta a una profundidad específica. El marcaje fluorescente emite luz visible y el investigador puede ver objetos en un único plano de la célula. El microscopio produce cortes ópticos (vea la fotomicrografía de la introducción del capítulo). Una computadora integra las imágenes, de modo que se pueden utilizar una serie de cortes ópticos de diferentes planos de la célula para formar una imagen tridimensional. Los potentes métodos de formación de imágenes por computadora han mejorado enormemente la resolución de las estructuras marcadas con colorantes fluorescentes.

Los microscopios electrónicos proporcionan imágenes de alta resolución que se pueden ampliar enormemente

Incluso con los microscopios mejorados y las técnicas para teñir células, los microscopios ópticos convencionales sólo pueden distinguir los detalles más gruesos de muchas de las partes de la célula (**FIGURA 4-4a**). En la mayoría de los casos, sólo se puede ver claramente el contorno de un orgánulo. Con el perfeccionamiento del **microscopio electrónico** (**ME**), cuyo uso se generalizó en la década de 1950, los investigadores comenzaron a estudiar los detalles más finos, o la **ultraestructura** de las células.

El poder de resolución para el ojo de una persona adulta es de aproximadamente 100 μm. El mejor microscopio óptico tiene un poder de resolución de aproximadamente 0.2 μm (200 nm). En comparación, algunos microscopios electrónicos tienen poder de resolución de tan sólo 1 nm. Esto es posible ya que los electrones tienen longitudes de onda muy cortas, del orden de aproximadamente 0.1 a 0.2 nm. Aunque es difícil alcanzar esta resolución con material biológico, los investigadores pueden conseguirla cuando examinan moléculas aisladas, como proteínas y ADN. Este alto grado de resolución permite amplificaciones de más de 1 millón de veces comparadas con las ampliaciones típicas de no más de 1500 a 2000 veces del microscopio óptico.

La imagen formada por el microscopio electrónico no es visible directamente. El propio haz de electrones está formado por electrones cargados de energía que, debido a su carga negativa, pueden enfocarse con electroimanes, igual que una imagen se enfoca con las lentes del microscopio óptico (**FIGURA 4-4b**). Dos tipos de microscopios electrónicos son el **microscopio electrónico de transmisión** (**MET**) y el **microscopio electrónico de barrido** (**MEB**). Los acrónimos **MET** y **MEB** también identifican las micrografías realizadas usando un ME de transmisión o de barrido. Las micrografías electrónicas son en blanco y negro. Con frecuencia son coloreadas para resaltar diversas estructuras.

En la microscopia electrónica de transmisión, la muestra se sumerge en resinas y después se hacen cortes extraordinariamente finos (50 a 100 nm de grosor) con una cuchilla de vidrio o de diamante. Después se coloca un corte sobre una pequeña rejilla metálica. El haz de electrones pasa a través de la muestra y después incide sobre una placa fotográfica o sobre una pantalla fluorescente. Cuando observe las micrografías electrónicas de transmisión (MET) en este capítulo (y en cualquier otra parte), debe considerar que cada una representa sólo un corte delgado de una célula.

Los investigadores pueden detectar ciertas moléculas específicas en las imágenes del microscopio electrónico, con el uso de moléculas de anticuerpos, a las que se unen partículas de oro diminutas. Las densas partículas de oro bloquean el haz de electrones, identificando la localización de las proteínas reconocidas por los anticuerpos, que se observan como puntos negros precisos en la micrografía electrónica.

En el microscopio electrónico de barrido, el haz de electrones no pasa a través de la muestra. En su lugar, la muestra se recubre con una fina película de oro o algún otro metal. Cuando el haz de electrones golpea varios puntos de la superficie de la muestra, se emiten electrones secundarios cuya intensidad varía dependiendo del contorno de la superficie. Los patrones de emisión registrados de los electrones secundarios proporcionan una imagen 3-D de la superficie (**FIGURA 4-4c**). El MEB da información acerca de la forma y características externas de la muestra que no se pueden obtener con el MET.

Observe que el MO, el MET y el MEB se enfocan utilizando principios similares. Un haz de luz o un haz de electrones se proyecta por medio de un condensador sobre la muestra y ésta se amplifica a través del objetivo y el ocular en el caso del microscopio óptico y por el objetivo y el proyector en el caso del MET. La imagen del MET se proyecta en una pantalla fluorescente y la imagen del MEB se ve en una especie de pantalla de televisión. Realmente, las lentes del microscopio electrónico son imanes que desvían el haz de electrones.

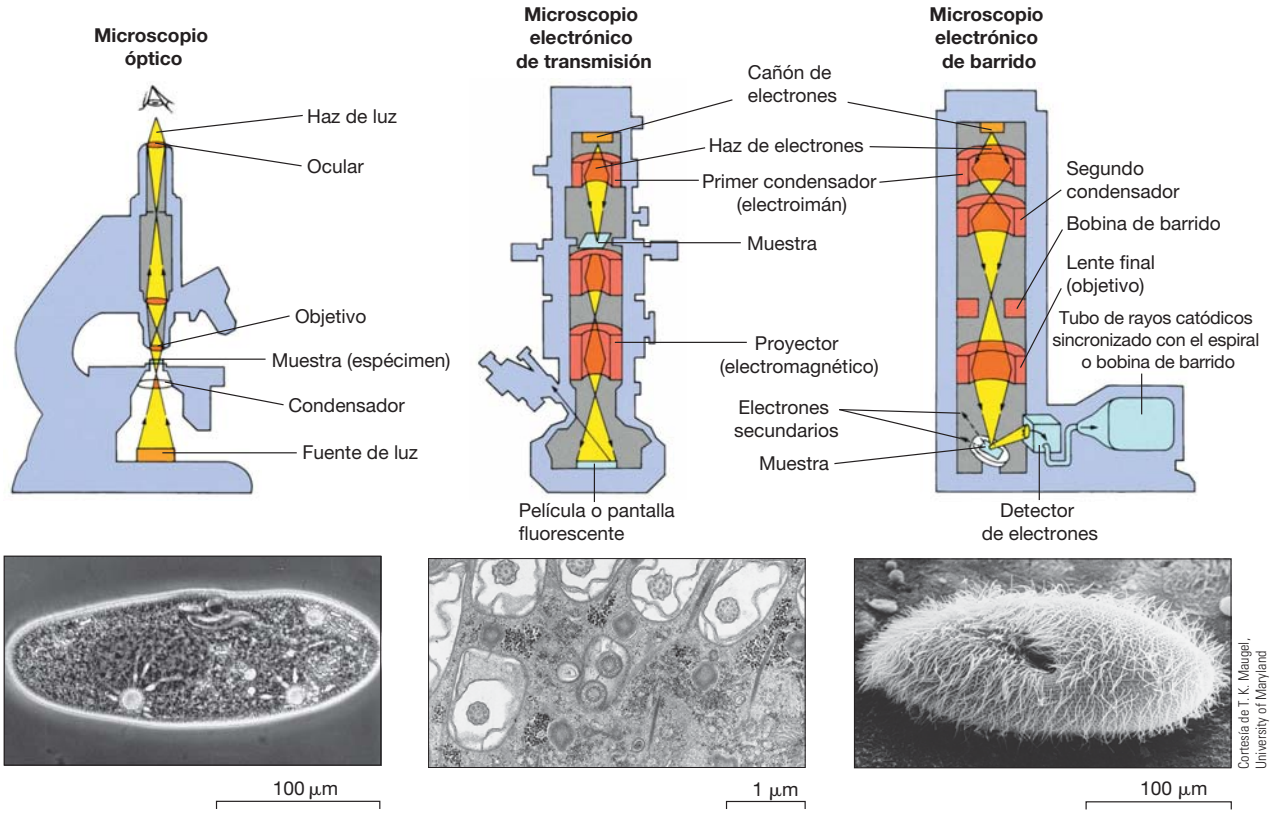
En la actualidad algunos otros tipos de microscopios están disponibles, incluso dos clases más de microscopios electrónicos. También se han inventado microscopios digitales que utilizan cámaras para enviar una imagen digital a un monitor.

Los biólogos utilizan técnicas bioquímicas para estudiar los componentes de la célula

El ME es una herramienta potente para estudiar las estructuras celulares, pero tiene limitaciones. Los métodos que se utilizan con el fin de preparar las células para microscopia electrónica produce su muerte y pueden alterar su estructura. Además, la microscopia electrónica proporciona pocas pistas acerca de las funciones de los orgánulos o de otros componentes de la célula. Para determinar qué hacen realmente los orgánulos, los investigadores utilizan diversas técnicas bioquímicas.

MÉTODO DE INVESTIGACIÓN

¿Por qué se utiliza? Los microscopios electrónicos tienen un poder de resolución mucho mayor que los microscopios ópticos. Los microscopios electrónicos también pueden amplificar las imágenes mucho más que los microscopios ópticos.



(a) Se puede usar un microscopio óptico de contraste de fases para ver células teñidas o vivas, pero con una resolución relativamente baja.

(b) El microscopio electrónico de transmisión (MET) produce una imagen de alta resolución que se puede ampliar considerablemente. Se muestra un segmento de un corte muy fino del *Paramecium*.

(c) El microscopio electrónico de barrido (MEB) proporciona una clara visión de las características de la superficie.

¿Cómo se hace esto? En un microscopio electrónico, un haz de electrones se enfoca sobre o a través de la muestra. En lugar de lentes de vidrio, se utilizan lentes electromagnéticos para formar la imagen. Aquí se comparan las imágenes del protista *Paramecium* utilizando un microscopio de contraste de fases con las imágenes hechas usando dos tipos de microscopios electrónicos. Estos tres microscopios producen imágenes muy distintas de las células.

FIGURA 4-4 ***Animada*** **Uso de microscopios electrónicos**

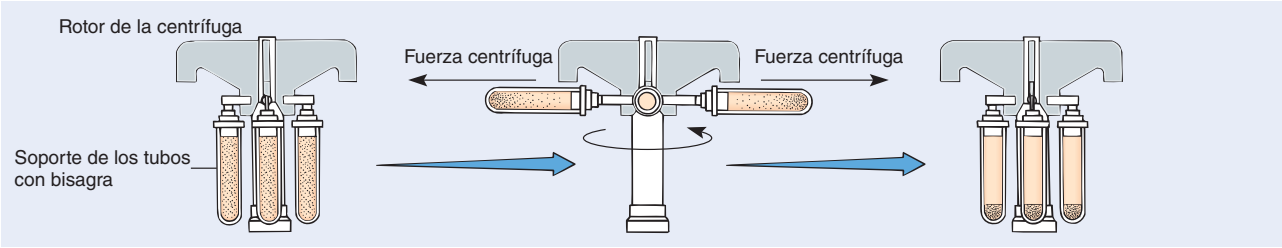
El **fraccionamiento celular** es una técnica para separar (fraccionando) diferentes partes de la célula de modo que se puedan estudiar por métodos físicos y químicos. Generalmente, las células se separan en un mezclador. La mezcla resultante, llamada **homogenizado** o **extracto celular**, se somete a una fuerza centrífuga en un aparato llamado **centrífuga** (**FIGURA 4-5a**). Las potentes ultracentrífugas pueden rotar con una rapidez que supera las 100,000 revoluciones por minuto (rpm), generando fuerzas centrífugas alrededor de 500,000 × *G* (una *G* equivale a la fuerza de la gravedad). La fuerza centrífuga separa el extracto en dos fracciones: un sedimento y un sobrenadante. El *sedimento* que se forma en el fondo del tubo contiene los materiales más pesados, como los núcleos, muy juntos o empaquetados. El *sobrenadante*, el líquido que queda por encima del sedimento, contiene las partículas más ligeras, moléculas disueltas y iones.

Después de remover el sedimento, el sobrenadante se puede centrifugar de nuevo a mayor velocidad para obtener un nuevo sedimento que contiene los siguientes componentes celulares más pesados, por ejemplo, las mitocondrias y los cloroplastos. En la **centrifugación diferencial**, el sobrenadante se centrifuga con rapideces sucesivamente mayores, permitiendo la separación de diversos componentes celulares en función de la diferencia de tamaño y densidad (**FIGURA 4-5b**).

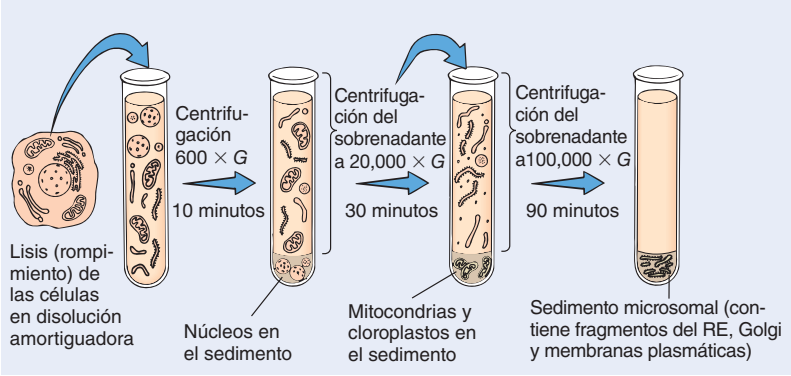
Los componentes celulares de los sedimentos resuspendidos se pueden además purificar por medio de **centrifugación en un gradiente de densidad**. En este procedimiento, los tubos de la centrífuga se llenan con una serie de disoluciones de densidad decreciente. Por ejemplo, se pueden utilizar disoluciones de sacarosa. La concentración de sacarosa es más alta en el fondo del tubo y disminuye gradualmente, de modo que la concentración más baja está en la parte superior. Cada muestra de sedimento resuspendido se coloca sobre la capa superior de un gradiente de densidad. Puesto que la densidad de los orgánulos es diferente, durante la centrifugación cada tipo de ellos migrará y formará una banda

MÉTODO DE INVESTIGACIÓN

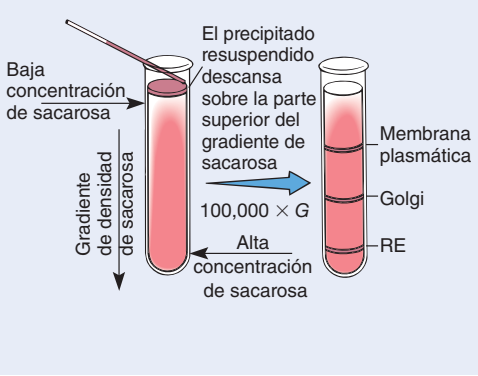
¿Por qué se utiliza? El fraccionamiento celular se utiliza para separar (fraccionar) los componentes de la célula de acuerdo con su tamaño y densidad.



(a) Centrifugación. Debido a la fuerza centrífuga, las partículas grandes o muy densas se mueven hacia el fondo del tubo y forman un sedimento.



(b) Centrifugación diferencial.



(c) Centrifugación en un gradiente de densidad.

¿Cómo se hace esto? Las estructuras celulares se pueden separar en un mezclador. Entonces el homogenizado celular (la mezcla resultante) se hace girar en una centrífuga. Como resultado de la fuerza centrífuga, los componentes celulares más pesados, los núcleos, forman un sedimento en el fondo del tubo. El *sobrenadante* (el líquido que está encima del sedimento) se hace girar con una rapidez más alta. El siguiente componente pesado, la mitocondria y los cloropastos, forman un residuo, y el sobrenadante se centrifuga con mayor rapidez. Este proceso se repite varias veces. El sedimento se puede purificar adicionalmente mediante centrifugación de gradiente de densidad (vea el texto para más explicación).

FIGURA 4-5 Fraccionamiento celular

en la misma posición del gradiente en la que su densidad iguala a la de la disolución de sacarosa (**FIGURA 4-5c**). Los orgánulos purificados se pueden entonces estudiar. Por ejemplo, se pueden examinar para determinar qué clase de proteínas y de otras moléculas pudieran contener, así como la naturaleza de las reacciones químicas que ocurren dentro de ellos.

Repaso

- ¿Cuál es la principal ventaja del microscopio electrónico? Explique.
- ¿Qué es el fraccionamiento celular? Describa el proceso.

4.3 CÉLULAS PROCARIOTAS Y EUCARIOTAS

OBJETIVOS DE APRENDIZAJE

5 Comparar y contrastar las características generales de las células procariotas y eucariotas y contrastar las células vegetales y animales.

6 Describir tres funciones de las membranas celulares.

Recuerde del capítulo 1 que se conocen dos tipos básicos de células: **células procariotas** y **células eucariotas**. Las bacterias y arqueas son células procariotas. Todos los demás organismos conocidos están constituidos por células eucariotas.

Los orgánulos de células procariotas no están rodeados de membranas

Normalmente las células procariotas son más pequeñas que las células eucariotas. En efecto, el diámetro promedio de la célula procariota es sólo de aproximadamente 1/10 del diámetro promedio de la célula eucariota. En las células procariotas, el ADN se encuentra en una región limitada de la célula llamada **área nuclear**, o **nucleoide**. A diferencia del núcleo de la célula eucariota, el área nuclear no está encerrado por una membrana (**FIGURA 4-6**). El término *procarionte*, que significa "antes del núcleo", se refiere a esta importante diferencia entre las células procariotas y las eucariotas. En las células procariotas tampoco existen otros tipos de orgánulos internos encerrados por una membrana.

Al igual que las células eucariotas, las procariotas tienen una membrana plasmática que rodea la célula. La membrana plasmática delimita el contenido de la célula a un compartimento interno. En algunas cé-

lulas procariotas, la membrana plasmática puede plegarse hacia el interior para formar un complejo de membranas en el que tienen lugar las reacciones metabólicas de la célula. La mayoría de las células procariotas tiene **paredes celulares**, que son estructuras extracelulares que rodean completamente a la célula, incluida la membrana plasmática.

Muchas procariotas tienen **flagelos**, fibras largas que se proyectan desde la superficie de la célula. Los flagelos de procariotas, que funcionan como propulsores, son importantes en la locomoción. Su estructura es diferente a la de los flagelos que se encuentran en las células eucariotas. Algunas procariotas también tienen proyecciones pilosas llamadas *fimbrias*, que utilizan para adherirse entre sí o a las superficies celulares de otros organismos.

El material denso al interior de la célula bacteriana contiene **ribosomas**, pequeños complejos de ácido ribonucleico (ARN) y proteína, que sintetizan los polipéptidos de la célula. Los ribosomas de las células procariotas son más pequeños que los de las células eucariotas. Las células procariotas también contienen gránulos de almacenamiento que a su vez tienen glucógeno, lípidos y compuestos fosfatados. Este capítulo se centra principalmente en las células eucariotas. Las células procariotas se analizan con más detalle en el capítulo 25.

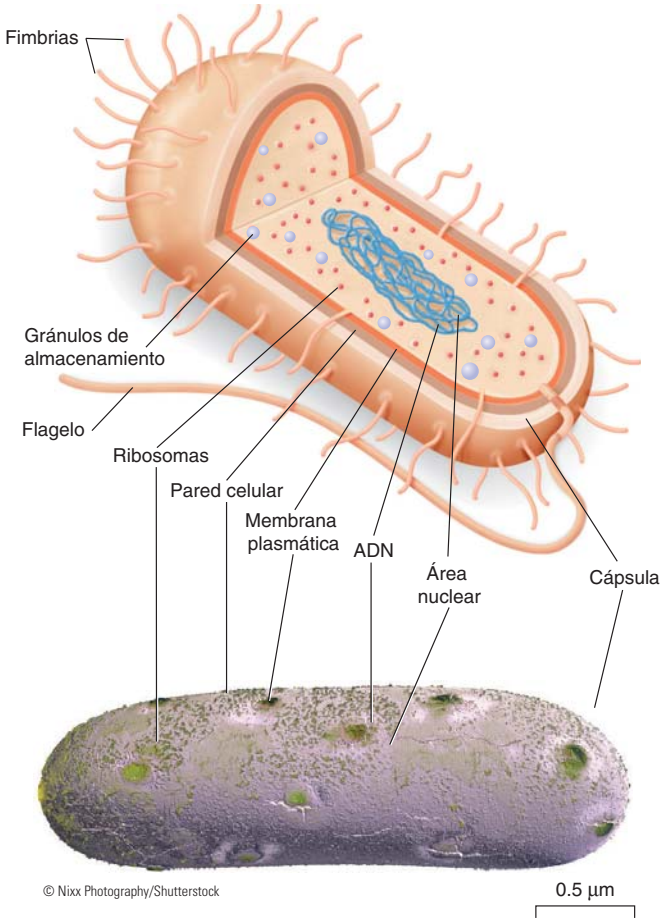


FIGURA 4-6 ***Animada*** **Estructura de una célula procariota**
Esta imagen obtenida con MET muestra un fino corte longitudinal de una bacteria *Escherichia coli*. Observe el área nuclear prominente que contiene el material genético (ADN). *E. coli* es una bacteria habitual de la flora intestinal humana, pero bajo ciertas condiciones algunas cepas pueden causar infecciones.

Las membranas dividen a la célula eucariota en compartimentos

Las células eucariotas se caracterizan por tener orgánulos muy organizados rodeados de membrana, como el *núcleo* prominente que contiene el material hereditario, ADN. El término *eucariota* significa "núcleo verdadero". Los primeros biólogos pensaron que las células estaban constituidas por una masa gelatinosa homogénea que llamaron *protoplasma*. El microscopio electrónico y otras herramientas de investigación modernos, han permitido ampliar mucho la percepción que se tiene del medio intracelular. Ahora se sabe que la célula es compleja y está altamente organizada (**FIGURAS 4-7** a la **4-10**). Las células eucariotas tienen su propio centro de control, un sistema de transporte interno, plantas de energía, fábricas para producir los materiales necesarios, planta de empaquetamiento de moléculas e incluso un sistema de "autodestrucción".

Los biólogos llaman a la parte de la célula por fuera del núcleo **citoplasma**, y la parte de la célula dentro del núcleo **nucleoplasma**. Dentro del fluido que compone el citoplasma, llamado **citosol**, están suspendidos varios orgánulos. El término *citoplasma* incluye tanto el citosol como a todos los otros orgánulos a excepción del núcleo.

Los numerosos orgánulos especializados de las células eucariotas resuelven algunos de los problemas que ya se mencionaron, asociados con el tamaño celular, de modo que las células eucariotas pueden ser más grandes que las procariotas. Las células eucariotas también difieren de las procariotas en que tienen un armazón de soporte o citoesqueleto, importante para mantener la forma celular y transportar materiales dentro de ella.

Algunos orgánulos sólo están presentes en células especializadas. Por ejemplo, los *cloroplastos*, estructuras que atrapan la luz del Sol para convertirla en energía, se encuentran sólo en células que realizan la fotosíntesis, como determinadas células vegetales o de algas. La mayoría de las bacterias, hongos y células vegetales están rodeadas por una *pared celular* externa a la membrana plasmática. Las células vegetales también contienen *vacuolas* grandes rodeadas de membrana. A lo largo de este capítulo se analizarán éstas y otras diferencias entre los principales tipos de células. En las figuras 4-7 y 4-8 y también en las figuras 4-9 y 4-10, se comparan células vegetales y animales.

Las membranas celulares tienen propiedades únicas que permiten a los orgánulos con membranas realizar una amplia variedad de funciones. Por ejemplo, las membranas celulares nunca tienen extremos libres o sueltos. Como resultado, un orgánulo membranoso siempre contiene al menos un espacio o compartimento interno cerrado. Estos compartimentos rodeados con membrana permiten ciertas actividades celulares al estar localizados en regiones específicas de la célula. Los reactivos químicos localizados en sólo una pequeña parte del volumen total de la célula son mucho más propensos a estar en contacto, aumentando increíblemente la rapidez de la reacción. Por otro lado, la membrana que encierra los compartimentos mantiene aislados ciertos compuestos reactivos que puedan afectar en forma negativa otras partes de la célula. Los compartimentos también permiten que muchas actividades diferentes se realicen en forma simultánea.

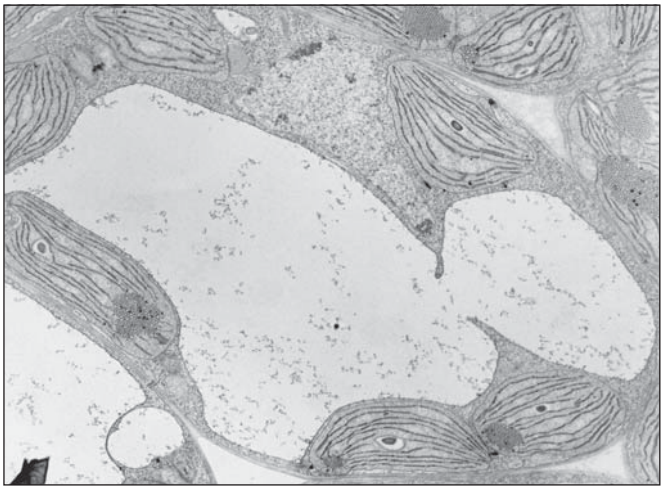
Las membranas sirven como importantes áreas de trabajo celular. Por ejemplo, muchas reacciones químicas en las células son realizadas por las enzimas que están unidas a las membranas. Ya que las enzimas que realizan pasos sucesivos de una serie de reacciones químicas se organizan en conjunto en una región de la membrana, cierta serie de reacciones químicas se producen con mayor rapidez.

Las membranas permiten a las células almacenar energía. La membrana sirve como una barrera que es de cierta manera análoga a una presa en un río. Como se analizará en el capítulo 5, hay tanto una dife-

rencia de carga eléctrica como una diferencia de concentración en los dos lados de la membrana. Estas diferencias constituyen un *gradiente electroquímico*. Estos gradientes almacenan energía y, por lo tanto, tienen *energía potencial* (se analiza en el capítulo 7). Como las partículas de una sustancia se mueven a través de la membrana desde el lado de mayor concentración al de menor concentración, la célula puede convertir parte de esta energía potencial en la energía química de las moléculas de ATP. Este proceso de conversión de energía (analizado en los capítulos 7, 8 y 9) es un mecanismo básico que utilizan las células para capturar y convertir la energía necesaria para el mantenimiento de la vida.

En una célula eucariota, se consideran varios tipos de membranas que forman el sistema de membranas internas o **sistema endomembranoso**. Observe en las figuras 4-7 y 4-8 (vea también las figuras 4-9 y 4-10), cómo las membranas dividen la célula en muchos compartimentos: el núcleo, el retículo endoplásmico (RE), el complejo de Golgi, los lisosomas, las vesículas y las vacuolas. Aunque no es interna, la membrana plasmática también se incluye porque participa en las actividades del sistema endomembranoso. (Las mitocondrias y los cloroplastos también son compartimentos separados, pero no se consideran generalmente parte del sistema endomembranoso porque, de algún modo funcionan de forma independiente de los otros orgánulos membranosos).

Algunos orgánulos tienen conexiones directas entre sus membranas y otros compartimentos. Otros transportan materiales en **vesículas**,



Cortesía del Dr. Kenneth Miller, Brown University

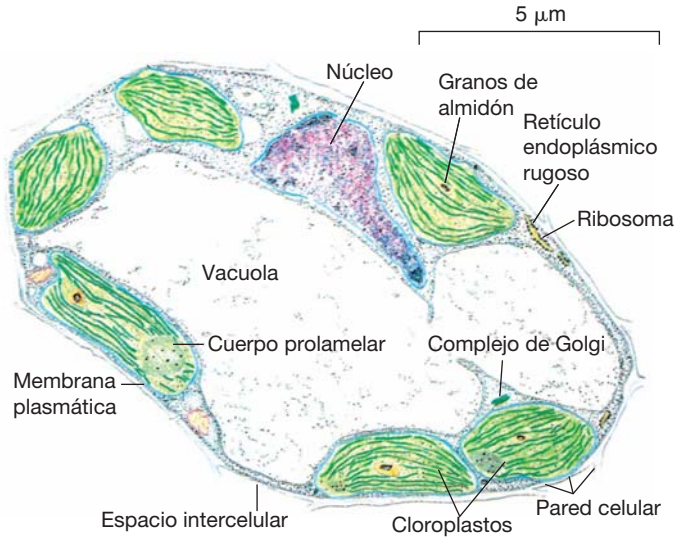
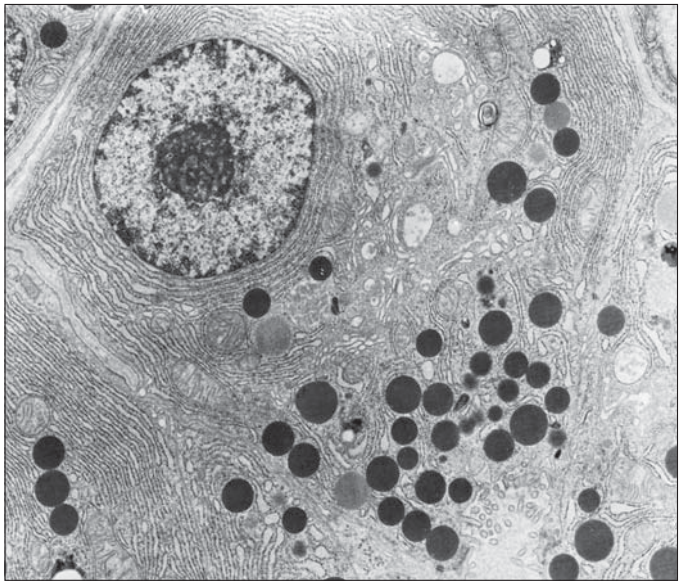


FIGURA 4-7 MET de una célula vegetal y dibujo interpretativo

La mayor parte de este corte transversal, está ocupado por una vacuola de una célula de una hoja joven de frijol (*Phaseolus vulgaris*). Los cuerpos prolamelares son regiones membranosas que normalmente se ven en el desarrollo de cloroplastos. ¿Cómo podría usted marcar o etiquetar las partes coloreadas de la MET?



Dr. Susumu Ito, Harvard Medical School

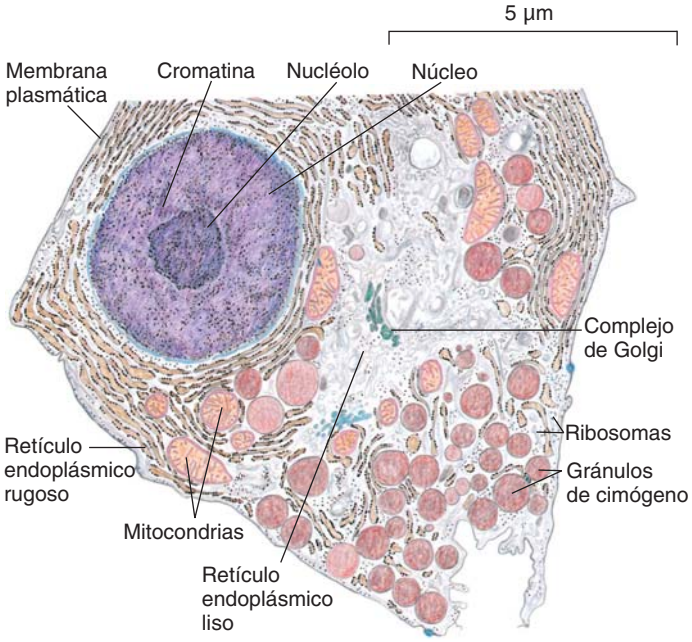


FIGURA 4-8 MET de una célula pancreática humana y un dibujo interpretativo

En esta imagen se presenta la mayor parte de las estructuras de una célula animal típica. Sin embargo, como la mayoría de las células, ésta incluye ciertas estructuras que están relacionadas con sus funciones especializadas. Las células del páncreas, como ésta, secretan grandes cantidades de enzimas digestivas. Los grandes cuerpos circulares oscuros en la MET y las correspondientes estructuras en el dibujo son gránulos de cimógeno, que contienen enzimas inactivas. Cuando la célula las libera, las enzimas catalizan reacciones químicas en el intestino, como el rompimiento de enlaces peptídicos de las proteínas que han sido ingeridas. La mayoría de las membranas visibles en esta sección son parte del retículo endoplásmico rugoso, un orgánulo especializado en la síntesis de proteínas. ¿Cómo podría etiquetar esta MET?

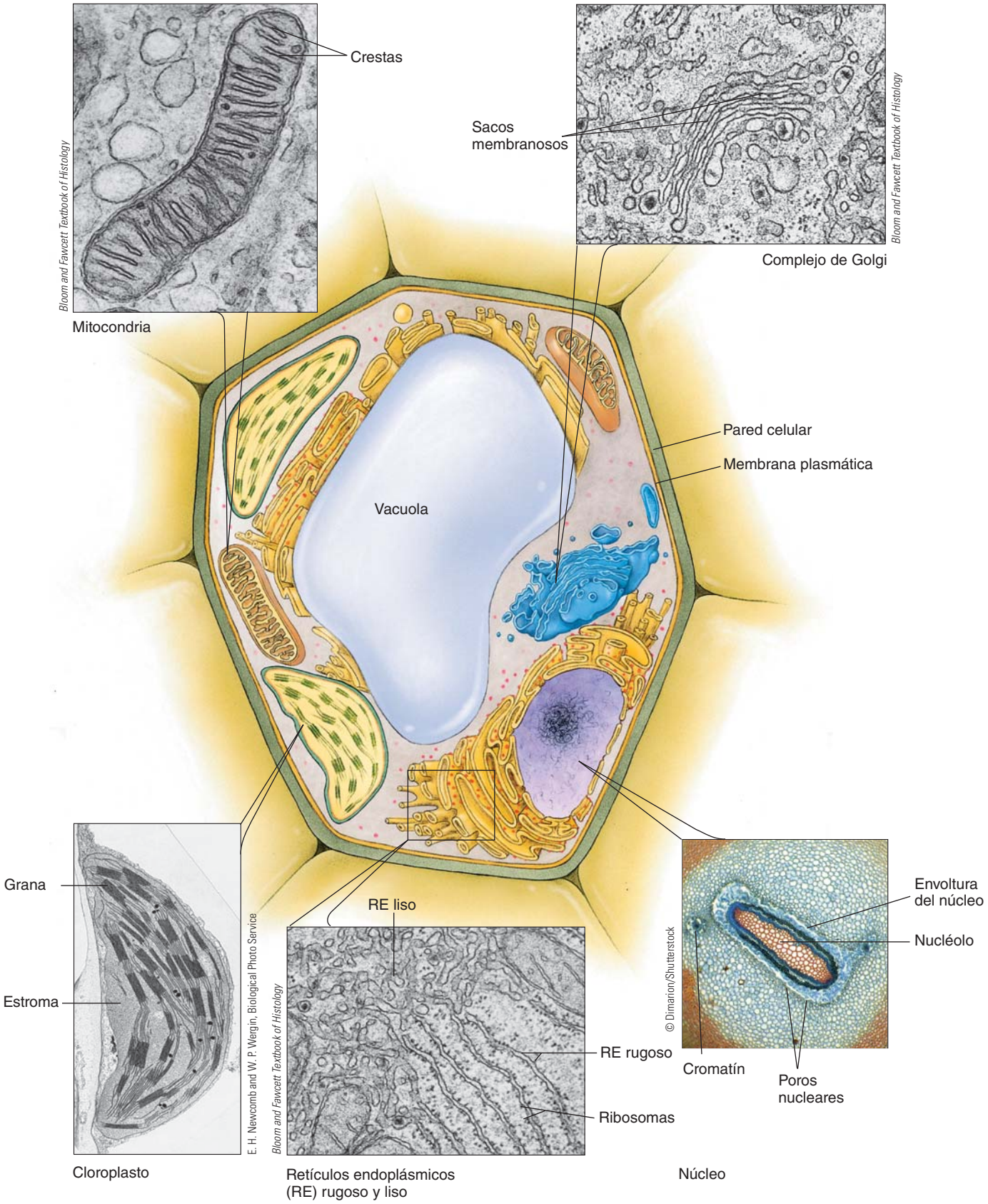


FIGURA 4-9 ***Animada*** **Diagrama compuesto de una célula vegetal**

Las células vegetales normalmente tienen una pared vegetal, cloroplastos y vacuolas prominentes. Las MET muestran estructuras específicas o regiones de la célula. Algunas células vegetales no tienen todos los orgánulos que aquí se muestran. Por ejemplo, las células de la hoja y del tallo que realizan la fotosíntesis contienen cloroplastos, mientras que las células de la raíz no. Muchos de los orgánulos, como el núcleo, mitocondrias y retículo endoplásmico (RE), son característicos de todas las células eucariotas.

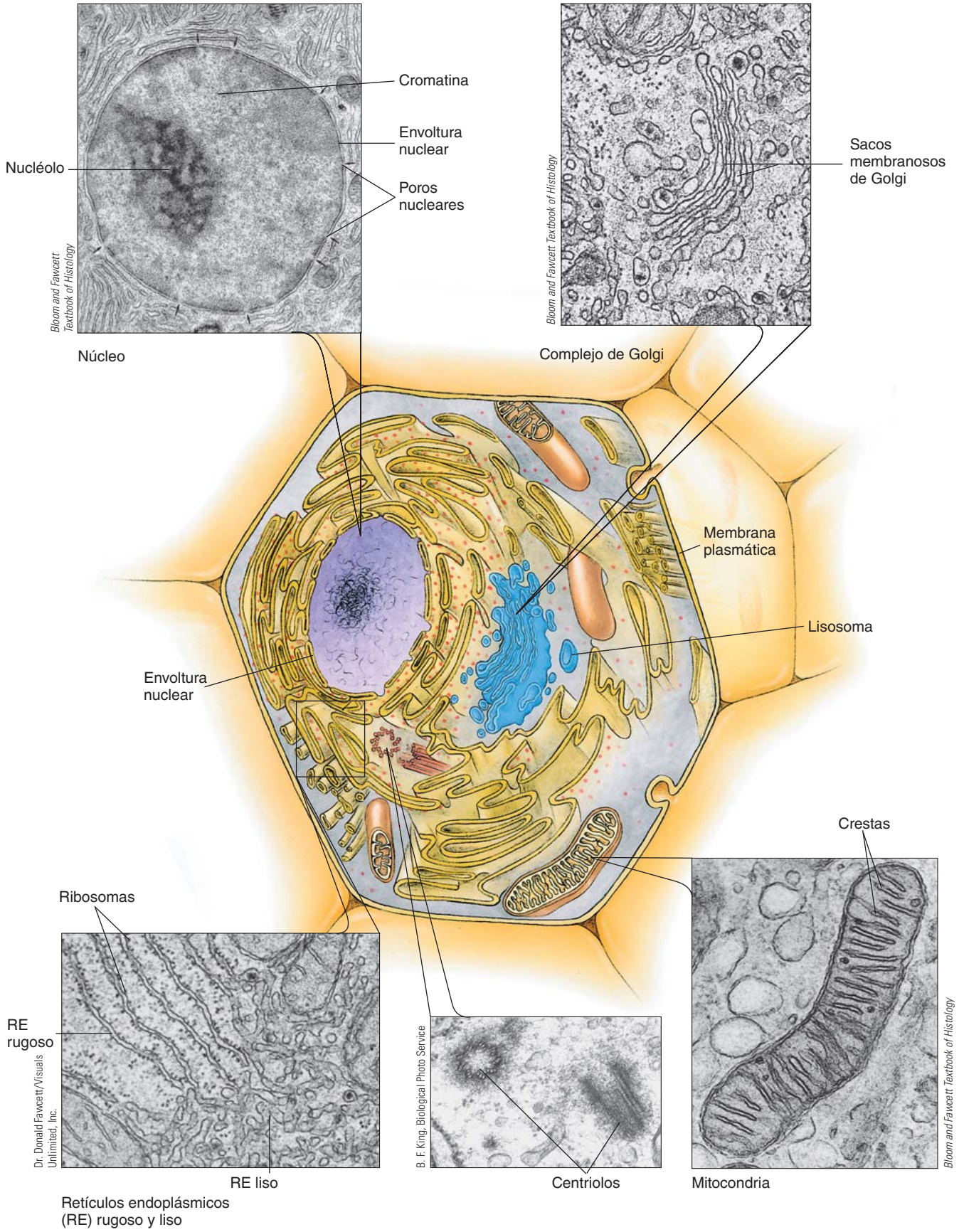


FIGURA 4-10 ***Animada*** **Diagrama compuesto de una célula animal**

Esta representación general de la célula animal se hizo con base en las imágenes microscópicas que la rodean, lo que ocasiona que se vea ligeramente comprimida. Las MET muestran la estructura de varios orgánulos. Dependiendo del tipo de célula animal, algunos de ellos pueden ser más o menos prominentes.

pequeños sacos rodeados de membrana que se forman por "gemación" de la membrana de otro orgánulo. Las vesículas también portan material de un orgánulo a otro. Una vesícula puede formarse como una "yema" a partir de la membrana de un orgánulo y después se mueve hasta otro orgánulo al cual se fusiona, entregando así su contenido al otro compartimento.

Repaso

- ¿Cuáles son dos diferencias importantes entre las células procariotas y las eucariotas?
- ¿Cuáles serían tres formas de diferenciar una célula vegetal de una célula animal?
- ¿Cómo se facilita el metabolismo celular, con los orgánulos rodeados por una membrana?
- ¿Qué orgánulos pertenecen al sistema endomembranoso?

4.4 EL NÚCLEO DE LA CÉLULA

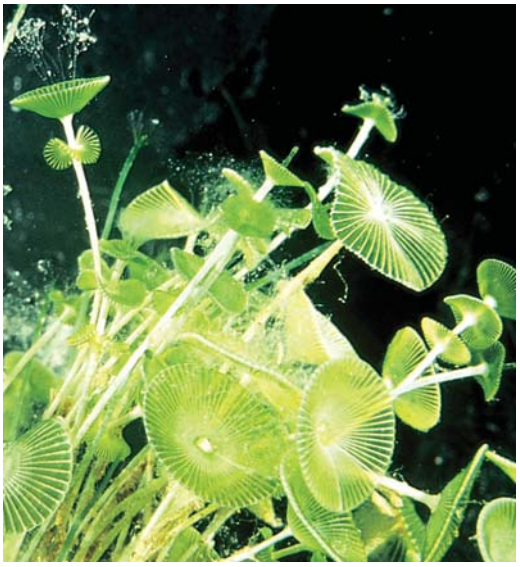
OBJETIVO DE APRENDIZAJE

7 Describir la estructura y las funciones del núcleo.

Normalmente, el **núcleo** es el orgánulo más prominente de la célula. En general es esférico u oval y tiene un promedio de 5 μm de diámetro. Debido a su tamaño y a que con frecuencia ocupa una posición relativamente fija cerca del centro de la célula, algunos de los primeros investigadores supusieron, antes de que se dispusiera de evidencias experimentales, que el núcleo servía como el centro de control de la célula. En el siglo XIX, los biólogos descubrieron que esta alga marina *Acetabularia* consiste de una sola célula (**FIGURA 4-11**). De hasta 5 cm (2 pulg) de longitud, la *Acetabularia* es pequeña para ser un alga, pero gigantesca para ser una célula. Consiste en un anillo de fijación o rizoide, un largo tallo cilíndrico y una umbela en forma de copa. El núcleo está en el rizoide, lo más lejos posible de la umbela. Puesto que es una sola célula gigantesca, a los investigadores les resulta fácil manipular la *Acetabularia*.

Si se elimina experimentalmente la umbela de la *Acetabularia*, después de unas semanas crece otra. Esta **regeneración** es común entre los organismos simples. Este hecho atrajo la atención de los investigadores, en especial del biólogo danés J. Hämmerling, quien se interesó por la existencia de relación entre el núcleo y las características físicas del alga. Hämmerling (durante las décadas de 1930 a 1950), realizó experimentos brillantes que establecieron el fundamento, en diferentes aspectos, de muchos de los conocimientos modernos del núcleo. En la **FIGURA 4-12** se presentan algunos de los experimentos. Los biólogos celulares extendieron estos primeros descubrimientos cuando pusieron en práctica su visión moderna de flujo de información y control en la célula. Las células almacenan información en forma de **ADN** y la mayor parte del ADN de las células se localiza dentro del núcleo.

La **envoltura nuclear** está formada por dos membranas concéntricas que separan el contenido nuclear del citoplasma circundante (**FIGURA 4-13**). Estas membranas tienen una separación de aproximadamente 20 a 40 nm, que se unen a intervalos para formar los poros nucleares. Cada poro nuclear consiste en un complejo molecular que se compone de muchas copias de aproximadamente 30 proteínas diferentes. Los



L. Sims/Visuals Unlimited

FIGURA 4-11 MO de *Acetabularia*

Para los inclinados al romanticismo, el alga *Acetabularia* se parece a una copa de vino de una sirena, aunque la traducción literal de su nombre, "copa de vinagre", es algo menos elegante. La *Acetabularia*, que consiste de una sola célula, ha sido un organismo modelo para investigar la función del núcleo.

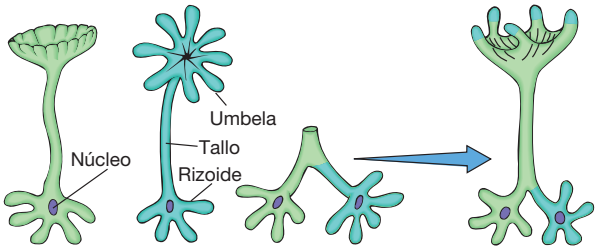
EXPERIMENTOS CLAVE

EXPERIMENTO 1

PREGUNTA: ¿Qué controla la forma de la umbela en la *Acetabularia*?

HIPÓTESIS: Algún elemento en el tallo o en el rizoma de *Acetabularia* controla la forma de la umbela.

EXPERIMENTO: Hämmerling eliminó las umbelas de *A. mediterranea* y *A. crenulata*. Entonces hizo un injerto para unir las dos algas sin umbela (**FIGURA a**).



(a)

RESULTADOS Y CONCLUSIÓN: Las algas regeneraban una umbela común con características intermedias entre las dos especies implicadas. Este experimento demostró que cierto elemento en el tallo o en el rizoide controla la forma de la umbela.

FIGURA 4-12 *Acetabularia* y el control de las actividades celulares

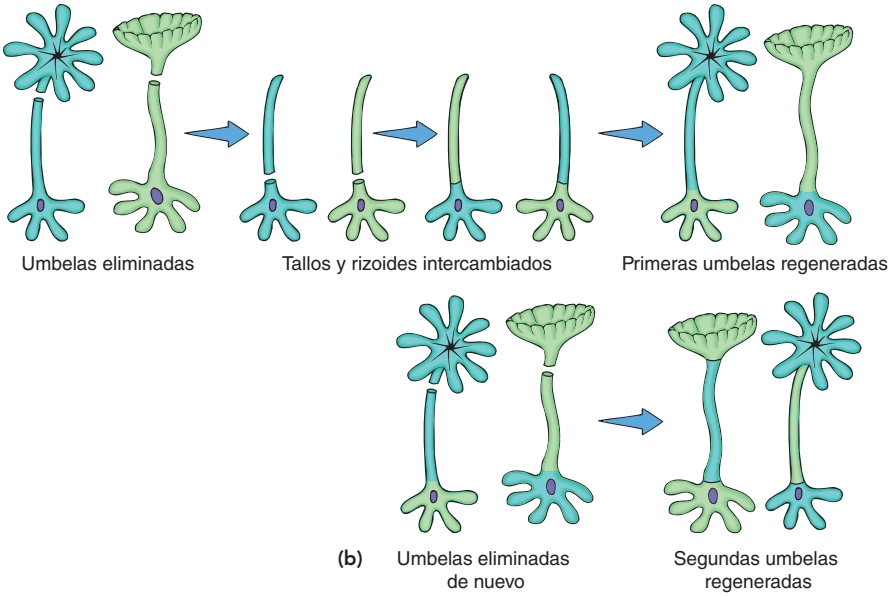
El biólogo J. Hämmerling utilizó dos especies de algas unicelulares *Acetabularia* para la mayoría de sus experimentos: *A. mediterranea*, que tiene una umbela lisa y *A. crenulata*, que tiene una umbela dividida en una serie de proyecciones digitiformes. Cuando se elimina la umbela, la clase de umbela que se regenera depende de las especies de *Acetabularia* utilizadas en el experimento. Como era de esperar, la *A. crenulata*, regenera una umbela "cren", y *A. mediterranea* regenera una umbela "med".

EXPERIMENTO 2

PREGUNTA: ¿Quién controla la forma de la umbela de *Acetabularia*, el tallo o el rizoide?

HIPÓTESIS: Algún elemento en el tallo de *Acetabularia* controla la forma de la umbela.

EXPERIMENTO: Hämmerling eliminó las umbelas de *A. mediterranea* y de *A. crenulata*. Después, separó los tallos de los rizoides. Al sobreponer (por telepostaje) las paredes celulares de las dos especies entre sí, Hämmerling pudo adherir una sección del tallo de una especie a un rizoide de la otra especie (vea la **FIGURA b**).



RESULTADOS Y CONCLUSIÓN: Los resultados fueron sorprendentes. ¡Las umbelas que se regeneraron eran características no de la especie que donaba el rizoide, sino de la que donaba el tallo! Sin embargo, cuando las umbelas se eliminaban de nuevo, esta vez las umbelas que se regeneraban eran características de la especie que donaba el rizoide. Éste continuó siendo el caso independientemente de cuántas veces más se regeneraran las umbelas eliminadas.

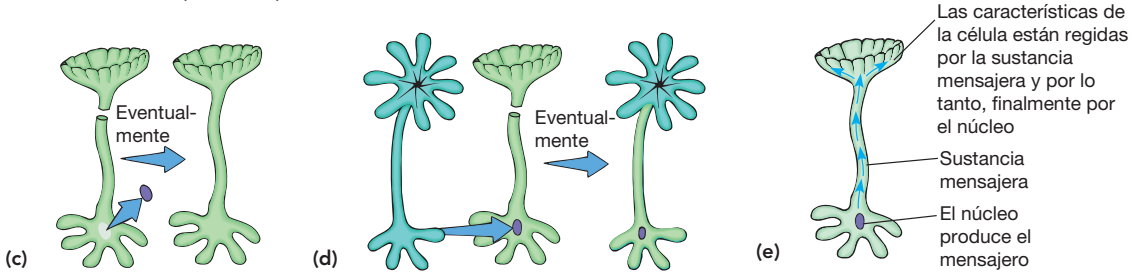
De estos resultados Hämmerling dedujo que el último control de la *Acetabularia* está asociado con el rizoide. Ya que hay un lapso antes de que el rizoide tome el control, planteó la hipótesis de que éste produce algún tipo de sustancia mensajera citoplásmica temporal para ejercer su control. Hämmerling además planteó la hipótesis de que los tallos injertados inicialmente contienen suficiente cantidad de esta sustancia procedente de su anterior rizoide para generar una umbela de la forma anterior. Pero esto aún deja abierta la pregunta de cómo el rizoide ejerce su aparente control. Una sospecha obvia era el núcleo.

EXPERIMENTO 3

PREGUNTA: ¿Es el núcleo del rizoide el que controla la forma de la umbela en la *Acetabularia*?

HIPÓTESIS: El núcleo del rizoide de *Acetabularia* controla la forma de la umbela.

EXPERIMENTO: Los investigadores extrajeron el núcleo y cortaron la umbela de *Acetabularia* (**FIGURA c**). Se regeneró una nueva umbela típica de la especie. Sin embargo, la *Acetabularia* puede regenerarse normalmente sólo una vez sin núcleo. El investigador insertó un núcleo de otra especie y cortó la umbela una vez más (**FIGURA d**).



RESULTADOS Y CONCLUSIÓN: Se regeneró una nueva umbela que tenía las características de la especie del núcleo. Cuando se insertaban dos tipos de núcleos, la umbela regenerada tenía forma intermedia entre las dos especies que donaron los núcleos.

Como resultado de estos y otros experimentos, los biólogos comenzaron a formular algunas ideas básicas sobre el control de las actividades celulares. Los rizoides controlan la célula porque contiene el núcleo. Además, el núcleo es la fuente aparente de alguna "sustancia mensajera" que ejerce control temporal, pero está limitada en cantidad y no puede producirse sin el núcleo (**FIGURA e**). Esta información ayuda a proporcionar un punto de partida para el estudio del papel de los ácidos nucleicos en el control de todas las células. Mucho después, la "sustancia mensajera" se caracterizó y se le llamó ARN mensajero (ARNm).

PUNTO CLAVE El núcleo contiene ADN y es el centro de control de la célula.

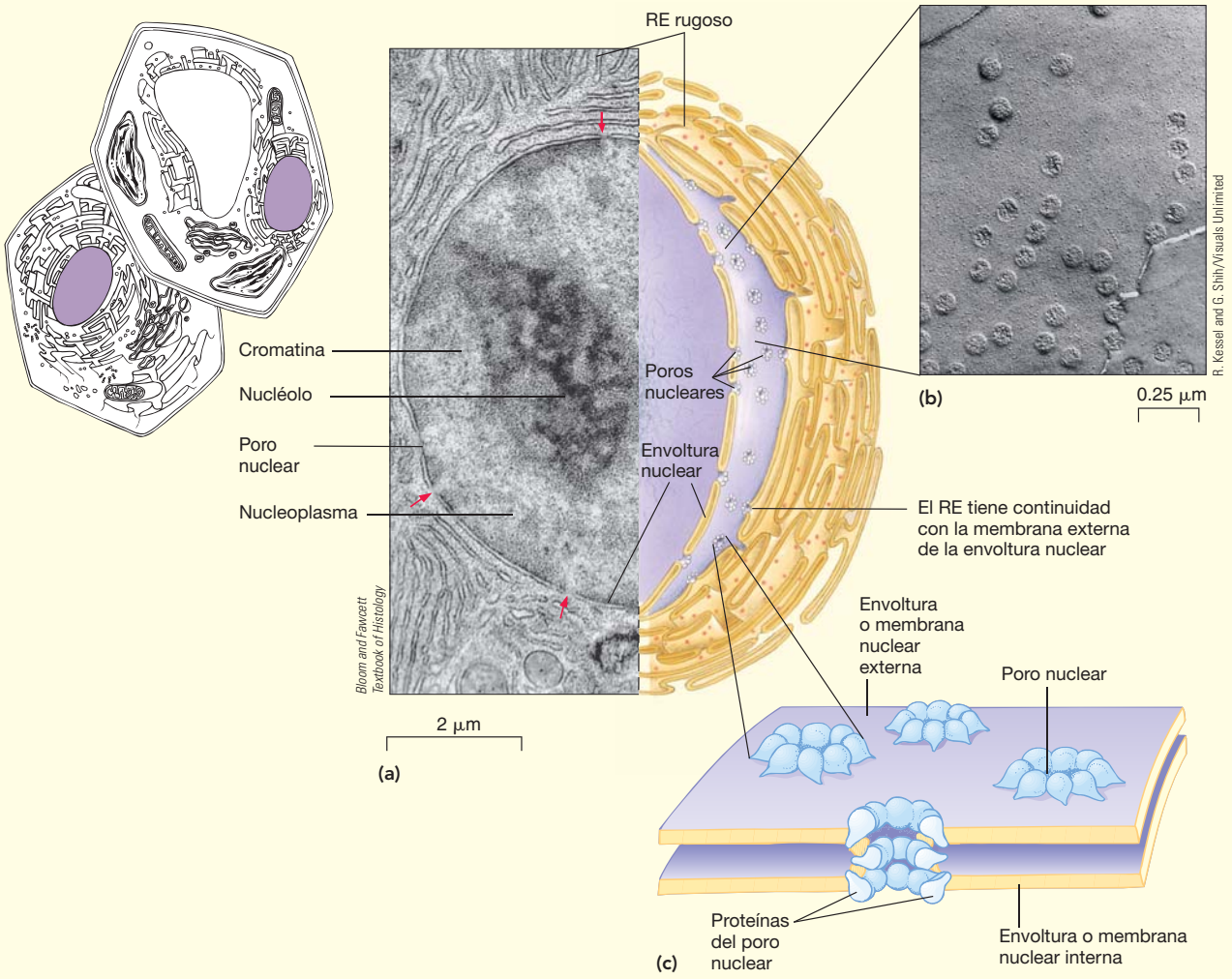


FIGURA 4-13 ***Animada*** **El núcleo celular**

(a) La MET y el dibujo interpretativo muestran cómo la envoltura nuclear compuesta de dos membranas concéntricas, está perforada por los poros nucleares (*flechas rojas*). La membrana externa de la envoltura nuclear es continua con la membrana del RE (retículo endoplásmico). El nucléolo no está rodeado por una membrana. **(b)** MET de los poros nucleares. Se utilizó una técnica conocida como criofractura para romper la membrana. **(c)** Los poros nucleares, que están constituidos por proteínas, forman canales entre el nucleoplasma y el citoplasma.

poros nucleares regulan el paso de materiales entre el nucleoplasma y el citoplasma.

Una red fibrosa de filamentos proteínicos, denominada **lámina nuclear**, forma un revestimiento interno de la envoltura nuclear. La lámina nuclear sirve de sostén a la membrana nuclear interna y puede tener otras funciones importantes, como la organización del contenido nuclear.

Esto también desempeña una función en la duplicación del ADN y en la regulación del ciclo celular de la célula. Las mutaciones en los genes que codifican las proteínas que forman la lámina nuclear se asocian con varias enfermedades humanas genéticas, incluyendo las distrofias musculares y el envejecimiento prematuro (progeria).

Cuando una célula se divide, la información almacenada en el ADN se debe duplicar y pasar intacta a las dos células hijas. El ADN tiene la capacidad única de hacer una copia exacta de sí misma mediante un proceso llamado **replicación**. Las moléculas de ADN están formadas por secuencias de nucleótidos llamadas **genes**, que contienen las instrucciones codificadas químicamente para producir las proteínas que necesita la célula. El núcleo controla la síntesis de proteínas transcribiendo su información en moléculas de **ARN mensajero (ARNm)**. El ARN mensajero se mueve al citoplasma, donde se fabrican las proteínas.

El ADN se asocia con el ARN y con ciertas proteínas, formando un complejo conocido como **cromatina**. Este complejo aparece como una red de gránulos y hebras en las células que no están divididas. Aunque la cromatina parece desorganizada, no lo está. Debido a que las moléculas de ADN son extremadamente largas y delgadas, deben empaquetarse dentro del núcleo de una forma muy regular como parte de unas estructuras llamadas **cromosomas**. En las células divididas, los cromosomas se hacen visibles como estructuras filamentosas diferenciadas. ¡Si el ADN de los 46 cromosomas de una célula humana se pudiera extender de un extremo a otro, mediría 2 m!

La mayoría de los núcleos tiene una o más estructuras compactas llamadas **nucléolos**. El nucléolo, que no está rodeado de membrana, normalmente se tiñe de manera diferente que la cromatina circundante. Cada nucléolo contiene un **organizador nucleolar**, constituido por regiones cromosómicas que contienen instrucciones para sintetizar el tipo de ARN de los ribosomas. Este **ARN ribosómico (ARNr)** se sintetiza en el nucléolo. Las proteínas necesarias para formar los ribosomas se sintetizan en el citoplasma y se importan al nucléolo. Entonces, el ARN ribosómico y las proteínas se ensamblan para constituir las subunidades ribosómicas que abandonan el núcleo a través de los poros nucleares.

Repaso

- ¿Cómo almacena información el núcleo?
- ¿Cuál es la función de la envoltura nuclear?

4.5 ORGÁNULOS DEL CITOPLASMA

OBJETIVOS DE APRENDIZAJE

8 Distinguir entre retículo endoplásmico liso y rugoso en términos de su estructura y función.

9 Seguir la ruta de las proteínas sintetizadas en el retículo endoplásmico rugoso, así como su procesamiento, modificación y almacenamiento en el complejo de Golgi y su posterior transporte a destinos específicos.

10 Describir las funciones de lisosomas, vacuolas y peroxisomas.

11 Comparar las funciones de las mitocondrias y de los cloroplastos y explicar la síntesis de ATP por cada uno de estos orgánulos.

Los biólogos celulares han identificado muchos tipos de orgánulos en el citoplasma de las células eucariotas. Algunos de ellos son los ribosomas, el retículo endoplásmico, el complejo de Golgi, los lisosomas, los peroxisomas, las vacuolas, las mitocondrias y los cloroplastos. En **TABLA 4-1** se resumen las estructuras y funciones de las células eucariotas.

Los ribosomas fabrican proteínas

Los **ribosomas** son partículas muy pequeñas que se encuentran libres en el citoplasma o adheridas a ciertas membranas. Están formados de ARN y proteínas y se sintetizan en el nucléolo. Los ribosomas contienen las enzimas necesarias para formar enlaces peptídicos, que son los que unen aminoácidos para producir polipéptidos (vea el capítulo 3). Cada ribosoma tiene dos componentes principales: una subunidad grande y una subunidad pequeña. Cuando las dos subunidades de ribosomas se unen, funcionan como una fabrica que produce polipéptidos. Las células que producen activamente muchas proteínas pueden tener millones de ribosomas, y la célula puede cambiar el número de ribosomas presente para cumplir sus necesidades metabólicas. Los ribosomas se analizarán con más detalle en el capítulo 13.

El retículo endoplásmico es una red de membranas internas

Una de las más prominentes características de las micrografías de las figuras 4-9 y 4-10 es el laberinto de membranas paralelas que rodean al núcleo y se extienden a muchas regiones del citoplasma. Este complejo de membranas, el **retículo endoplásmico (RE)**, forma una red que en muchas células constituye una parte considerable del volumen total del citoplasma. En la **FIGURA 4-14** se muestra una MET con un mayor aumento del RE. Recuerde que una MET representa sólo un fino corte transversal de la célula, de modo que se tiende a interpretar el RE como una serie de tubos. De hecho, muchas membranas del RE consisten en una serie de estructuras en forma de saco muy juntas y aplanadas que forman compartimentos conectados entre sí dentro del citoplasma.

El espacio interno que encierra las membranas se denomina **luz del RE**. En la mayor parte de las células, la luz del RE forma un único compartimento interno que tiene continuidad con el compartimento que se forma entre las membranas externa e interna de la envoltura nuclear (vea la figura 4-13). Las membranas de otros orgánulos no tienen conexión directa con el RE; éstas forman compartimentos bien delimitados y separados dentro del citoplasma.

Las membranas y la luz del RE contienen enzimas que catalizan muchos tipos de reacciones químicas. En algunos casos, las membranas sirven como armazón para las enzimas que llevan a cabo reacciones bioquímicas secuenciales. Las dos superficies de la membrana contienen diferentes grupos de enzimas y representan regiones de la célula con distintas capacidades de síntesis, del mismo modo en que distintos departamentos de una fábrica elaboran partes diferentes de un producto en particular. Dentro de la luz del RE se localizan también otras enzimas.

En las MET se pueden distinguir dos regiones diferentes del RE: el RE rugoso y el RE liso. Aunque estas regiones tienen diferentes funciones, sus membranas están conectadas y sus espacios internos son continuos.

El RE liso sintetiza lípidos

El **RE liso** tiene apariencia tubular y las superficies de su membrana externa parecen lisas. Las enzimas de las membranas del RE liso catalizan la síntesis de muchos lípidos y carbohidratos. El RE liso es el sitio principal para la síntesis de fosfolípidos y colesterol necesarios para la formación de las membranas celulares. El RE liso sintetiza hormonas esteroides, como las hormonas de la reproducción, a partir del colesterol. En las células hepáticas, el RE liso es importante para degradar enzimáticamente el glucógeno almacenado (el hígado ayuda a regular la concentración de glucosa en la sangre). El RE liso también almacena iones de calcio.

Mientras que el RE liso puede ser un componente membranoso secundario en algunas células, otras tienen cantidades considerables de RE liso. Por ejemplo, en las células hepáticas humanas abunda el RE liso, donde se sintetiza y procesa el colesterol y otros lípidos, y tiene una función importante como sitio de destoxificación. Las enzimas localizadas a lo largo del RE liso de las células hepáticas descomponen sustancias químicas como carcinógenos (agentes que causan el cáncer) y muchas drogas, como el alcohol, las anfetaminas y los barbitúricos. Entonces la célula convierte estos compuestos en productos solubles en agua que se excretan. Interesantemente, el alcohol, y muchas otras drogas, estimulan a las células hepáticas para que produzcan más RE liso, aumentando la tasa a la que estas células pueden destoxificar las drogas. El abuso de alcohol causa inflamación hepática que puede conducir a cirrosis y finalmente insuficiencia hepática.

El RE rugoso es importante en la síntesis de proteínas

La superficie externa del **RE rugoso** está salpicada de ribosomas que aparecen como gránulos oscuros. Observe en la figura 4-14 que el lado de la luz del RE rugoso aparece desnudo, mientras que la superficie externa (el lado citosólico) parece rugosa. Los ribosomas unidos al RE rugoso se conocen como *ribosomas adheridos* o *asociados*; los *ribosomas libres* están suspendidos en el citosol.

TABLA 4-1 Estructuras de las células eucariotas y sus funciones

Estructura	Descripción	Función
Núcleo de la célula		
Núcleo	Estructura grande rodeada por una doble membrana; contiene el nucléolo y los cromosomas	Transcribe la información del ADN en el ARN; donde se especifica la síntesis de las proteínas celulares
Nucléolo	Cuerpo granular dentro del núcleo; consiste de ARN y proteínas	Lugar de síntesis del ARN ribosómico y de ensamblaje de las subunidades ribosómicas
Cromosomas	Compuesto de cromatina, un complejo de ADN y proteínas; que se condensa durante la división celular, haciéndose visible como estructuras en forma de varillas o bastones	Contiene los genes (unidades de información hereditaria) que dirigen la estructura y actividad celular
Orgánulos citoplásmicos		
Membrana plasmática	Membrana que conforma los límites de la célula	Encierra el contenido celular; regula el de materiales dentro y fuera de la célula; ayuda a mantener la forma de la célula; se comunica con otras células (también está presente en procariotas)
Ribosomas	Gránulos compuestos de ARN y proteína; algunos están unidos al RE y otros están libres en el citosol	Sintetiza polipéptidos tanto en procariotas como en eucariotas
Retículo endoplásmico (RE)	Red de membranas internas que se extienden por todo el citoplasma	Sintetiza lípidos y modifica muchas proteínas; es el lugar de origen de las vesículas de transporte intracelular que llevan las proteínas
Liso	Carece de ribosomas en la superficie externa	Síntesis de lípidos; destoxificación de proteínas; almacenamiento de iones de calcio
Rugoso	Presenta ribosomas salpicados por la superficie externa	Fabricación de proteínas
Complejo de Golgi	Sacos membranosos aplanados y apilados	Modifica proteínas, empaqueta las proteínas secretadas; clasifica las proteínas para dirigirlas hacia las vacuolas u otros orgánulos
Lisosomas	Sacos membranosos (en animales)	Contienen enzimas que degradan diferentes materiales ingeridos, así como orgánulos y proteínas deteriorados o que ya no se necesitan
Vacuolas	Sacos membranosos (en la mayoría de plantas, hongos, algas)	Almacenan materiales, residuos, agua; mantienen la presión hidrostática
Peroxisomas	Sacos membranosos que contienen diversas enzimas	Lugar en el que ocurren muchas reacciones metabólicas diversas; por ejemplo, degradación de ácidos grasos
Mitocondrias	Sacos rodeados por dos membranas; la membrana interna se pliega para formar crestas y rodear a la matriz mitocondrial	Lugar donde ocurre la mayoría de las reacciones de la respiración celular; transformación de la energía que procede de la glucosa o de lípidos en energía de ATP.
Plastidios (por ejemplo, cloroplastos)	Estructura con doble membrana que encierra la membrana tilacoidal interna; los cloroplastos contienen clorofila en la membrana tilacoidal	Los cloroplastos son los lugares donde se realiza la fotosíntesis; la clorofila captura la energía de la luz; se forma ATP y otros compuestos ricos en energía que se utilizan para convertir el CO_2 en carbohidratos
Citoesqueleto		
Microtúbulos	Tubos huecos constituidos por subunidades de la proteína tubulina	Proporcionan soporte estructural; participan en los movimientos de sustancias celulares, de los organelos y en la división celular; son los componentes de cilios, flagelos, centriolos y cuerpos basales
Microfilamentos	Estructuras sólidas con forma de varilla o barra que se componen de proteína actina	Proporcionan soporte estructural, participan en el movimiento celular, contribuyen en la formación de seudópodos y otras estructuras transitorias que se forman en la división celular. Se alargan y acortan rápidamente.
Filamentos intermedios	Fibras resistentes constituidas de proteínas fibrosas	Ayudan a fortalecer el citoesqueleto; estabilizan la forma celular
Centriolos	Par de cilindros huecos localizados cerca del núcleo; cada centriolo consta de nueve tripletes de microtúbulos (estructura 9×3)	El huso mitótico se forma entre los centriolos durante la división de células animales; pueden anclarse y organizar la formación de microtúbulos en las células animales; ausentes en la mayoría de células vegetales
Cilios	Proyecciones relativamente cortas que se extienden desde la superficie de la célula; recubiertos de membrana plasmática; constituidos por dos pares centrales y nueve pares de microtúbulos periféricos (estructura 9 + 2)	Permiten el movimiento de algunos organismos unicelulares; tapizan algunos tejidos y contribuyen en mover materiales sobre su superficie; son importantes en la señalización celular
Flagelos	Proyecciones largas de dos microtúbulos centrales y nueve pares periféricos (estructura 9 + 2); se extienden desde la superficie de la célula; recubiertos por membrana plasmática	Permiten la locomoción de células espermatozoides y de algunos organismos unicelulares

El RE rugoso desempeña un papel central en la síntesis y el ensamble de proteínas. Muchas proteínas que se exportan desde la célula (como las enzimas digestivas), y aquellas destinadas a otros orgánulos, se sintetizan en los ribosomas unidos a la membrana del RE. Cada uno de estos ribosomas forma un cierre hermético con la membrana del RE. Un canal en él, se conecta con un poro del RE. Los polipéptidos se transportan a través del canal y del poro de la membrana del RE hasta la luz del RE o lumen.

En la luz del RE las proteínas se ensamblan y se pueden modificar por enzimas que les añaden carbohidratos o lípidos. Otras enzimas de la luz del RE, llamadas **carabinas moleculares**, en el RE catalizan el plegamiento eficaz de las proteínas en su conformación apropiada. Las proteí-

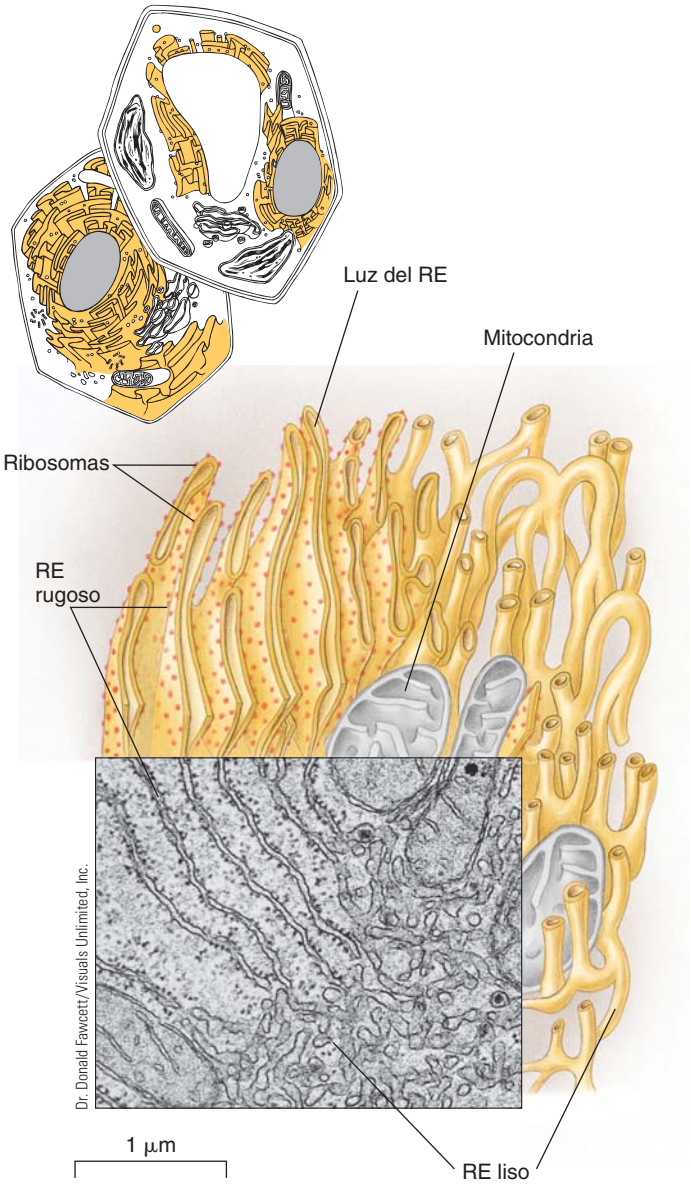


FIGURA 4-14 ***Animada*** **Retículo endoplásmico (RE)**
La MET muestra los RE rugoso y liso de una célula hepática.

nas que no son procesadas correctamente, por ejemplo, las proteínas que están mal plegadas, son transportadas al citosol. Ahí se degradan en los **proteosomas**, complejos proteínicos del citosol que dirigen la destrucción de proteínas defectuosas. Las proteínas procesadas adecuadamente se transfieren a otros compartimentos de la célula por medio de pequeñas vesículas de transporte, que se desprenden en forma de yemas de la membrana del RE y entonces se fusionan con la membrana del orgánulo de destino.

El complejo de Golgi procesa, clasifica y modifica las proteínas

El **complejo de Golgi** (también conocido como cuerpo de Golgi o aparato de Golgi) lo describió por primera vez en 1898 el microscopista italiano Camillo Golgi, quien encontró una forma de teñir específicamente este orgánulo. Sin embargo, muchos investigadores pensaron que

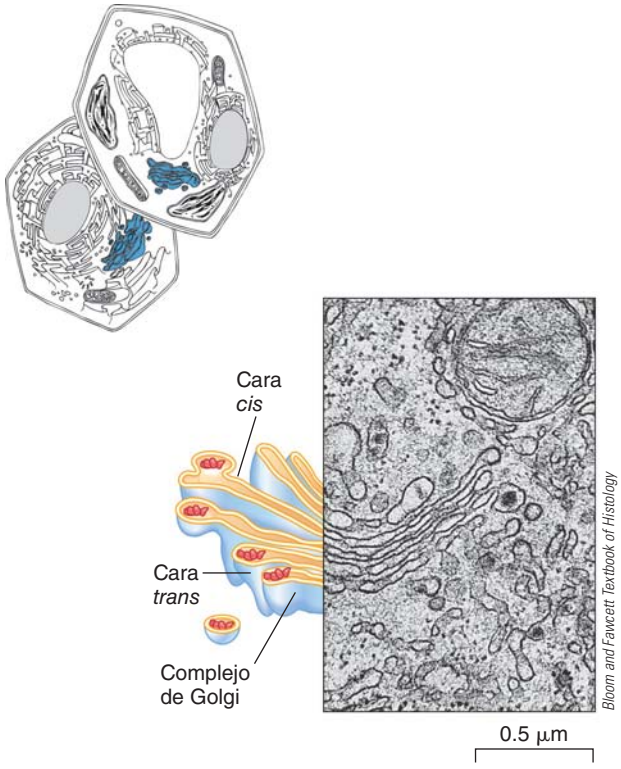


FIGURA 4-15 **MET y un dibujo interpretativo del complejo de Golgi**

el complejo de Golgi era un artefacto, y que no se confirmó su legitimidad como orgánulo celular hasta que las células se estudiaron con el microscopio electrónico en la década de 1950.

En muchas células, el complejo de Golgi está formado por pilas de sacos membranosos y aplanados llamados **cisternas**. Cada cisterna tiene un espacio interno, o iluminado (**FIGURA 4-15**). En ciertas regiones, las cisternas pueden distenderse en los extremos, formando bulbos, por estar llenas de productos celulares. Cada uno de los sacos aplanados tiene un espacio interno o luz. El complejo de Golgi contiene compartimentos independientes así como otros interconectados.

Cada saco del complejo de Golgi tiene tres áreas, que se conocen como *cara cis* y *cara trans* (o región cis y trans), y la *región media* entre ambas. Normalmente, la cara *cis* (la superficie de entrada) se orienta hacia el núcleo y recibe materiales de las vesículas de transporte procedentes del RE. La cara *trans* (la superficie de salida), se orienta hacia la membrana plasmática; empaqueta moléculas en vesículas y las transporta fuera del complejo de Golgi.

En una vista transversal, como la MET de la figura 4-15, muchos de los extremos de las capas laminares que conforman las membranas del complejo de Golgi se observan distendidos, ésta es una forma característica de los complejos de Golgi bien desarrollados en muchas células. En algunas células animales, el complejo de Golgi se sitúa a un lado del núcleo; otras células animales y vegetales tienen muchos complejos de Golgi dispersos por toda la célula.

Las células que secretan grandes cantidades de glucoproteínas tienen muchos apilamientos de Golgi (recuerde del capítulo 3 que una glucoproteína es una proteína con un hidrato de carbono unido covalentemente). Los complejos de Golgi de las células vegetales producen polisacáridos extracelulares que se utilizan como componentes de la pared celular. En las células animales, el complejo de Golgi fabrica los lisosomas.

PUNTO CLAVE **Después de que se sintetizan las proteínas, son transportadas a través de una serie de compartimentos donde tienen modificaciones sucesivas.**

1. Los polipéptidos sintetizados en los ribosomas se introducen en la luz del RE.
2. Se añaden azúcares, para formar las glucoproteínas.
3. Las vesículas de transporte envían las glucoproteínas a la cara *cis* del complejo Golgi.
4. Las glucoproteínas sufren modificaciones adicionales en el complejo de Golgi.
5. Las glucoproteínas se mueven hasta la cara *trans* donde son empaquetadas en vesículas de transporte.
6. Las glucoproteínas son transportadas hasta la membrana plasmática (u otros orgánulos).
7. El contenido de la vesícula de transporte se libera fuera de la célula.

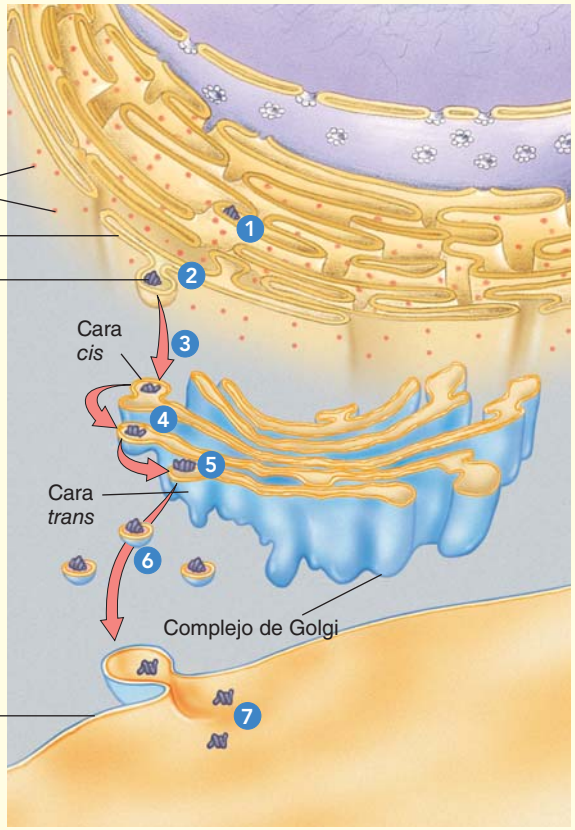


FIGURA 4-16 ***Animada*** **Transporte de proteínas dentro de la célula**

Las glucoproteínas son transportadas desde los ribosomas al interior del RE. Después se transportan al complejo de Golgi, donde son modificadas. Este diagrama muestra el paso de glucoproteínas por los compartimentos del sistema endomembranoso desde una célula caliciforme secretora de moco que reviste el intestino. El moco está formado por una compleja mezcla de proteínas y carbohidratos unidos covalentemente.

El complejo de Golgi procesa, clasifica y modifica proteínas. Los investigadores han estudiado la función del RE, del complejo de Golgi y de otros orgánulos mediante el marcaje radiactivo con moléculas sintetizadas recientemente y se puede observa su movimiento en la célula. La ruta general es desde los ribosomas a la luz del RE rugoso, después al complejo de Golgi y de allí a su destino final (**FIGURA 4-16**).

Las proteínas que se ensamblan con precisión son transportadas desde el RE rugoso a la cara *cis* del complejo de Golgi en pequeñas vesículas de transporte formadas a partir de la membrana del RE. Las vesículas de transporte se fusionan entre sí para formar grupos que se mueven a lo largo de los microtúbulos (estructuras del citoesqueleto) hasta el complejo de Golgi. ¿Qué ocurre con las moléculas de glucoproteína liberadas en el complejo de Golgi? Una hipótesis sostiene que las glucoproteínas son rodeadas por nuevas vesículas que las transportan desde un compartimento a otro dentro del complejo de Golgi. Una hipótesis alternativa postula que las propias cisternas pueden moverse desde las posiciones *cis* a las *trans*. Ambas hipótesis pueden ser correctas: las glucoproteínas pueden transportarse por ambos métodos.

Independientemente de cómo se mueven las proteínas a través del complejo de Golgi, mientras se modifican de diversas formas dan lugar a la formación de moléculas biológicas complejas. Por ejemplo, se puede modificar el carbohidrato que forma parte de una glucoproteína (que se agregó primero a las proteínas en el RE rugoso). En algunos casos, el carbohidrato puede constituir una "señal de clasificación", algo así como un código postal celular que etiqueta la proteína, dirigiéndola a un orgánulo específico.

Las glucoproteínas son empaquetadas en vesículas de transporte en la cara *trans*. Estas vesículas se desprenden de la membrana del complejo de Golgi y transportan su contenido a un destino específico. Las vesículas que transportan productos de exportación de la célula se fusionan con la membrana plasmática. La membrana de la vesícula pasa a formar parte de la membrana plasmática y las glucoproteínas se secretan desde la célula. Otras vesículas pueden almacenar glucoproteínas para secretarlas en otro momento e incluso otras se dirigen a diversos orgánulos del sistema endomembranoso. En resumen, a continuación se presenta la secuencia típica seguida por una glucoproteína destinada a ser secretada por la célula:

Síntesis de polipéptidos en los ribosomas ⟶ ensamblaje de proteínas y adición de carbohidratos en la luz del RE ⟶ las vesículas de transporte llevan las glucoproteínas hasta el complejo de Golgi (cara *cis*) ⟶ modificación adicional de las glucoproteínas en el complejo de Golgi ⟶ en la cara *trans*, las glucoproteínas se empaquetan en vesículas de transporte ⟶ transporte de las *glucoproteínas* a la membrana plasmática ⟶ liberación del contenido desde la célula

Los lisosomas son compartimentos para la digestión

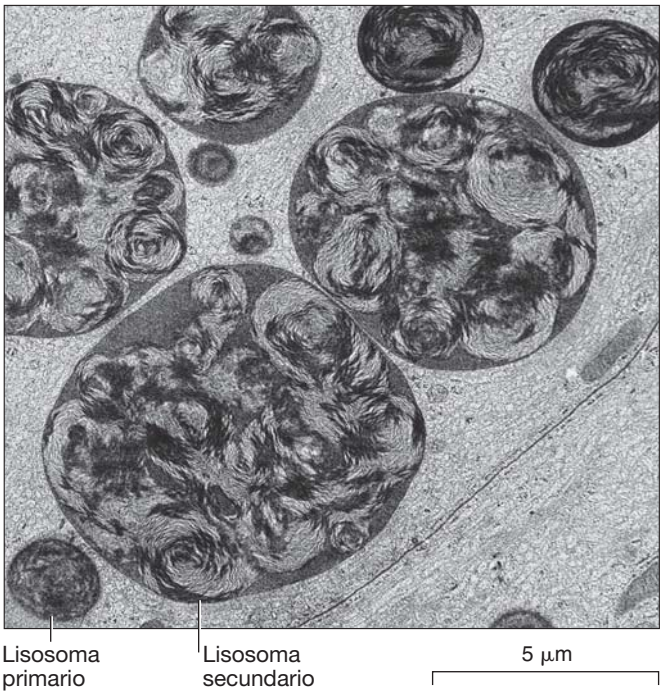
Los **lisosomas** son pequeños sacos de enzimas digestivas que se dispersan en el citoplasma de la mayoría de las células animales (**FIGURA 4-17**). Los investigadores han identificado aproximadamente 40 enzimas digestivas diferentes en los lisosomas.

Ya que las enzimas lisosomales son activas en condiciones de preferencia ácidas, los lisosomas mantienen un pH de aproximadamente 5 en su interior. Las potentes enzimas y el bajo pH que mantiene el lisosoma proporcionan un excelente ejemplo de la importancia de la separación de funciones dentro de la célula en diferentes compartimentos. Bajo la mayoría de las condiciones normales, la membrana del lisosoma limita sus enzimas y sus acciones. Sin embargo, algunas formas de daño tisular están relacionadas con "fugas" de los lisosomas.

Los *lisosomas primarios* se forman mediante la gemación a partir del complejo de Golgi. Sus enzimas hidrolíticas se sintetizan en el RE rugoso. A medida que estas enzimas pasan por la luz del RE, se agregan azúcares a cada molécula, señalizando su unión al lisosoma. Esta señal permite que el complejo de Golgi clasifique las enzimas que enviará a los lisosomas y las que exportará al exterior de la célula.

Las bacterias (o restos de ellas) ingeridas por los fagocitos son incluidas en una vesícula formada a partir de la membrana plasmática. Uno o más lisosomas primarios se fusionan con la vesícula que contiene el material ingerido, formando una vesícula más grande denominada *lisosoma secundario*. Las potentes enzimas de los lisosomas secundarios entran en contacto con las moléculas ingeridas y las degradan en sus componentes. En ciertas condiciones, los lisosomas degradan orgánulos y permiten que sus componentes se reciclen o se utilicen como fuente de energía.

En ciertas enfermedades genéticas humanas, conocidas como *enfermedades por almacenamiento lisosomal*, una de las enzimas digestivas normalmente presente en los lisosomas, está ausente. Su sustrato (una sustancia que la enzima degradaría en condiciones normales) se acumula en los lisosomas, interfiriendo, en último extremo, con las actividades de la célula. Un ejemplo es la enfermedad de Tay-Sachs, enfermedad hereditaria en la que un lípido normal no puede degradarse en las células del encéfalo (se analiza en el capítulo 16). La acumulación de este lípido en las células del cerebro causa retraso mental, ceguera y muerte antes de los 4 años de edad.



Don Fawcett/Photo Researchers, Inc.

FIGURA 4-17 **Lisosomas**
Las vesículas oscuras en esta MET son lisosomas, compartimentos que separan potentes enzimas digestivas del resto de la célula. Los lisosomas primarios se forman por gemación a partir del complejo de Golgi. Cuando un lisosoma encuentra y capta material para digerir se conoce como lisosoma secundario. Las vesículas grandes mostradas aquí son lisosomas secundarios que contienen diversos materiales que están siendo digeridos.

Las vacuolas son grandes sacos llenos de fluido con diversas funciones

Aunque los lisosomas se han identificado en casi todas las clases de células animales, los biólogos no los han identificado en células vegetales y de hongos. Muchas de las funciones de los lisosomas en las células animales, son realizadas en las células vegetales y de los hongos por unos sacos grandes aislados y rodeados de membrana llamados **vacuolas**. La membrana de la vacuola, que es parte del sistema endomembranoso, se llama **tonoplasto**. El término *vacuola*, que significa "vacío", se refiere al hecho de que estos orgánulos no tienen estructura interna. Aunque algunos biólogos utilizan el término *vacuola* y *vesícula* en forma indistinta, las vacuolas normalmente son estructuras más grandes, algunas veces producidas por la fusión de muchas vesículas.

Las vacuolas tienen una función importante en el crecimiento y desarrollo de las plantas. Las células vegetales inmaduras generalmente son pequeñas y contienen muchas vacuolas pequeñas. A medida que se acumula el agua en estas vacuolas, tienden a combinarse formando una gran vacuola central. La célula vegetal aumenta su tamaño principalmente añadiendo agua a su vacuola central. Hasta el 80% del volumen de una célula vegetal puede estar ocupado por una gran vacuola central que contiene agua, así como alimento almacenado, sales, pigmentos y residuos metabólicos (vea las figuras 4-7 y 4-9). La vacuola puede servir como un compartimento de almacenamiento de compuestos inorgánicos. En las semillas, las vacuolas almacenan moléculas como proteínas.

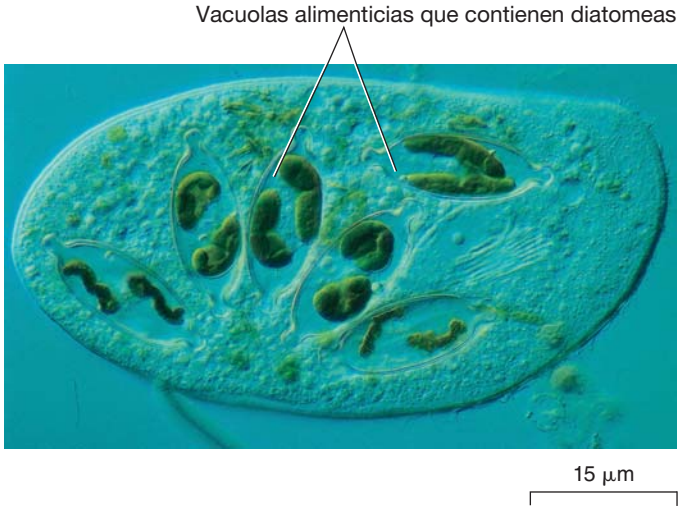
Puesto que la vacuola contiene una alta concentración de solutos (materiales disueltos), toma agua y empuja hacia fuera la pared celular. Esta presión hidrostática, llamada *presión de turgencia*, proporciona mucha de la resistencia mecánica de las células vegetales. La vacuola es importante para el mantenimiento de la homeostasis. Por ejemplo, ayuda a mantener el pH adecuado captando el exceso de iones hidrógeno.

Las plantas carecen de órganos para la eliminación de residuos metabólicos tóxicos. Las vacuolas vegetales se asemejan a los lisosomas respecto al contenido de enzimas hidrolíticas y residuos degradados, así como orgánulos deteriorados y otros componentes celulares. Los residuos se pueden reciclar en la vacuola o pueden agregarse y formar pequeños cristales dentro de ésta. También pueden almacenar compuestos nocivos para los herbívoros (animales que se alimentan de plantas) en algunas vacuolas vegetales como medio de defensa.

Las vacuolas también están presentes en muchos tipos de célula animales y en protistas unicelulares como protozoarios. La mayoría de los protozoarios tiene **vacuolas alimenticias** que se fusionan con los lisosomas que digieren el alimento (**FIGURA 4-18**). Algunos protozoarios también tienen **vacuolas contráctiles**, que eliminan el exceso de agua de la célula (se analiza en el capítulo 26).

Los peroxisomas metabolizan compuestos orgánicos pequeños

Los **peroxisomas** son orgánulos rodeados con una membrana, contienen enzimas que catalizan una variedad de reacciones metabólicas en



M. I. Walker/Photo Researchers, Inc.

FIGURA 4-18 MO de vacuolas alimenticias

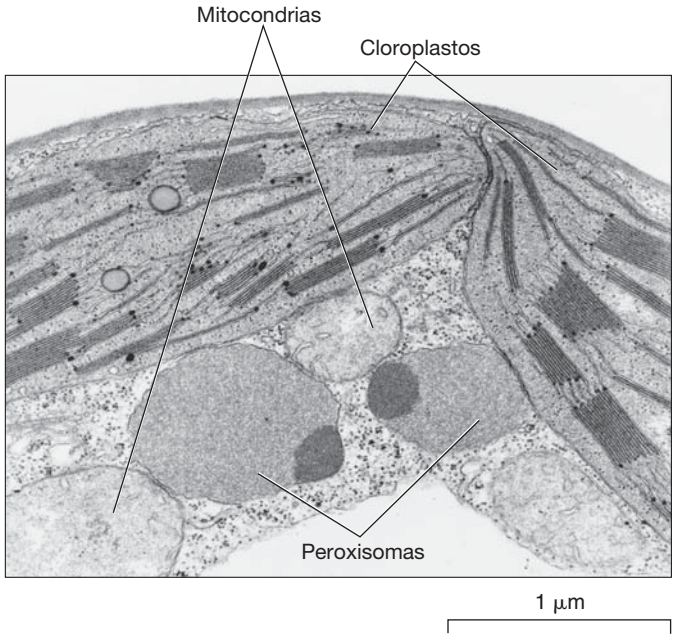
Este protista, *Chilodonella*, ha ingerido varias diatomeas, protistas fotosintéticos (*áreas oscuras*), encerrándolas en vacuolas alimenticias. A juzgar por el número de diatomeas dispersas en su interior, podría decirse que *Chilodonella* tiene un apetito más bien voraz.

las que el hidrógeno debe ser oxidado en diversos compuestos (**FIGURA 4-19**). Los peroxisomas reciben su nombre del hecho de que durante estas reacciones de oxidación producen peróxido de hidrógeno (H_2O_2). El peróxido de hidrógeno destoxifica determinados compuestos; pero si escapara de los peroxisomas, dañaría otras membranas de la célula. Los peroxisomas contienen la enzima catalasa, que rápidamente divide el exceso de peróxido de hidrógeno en agua y oxígeno, haciéndolo inocuo.

Los peroxisomas son abundantes en células que sintetizan, almacenan o degradan lípidos. Una de sus funciones principales es degradar moléculas de ácidos grasos. Los peroxisomas también sintetizan ciertos fosfolípidos que son componentes de la cubierta aislante de las células nerviosas. De hecho, se producen ciertos trastornos neurológicos cuando los peroxisomas no realizan su función. Las mutaciones que causan una síntesis anómala de la membrana del peroxisoma están ligadas a ciertas formas de retraso mental.

Cuando las células de levadura están creciendo en un medio rico en alcohol, fabrican peroxisomas grandes que contienen una enzima que degrada el alcohol. Los peroxisomas de las células hepáticas y renales humanas destoxifican ciertos compuestos tóxicos, como el etanol, el alcohol de las bebidas alcohólicas.

En las semillas de plantas, peroxisomas especializados, llamados *glioxisomas*, contienen enzimas que convierten las grasas almacenadas en azúcares. Los azúcares son utilizados por la planta joven como fuente de energía y como componente para sintetizar otros compuestos. Las células animales carecen de glioxisomas, por lo que no pueden convertir los ácidos grasos en azúcares.



E. H. Newcomb and S. E. Frederick/Biological Photo Service

FIGURA 4-19 Peroxisomas

En esta MET de una célula de hoja del tabaco (*Nicotiana tabacum*), los peroxisomas están en estrecha asociación con cloroplastos y mitocondrias. Estos orgánulos pueden cooperar para realizar algunos procesos metabólicos.

Las mitocondrias y los cloroplastos son orgánulos que convierten la energía

La energía que una célula obtiene de su entorno normalmente está en forma de energía química en las moléculas alimenticias (como la glucosa) o en forma de energía de la luz. Estos tipos de energía deben convertirse en formas que la célula pueda usar de manera conveniente. Parte de la energía se convierte en el citosol, pero en las mitocondrias y en los cloroplastos (orgánulos especializados en facilitar la conversión de energía de una forma a otra) tienen lugar otros tipos de conversiones.

La energía química se almacena normalmente en forma de ATP. Recuerde del capítulo 3 que la energía química del ATP puede utilizarse para diversas reacciones químicas en la célula. En la **FIGURA 4-20** se resumen las principales actividades que tienen lugar en la mitocondria y en el cloroplasto. Las mitocondrias se encuentran en la mayoría de las células eucariotas (incluso en algas y plantas), y los cloroplastos, se encuentran sólo en las células de algas y de ciertas células vegetales.

Las mitocondrias y los cloroplastos crecen y se reproducen por sí solos. Contienen cadenas cortas de ADN que codifican un pequeño número de proteínas que se encuentran en estos orgánulos. Estas proteínas se sintetizan en los ribosomas de las mitocondrias o de los cloroplastos, que son similares a los ribosomas de procariotas. La existencia de un grupo independiente de ribosomas y de moléculas de ADN en mitocondrias y cloroplastos, y su semejanza en cuanto a tamaño con muchas bacterias, apoya la hipótesis de la **endosimbiosis seriada** (analizada en los capítulos 21 y 26; vea las figuras 21-8 y 26-2). Según esta hipótesis, las mitocondrias y los cloroplastos evolucionaron a partir de procariotas que adquirieron como residencia el interior de células eucariotas más grandes. Finalmente, estas procariotas simbióticas perdieron la capacidad de funcionar como organismos autónomos.

Las mitocondrias producen ATP a través de la respiración celular

Prácticamente todas las células eucariotas (plantas, animales, hongos y protistas) contienen orgánulos complejos llamados **mitocondrias**. En estos orgánulos ocurre la **respiración aerobia**, proceso que requiere

PUNTO CLAVE Las mitocondrias y los cloroplastos convierten la energía en formas que puedan utilizar las células.

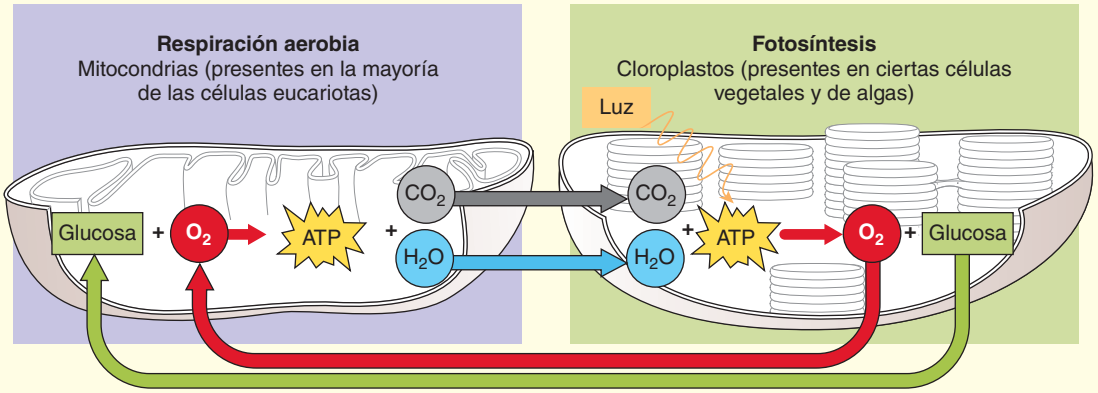


FIGURA 4-20 Respiración celular y fotosíntesis

La respiración celular ocurre en la mitocondria de prácticamente todas las células eucariotas. En este proceso, parte de la energía química de la glucosa se transfiere al ATP. La fotosíntesis, que se lleva a cabo en los cloroplastos de algunas células vegetales y de células de algas, convierte la energía de la luz en ATP y en otras formas de energía química. Esta energía se utiliza para sintetizar glucosa a partir de dióxido de carbono y agua.

oxígeno y que incluye la mayoría de las reacciones que convierten la energía química presente en ciertos alimentos, en ATP (se analiza en el capítulo 8). Durante la respiración aerobia, se liberan átomos de carbono y oxígeno de las moléculas alimenticias como la glucosa, y se convierten en dióxido de carbono y agua.

Las mitocondrias son más numerosas en células muy activas, por tanto, tienen altas necesidades energéticas. En una única célula se han contado hasta 1000 mitocondrias. Estos orgánulos varían en cuanto a tamaño, oscilando de 2 a 8 μm de longitud, y cambian de forma y tamaño con rapidez. Normalmente las mitocondrias generan otras mitocondrias por crecimiento y subsecuente división.

Cada mitocondria está rodeada por una membrana doble que forma dos compartimentos *diferentes* dentro del orgánulo: el espacio intermembrana y la matriz mitocondrial (**FIGURA 4-21**; se darán descripciones más detalladas de la estructura de la mitocondria en el capítulo 8). El **espacio intermembrana** es el compartimento que se forma entre las membranas mitocondriales externa e interna. La **matriz** mitocondrial, es el compartimento limitado por la membrana mitocondrial interna, contiene enzimas que degradan las moléculas alimenticias y convierten su energía a otras formas de energía química.

La **membrana mitocondrial externa** es lisa y permite el paso de muchas moléculas a través de ella. Por el contrario, la **membrana mitocondrial interna** tiene numerosos pliegues y regula estrictamente el tipo de moléculas que la pueden atravesar. Los pliegues, llamados **crestas**, se extienden hacia dentro de la matriz. Las crestas aumentan considerablemente el área superficial de la membrana mitocondrial interna, proporcionando una mayor superficie para las reacciones químicas que transforman la energía química de las moléculas alimenticias en energía de ATP. La membrana contiene las enzimas y otras proteínas necesarias para estas reacciones.

Las mitocondrias tienen una función importante en la muerte celular programada o **apoptosis**. A diferencia de la **necrosis**, que es una muerte celular que no se controla que causa inflamación y daños a

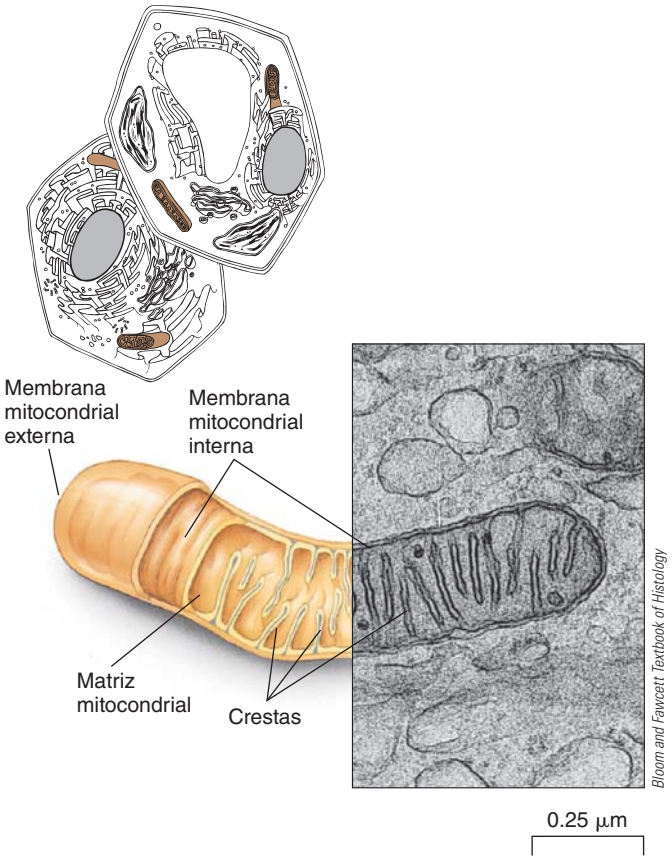


FIGURA 4-21 ***Animada*** **Mitocondrias**

La respiración aerobia ocurre dentro de las mitocondrias. Las crestas son evidentes tanto en la MET como en los dibujos. Los dibujos muestran la relación entre las membranas mitocondriales interna y externa.

otras células, la apoptosis es una parte normal del desarrollo y mantenimiento. Por ejemplo, durante la metamorfosis de renacuajo a rana, las células de la cola del renacuajo tienen que morir. La mano de un embrión humano está palmeada hasta que la apoptosis destruye el tejido entre los dedos. La muerte celular también se produce en el adulto. Por ejemplo, las células que no son funcionales ya que han envejecido o están dañadas se destruyen y se remplazan por células nuevas.

Las mitocondrias inician la muerte celular de varias formas diferentes. Por ejemplo, pueden interferir con el metabolismo energético o activar enzimas que intervienen en la destrucción celular. Cuando la mitocondria está dañada, se abren grandes poros en su membrana y el citocromo *c*, una proteína importante en la producción de energía, se libera al citoplasma. El citocromo *c* desencadena la apoptosis activando enzimas conocidas como **caspasas** que inician la descomposición de sustancias vitales de la célula.

Una inhibición inapropiada de la apoptosis puede contribuir a diversas enfermedades, incluso cáncer. Por otro lado, demasiada apoptosis puede provocar la eliminación de células necesarias y conducir a la muerte de células cerebrales asociadas a la enfermedad de Alzheimer, enfermedad de Parkinson y apoplejía. Las mutaciones que promueven las apoptosis pueden ser un importante mecanismo en el envejecimiento de los mamíferos. Las compañías farmacéuticas están desarrollando fármacos que bloquean la apoptosis. Sin embargo la dinámica celular es extremadamente compleja y el bloqueo de la apoptosis podría conducir a un hecho fatal, incluso la necrosis.

Cada mitocondria de una célula de mamífero tiene de cinco a 10 moléculas idénticas de ADN circular, lo que representa hasta el 1% del ADN total de la célula. El ADN mitocondrial muta con mucha más frecuencia que el ADN nuclear. Las mutaciones del ADN mitocondrial se han asociado con ciertas enfermedades genéticas, incluso en una forma de ceguera juvenil y ciertos tipos de degeneración muscular progresiva. La mitocondria también afecta la salud y el envejecimiento al perder electrones. Estos electrones forman **radicales libres**, que son compuestos tóxicos muy reactivos con otros electrones desapareados. Los electrones se unen con otros compuestos en la célula, interfiriendo con su función normal.

Los cloroplastos convierten la energía de la luz en energía química por medio de la fotosíntesis

Las células de ciertas plantas y de algas realizan la **fotosíntesis**, un conjunto de reacciones durante las cuales la energía de la luz se transforma en energía química en forma de glucosa y otros carbohidratos. Los **cloroplastos** son orgánulos que contienen **clorofila**, un pigmento verde que atrapa la energía de la luz para la fotosíntesis. Los cloroplastos también contienen diversos pigmentos amarillos y anaranjados conocidos como **carotenoides**, que absorben la luz (vea el capítulo 3). Un alga unicelular puede tener un único cloroplasto grande, mientras que cada célula de una hoja puede tener de 20 a 100. Los cloroplastos tienden a ser algo más grandes que las mitocondrias, con longitudes que oscilan desde aproximadamente 5 a 10 μm o más.

Los cloroplastos son estructuras con forma normalmente de disco y, al igual que las mitocondrias, tienen un sistema de membranas plegadas (**FIGURA 4-22**; se dará una descripción más detallada de la estructura de los cloroplastos en el capítulo 9). Las dos membranas encierran el cloroplasto y lo separan del citosol. La membrana interna rodea un espacio lleno de líquido llamado **estroma**, que contiene enzimas. Estas enzimas producen carbohidratos a partir de dióxido de carbono y agua, utilizando la energía captada por la luz del Sol. Suspendido en el estroma, se encuentra un sistema de membranas internas que consisten en grupos de sacos aplanados en forma de disco conectados entre sí llamados **tilacoides**. Los tilacoides están organizados en pilas llamadas **grana.**

Las membranas tilacoidales encierran los compartimentos más internos del cloroplasto, la **luz del tilacoide**. La clorofila está presente en las membranas tilacoidales que, al igual que las membranas mitocondriales internas, están implicadas en la formación de ATP. La energía absor-

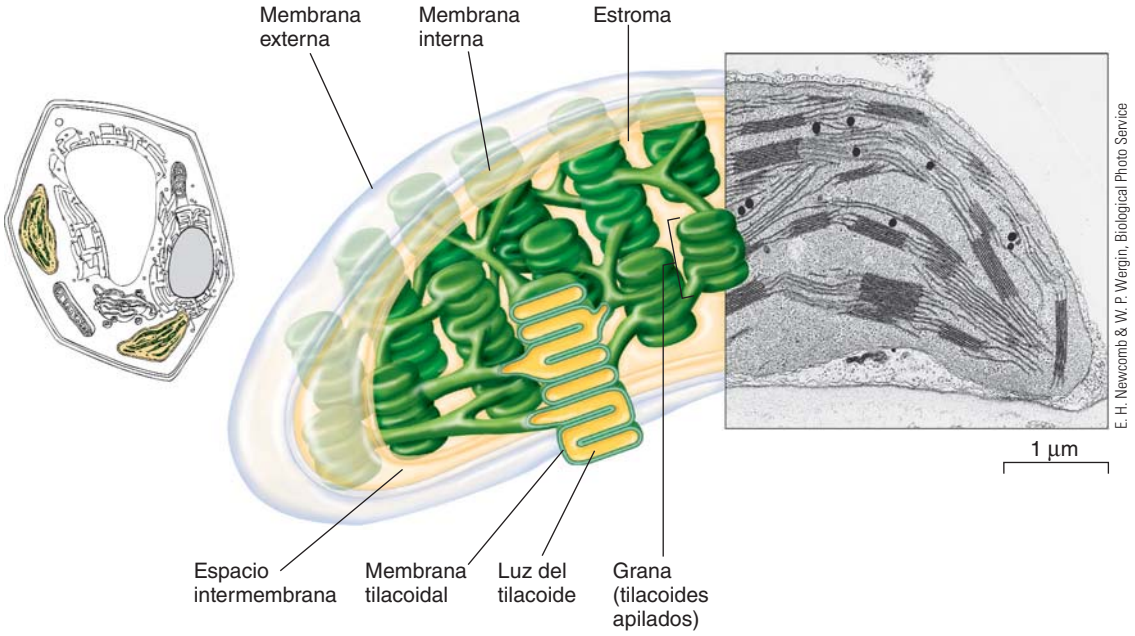


FIGURA 4-22 ***Animada*** **El cloroplasto, orgánulo de la fotosíntesis**

La MET muestra parte de la estructura de un cloroplasto de una célula de la hoja del maíz. La clorofila y otros pigmentos fotosintéticos están en la membrana tilacoidal. El corte en una grana muestra la luz del tilacoide. La membrana interna del cloroplasto puede o no tener continuidad con la membrana tilacoidal (*como se muestra*).

bida de la luz solar por las moléculas de clorofila excita a los electrones; entonces la energía de estos electrones excitados se utiliza para producir ATP y otras moléculas que transfieren energía química.

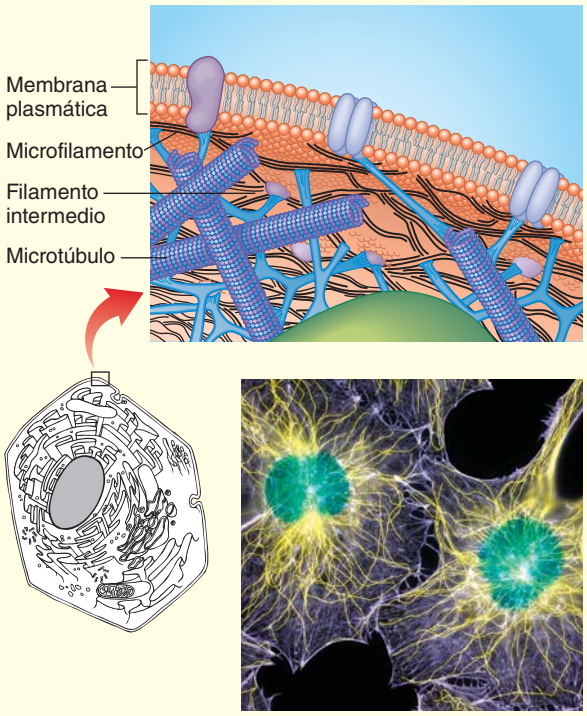
Los cloroplastos pertenecen a un grupo de orgánulos, conocidos como **plastidios** o **plastos**, que producen y almacenan materiales alimenticios en las células vegetales y de algas. Todos los plastidios se desarrollan a partir de **proplastidios**, orgánulos precursores que se encuentran en células vegetales menos especializadas, especialmente en tejidos no desarrollados en crecimiento. Dependiendo de las funciones específicas que finalmente tendrá una célula, sus proplastidios se pueden desarrollar en diversos plastidios maduros especializados. Son orgánulos extremadamente versátiles; de hecho, bajo determinadas condiciones, incluso los plastidios maduros pueden cambiar de una forma a otra.

Los cloroplastos se producen cuando los proplastidios se estimulan por la exposición a la luz. Los **cromoplastos** contienen pigmentos que dan a ciertas flores y frutos sus colores característicos; estos colores atraen a los animales que sirven como polinizadores o como mecanismos de dispersión de las semillas. Los **leucoplastos** son plastidios sin pigmento; incluyen **amiloplastos** (vea la figura 3-9), que almacenan almidón en las células y en muchas semillas, raíces y tubérculos (como las papas).

Repaso

- ¿En qué se diferencian la estructura y la función del RE rugoso y del RE liso?
- ¿Cuáles son las funciones del complejo de Golgi?
- ¿Qué secuencia de sucesos debe tener lugar para que se sintetice una proteína y después sea secretada por la célula?
- ¿En qué se parecen los cloroplastos y las mitocondrias? ¿En qué se diferencian?
- Dibuje e indique los componentes de un cloroplasto y de una mitocondria.

PUNTO CLAVE El citoesqueleto consiste en una red de varios tipos de fibras que le dan soporte a la célula y son importantes para los diferentes movimientos celulares.



© Dr. Torsten Wittmann/Photo Researchers, Inc.

FIGURA 4-23 ***Animada*** **El citoesqueleto**
Las células eucariotas tienen un citoesqueleto que consiste en redes de varios tipos de fibras, como microtúbulos, microfilamentos y filamentos intermedios. El citoesqueleto contribuye a la forma de la célula, sirve de ancla a los orgánulos y, a veces cambia rápidamente la forma de la célula durante la locomoción celular. El MO fluorescente muestra el citoesqueleto de dos fibroblastos (microtúbulos, *amarillo*, microfilamentos, *azul*, núcleos, *verde*).

4.6 EL CITOESQUELETO

OBJETIVOS DE APRENDIZAJE

12 Describir la estructura y las funciones del citoesqueleto.
13 Comparar cilios y flagelos y describir sus funciones.

Al observar las células que crecen en el laboratorio, los científicos ven que éstas cambian frecuentemente de forma y que muchos tipos de ellas se mueven. El **citoesqueleto**, una densa red de fibras de proteína, proporciona a las células su resistencia mecánica, su forma y su capacidad para moverse (**FIGURA 4-23**). El citoesqueleto también participa en la división celular y en el transporte de materiales dentro de la célula.

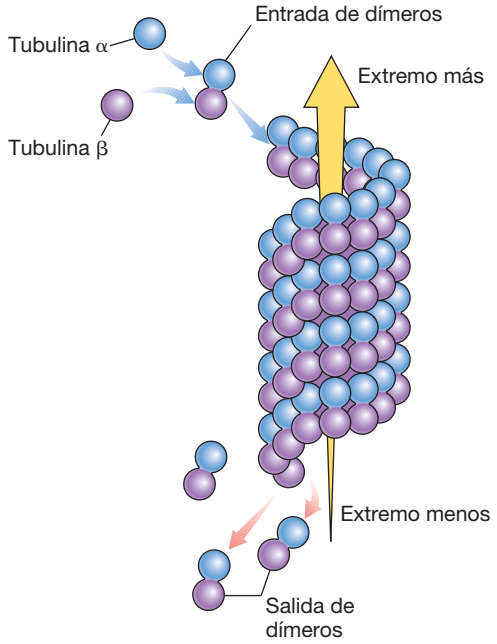
El citoesqueleto es muy dinámico y está en continuo cambio. Su armazón está constituido por tres tipos de filamentos de proteína: microtúbulos, microfilamentos y filamentos intermedios. Tanto microfilamentos como microtúbulos están formados por subunidades de proteínas globulares (en forma de perlas) que se pueden ensamblar y desensamblar rápidamente. Los filamentos intermedios están formados por subunidades de proteínas fibrosas y son más estables que los microtúbulos y los microfilamentos.

Los microtúbulos son cilindros huecos

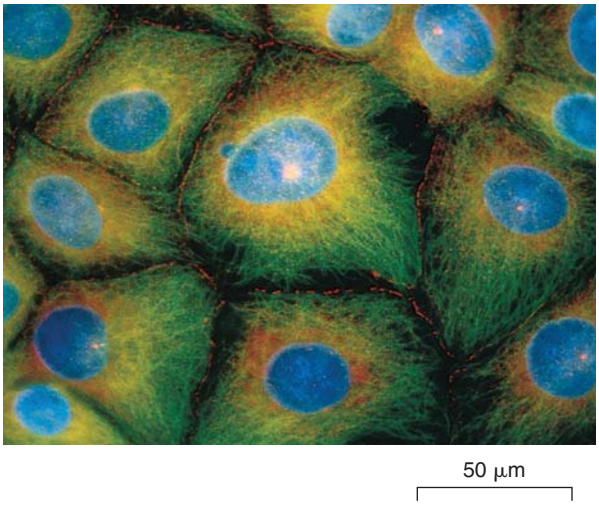
Los **microtúbulos**, los filamentos más gruesos del citoesqueleto, son rígidos, tienen forma de cilindros huecos con un diámetro externo de aproximadamente 25 nm y hasta varios micrómetros de longitud. Además de tener una función estructural en el citoesqueleto, son extremadamente adaptables y están implicadas en el movimiento de los cromosomas durante la división celular. Sirven como vías de transporte para otras varias clases de movimiento intracelular y son los principales componentes estructurales de cilios y flagelos, estructuras especializadas utilizadas en determinados movimientos celulares.

Los microtúbulos consisten en dos formas de la proteína **tubulina**: tubulina-α y tubulina-β. Estas proteínas se combinan para formar un dímero (recuerde del capítulo 3 que un dímero se forma a partir de la asociación de dos unidades más simples, que se conocen como monómeros). Un microtúbulo se alarga a medida que se agregan dímeros de tubulina (**FIGURA 4-24**). Los microtúbulos se acortan y desensamblan al retirar dímeros, que se reciclan para formar nuevos microtúbulos. Cada microtúbulo tiene polaridad y sus dos extremos se conocen como extremo *más* y extremo *menos*. El extremo más, se alarga con mayor rapidez.

También son importantes otras proteínas para la función de los microtúbulos. Las **proteínas asociadas a los microtúbulos** (**MAP**) se clasifican en dos grupos: MAP estructurales y MAP motoras. Las *MAP estructurales* pueden ayudar a regular el ensamblaje de microtúbulos y



(a) Los microtúbulos se forman en la célula por la adición de dímeros de tubulina-α y tubulina-β a un extremo del cilindro hueco. Observe que el cilindro tiene polaridad. El extremo que se muestra en la parte superior de la figura es el de crecimiento rápido (extremo más); el extremo opuesto conocido como extremo menos. Cada vuelta de la espiral requiere 13 dímeros.



(b) El MO fluorescente muestra los microtúbulos en verde. Un centro organizador de microtúbulos (*punto rosa*) es visible al lado o sobre la mayor parte de los núcleos de células (*azul*).

FIGURA 4-24 Organización de los microtúbulos

entrelazan los microtúbulos con otros polímeros del citoesqueleto. Las *MAP motoras* utilizan la energía del ATP para producir movimiento.

¿Cuáles son los mecanismos que permiten a los orgánulos y a otros materiales moverse dentro de la célula? Las células nerviosas normalmente tienen largas prolongaciones llamadas axones, que transmiten señales a otras células nerviosas, a las células musculares o a las células que producen hormonas. Debido a la longitud y accesibilidad de los axones y a que otras células utilizan mecanismos similares de transporte, los investigadores han utilizado el axón como modelo para estudiar el transporte de orgánulos dentro de la célula. Se ha encontrado que muchos orgánulos, como las mitocondrias y las vesículas de transporte y secretoras, se adhieren a los microtúbulos. Los microtúbulos sirven como vías de transporte a lo largo de las cuales se desplazan los orgánulos a diferentes lugares de la celula.

Una proteína motora, la **kinesina**, mueve los orgánulos hacia el extremo más de un microtúbulo (**FIGURA 4-25**). La **dineína**, otra proteína motora, transporta los orgánulos en el sentido opuesto, hacia el extremo menos. Este movimiento de la dineína se conoce como *transporte retrógrado*, para el cual también es necesario un complejo proteínico llamado *dinactina*. La dinactina es una proteína adaptadora que une la dineína al microtúbulo y al orgánulo. A veces, por ejemplo, durante el transporte de peroxisomas, las kinesinas y las dineínas pueden funcionar a la vez.

Los centrosomas y los centriolos participan en la división celular

Para que los microtúbulos actúen como soporte estructural o participen en el movimiento celular, deben anclarse a otras partes de la célula. En las células que no están en división, el extremo menos de los microtúbulos parece estar anclado a regiones llamadas **centros organizadores de microtúbulos (MTOC)**. En las células animales, el principal MTOC es el centro de la célula o **centrosoma**, una estructura importante en la división celular.

En muchas células, incluyendo casi todas las células animales, el centrosoma contiene dos estructuras llamadas **centriolos** (**FIGURA 4-26**). Estas estructuras se orientan perpendicularmente entre sí. Se conocen como *estructuras* 9 × 3 ya que están formadas por nueve grupos de tres microtúbulos unidos (tripletes), que se organizan formando un cilindro hueco. Los centriolos se duplican antes de la división celular y pueden estar implicados en algún tipo de ensamblaje de microtúbulos. La mayoría de las células vegetales y de las células fúngicas tiene un MTOC, pero carecen de centriolos. Esto sugiere que los centriolos no son esenciales para la mayoría de los procesos de ensamblaje de microtúbulos y que existen mecanismos alternativos presentes.

La habilidad de microtúbulos para ensamblar y desensamblar se ve rápidamente durante la división celular, cuando gran parte del citoesqueleto se desensambla (vea el capítulo 10). En ese momento, las subunidades de tubulina se organizan en una estructura denominada **huso mitótico**, que sirve como soporte para la distribución ordenada de los cromosomas durante la división celular.

Los cilios y los flagelos están compuestos de microtúbulos

Estas delgadas estructuras móviles, importantes para el movimiento celular se proyectan desde la superficie de muchas células. Si una célula tiene uno o sólo unos pocos de estos apéndices y además son largos (por lo general de aproximadamente 200 μm) con respecto al tamaño de la célula, se llaman **flagelos**. Si la célula tiene muchos apéndices cortos (en general de 2 a 10 μm), éstos se llaman **cilios**.

Los cilios y flagelos ayudan a los organismos unicelulares y multicelulares pequeños a moverse en un entorno acuoso. En animales y en ciertas plantas, los flagelos sirven como cola de los espermatozoides. En los animales, los cilios se encuentran en las superficies de las células que tapizan los conductos internos del cuerpo (tal como las vías respiratorias). Estas células utilizan los cilios para mover líquidos y partículas a través de la superficie celular. Los investigadores han demostrado que los cilios también sirven como antenas receptoras de algunas células y desempeñan funciones importantes en la señalización de la célula.

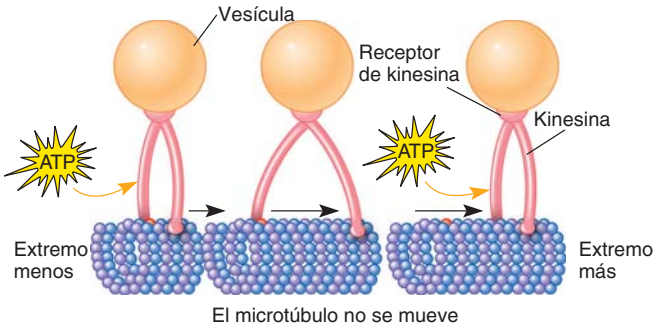


FIGURA 4-25 ***Animada*** **Un modelo de un motor de kinesina**
Una molécula de kinesina se une a un receptor específico de una vesícula. La energía del ATP permite que la molécula de kinesina cambie su conformación y "camine" sobre el microtúbulo, portando a la vesícula (se ha exagerado la relación de tamaños para mayor claridad).

Los cilios y flagelos de las células eucariotas son estructuralmente similares (pero distintos de los flagelos bacterianos). Cada uno consiste en un tallo esbelto y cilíndrico, cubierto por una extensión de la membrana plasmática. El centro del tallo contiene un grupo de microtúbulos organizados de manera que hay nueve pares de túbulos enlazados alrededor de la circunferencia y dos microtúbulos no emparejados en el centro (**FIGURA 4-27**). Este *arreglo* 9 + 2 de los microtúbulos es característico de prácticamente todos los cilios y flagelos de células eucariotas.

Los microtúbulos de los cilios y flagelos se mueven al deslizarse por parejas uno con respecto al otro. La fuerza de deslizamiento es generada por las proteínas motoras dineína, más la energía del ATP. Los "pies" de la dineína mueven los pares de microtúbulos formando y rompiendo sucesivamente puentes cruzados sobre los pares de microtúbulos adyacentes. Cada par de microtúbulos "camina" a lo largo de su vecino. Las flexibles proteínas enlazadoras que hay entre los pares de microtúbulos evitan que éstos se deslicen muy lejos. Como resultado, esta acción motora hace que los microtúbulos se flexionen (vea la figura 4-27e) y se deslicen. Los cilios suelen moverse como los brazos de un nadador, alternando movimientos de empuje y de recuperación en la dirección opuesta. Ejercen una fuerza paralela a la superficie celular. Por otra parte un flagelo se mueve como un látigo, ejerciendo una fuerza perpendicular a la superficie celular.

Cada cilio o flagelo está anclado a la célula por un **cuerpo basal**, que posee nueve grupos de tres microtúbulos arreglados u organizados en forma cilíndrica (*estructura* 9 3 3). Al parecer, el cuerpo basal es la estructura organizadora del cilio o del flagelo cuando se inicia la formación de éste. Sin embargo, se ha demostrado experimentalmente que conforme se produce su crecimiento las subunidades de tubulina se agregan mucho más rápido a las puntas de los microtúbulos que a la base.

Parece que los cuerpos basales y los centriolos están relacionados funcional y estructuralmente. De hecho, los centriolos son típicos de las células de organismos eucariotas que producen células flageladas o ciliadas; entre éstas se encuentran las células de animales, algunos protistas, unos cuantos hongos y unas cuantas plantas. Tanto los cuerpos basales como los centriolos se replican a ellos mismos.

Casi todas las células de vertebrados tienen un **cilio primario**, un único cilio sobre la superficie de la célula que sirve como una antena celular. El cilio primario tiene receptores en su superficie que se unen con moléculas específicas fuera de la célula o en las superficies de otras células. Investigaciones recientes indican que los cilios primarios desempeñan una función importante en muchas vías de señalización que regulan el crecimiento y la especialización de las células durante el desarrollo embrionario. Los cilios primarios también ayudan a mantener los tejidos sanos. El mal funcionamiento de los cilios primarios se ha asociado con varias enfermedades humanas, incluyendo defectos en el desarrollo, degeneración de la retina, y la enfermedad renal poliquística.

(a) En la MET los centriolos están colocados perpendiculares entre sí, cerca del núcleo de una célula animal que no está dividida.

(b) Observe el arreglo 9 × 3 de los microtúbulos. El centriolo de la derecha se ha cortado transversalmente.

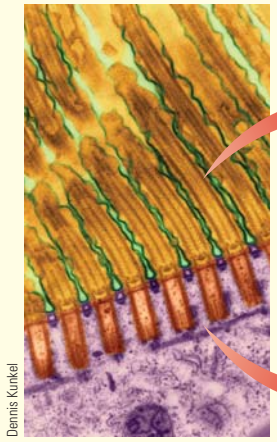
FIGURA 4-26 **Centriolos**

Los microfilamentos están compuestos de cadenas entrelazadas de actina

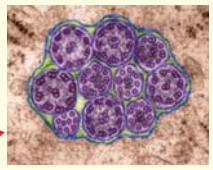
Los **microfilamentos**, también llamados *filamentos de actina*, son fibras resistentes y flexibles de unos 7 nm de diámetro. Cada microfilamento consiste en dos cadenas poliméricas entrelazadas compuestas de moléculas de **actina** (semejantes a perlas) (**FIGURA 4-28**). Los microfilamentos están unidos entre sí y con otras proteínas a través de proteínas enlazadoras. Forman haces de fibras que dan soporte mecánico a diversas estructuras celulares.

En muchas células, es visible una red de microfilamentos justo dentro de la cara interna de la membrana plasmática, una región denominada **cor-**

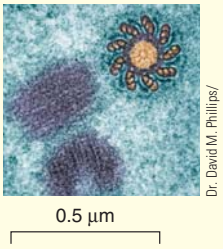
PUNTO CLAVE **Un cilio consiste en un arreglo de microtúbulos 9 + 2 (nueve pares en la circunferencia y dos en el centro) rodeados por la membrana plasmática; la proteína dineína mueve los microtúbulos formando y rompiendo sucesivamente puentes cruzados sobre los pares de microtúbulos adyacentes.**



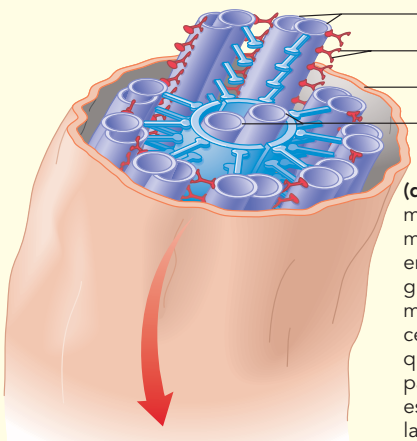
(a) MET de una sección longitudinal de los cilios y cuerpos basales del protista de agua dulce, *Paramecium*. Algunos de los microtúbulos del interior están visibles.



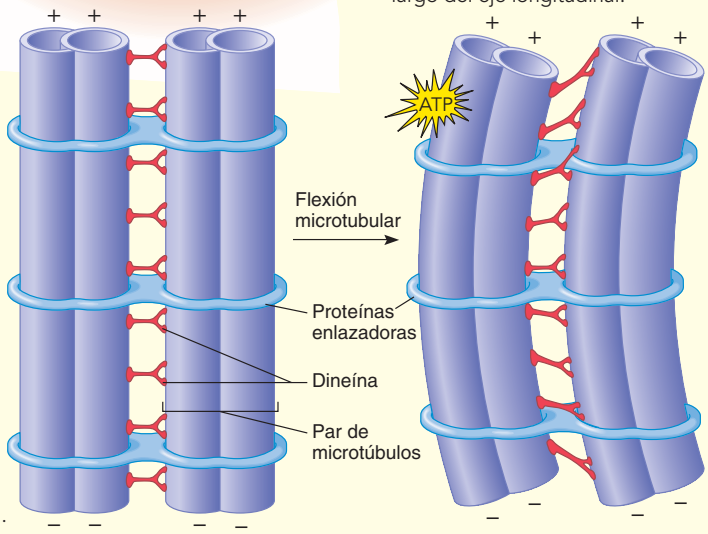
(b) MET de secciones transversales de cilios que muestran el arreglo 9 + 2.



(c) MET de un corte transversal de un cuerpo basal que muestra la estructura 9 × 3.



(d) Esta representación en 3-D muestra los nueve pares de microtúbulos adheridos (dobletes) enlazados y dispuestos o arreglados en un cilindro, con dos microtúbulos no enlazados en el centro. Los "pies" de dineína, que se muestran muy espaciados para mayor claridad, realmente están mucho más próximos a lo largo del eje longitudinal.



(e) Los "pies" de la dineína mueven los microtúbulos de modo que un microtúbulo se desliza a lo largo de su par adyacente. Las flexibles proteínas enlazadoras entre los pares de microtúbulos evitan que los túbulos se deslicen muy rápido. En lugar de eso, la acción motora hace que los microtúbulos se inclinen, dando lugar a un movimiento de oscilación lateral.

FIGURA 4-27 ***Animada*** **Estructura y movimiento de los cilios**

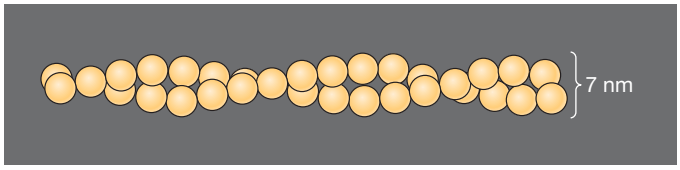
teza celular. Los microfilamentos dan a la corteza celular una consistencia parecida al gel, que se compara con el estado fluido del citosol, la parte más interna de la célula. Los microfilamentos de la corteza celular ayudan a determinar la forma de la célula y son importantes para su movimiento.

Los microfilamentos en sí no pueden contraerse, pero pueden generar movimiento ensamblándose y desensamblándose rápidamente. Las células musculares tienen dos tipos de filamentos especializados, uno compuesto sobre todo de la proteína **miosina** y otro compuesto principalmente de la proteína actina. El ATP unido a la miosina proporciona energía para la contracción muscular. Cuando el ATP se hidroliza a ADP, la miosina se une a la actina y hace que los microfilamentos se deslicen. Cuando miles de filamentos se deslizan de esta forma, las células musculares se acortan. De este modo, el ATP, la actina y la miosina generan las fuerzas que participan en la contracción muscular (se analiza en el capítulo 40).

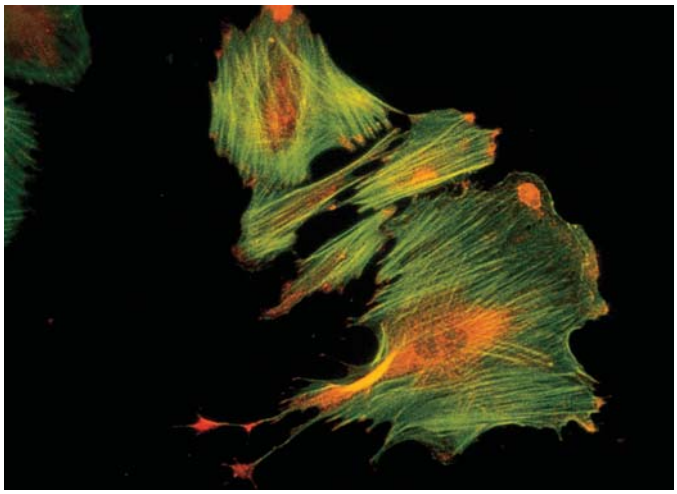
En células no musculares, la actina también se asocia con la miosina para formar estructuras contráctiles que intervienen en diversos movimientos celulares. Por ejemplo, en la división de células animales, la contracción de un anillo de actina asociada con miosina constriñe a la célula, formándose dos células hijas (se analiza en el capítulo 10).

Algunas células cambian de forma rápidamente en respuesta a cambios en el ambiente exterior. Las amebas, los leucocitos y las células cancerosas se encuentran entre los muchos tipos de células que se arrastran a lo largo de una superficie, un proceso que incluye cambios en la forma. Estas respuestas dependen de las señales externas que afectan los microfilamentos, así como el ensamble, de los microtúbulos. Los filamentos de actina empujan la membrana plasmática hacia fuera, formando protuberancias llenas de citoplasma que se conocen como **seudópodos** ("pies falsos"). Los seudópodos se adhieren a la superficie. Las contracciones de los microfilamentos en el extremo opuesto de la célula empujan al citoplasma hacia delante en la dirección de locomoción. Los microtúbulos, la miosina y otras proteínas también parecen necesarias para el deslizamiento celular.

Como se mencionó anteriormente en el capítulo, muchos tipos de células tienen microvellosidades, que son proyecciones de la membrana plasmática que aumentan el área superficial de la célula para el transporte de materiales a través de dicha membrana. Compuestas de haces de mi-



(a) Un microfilamento está compuesto por dos cadenas entrelazadas de moléculas de actina, semejantes a perlas.



Nancy Kedersha

100 μm

(b) Muchos haces de microfilamentos (*verde*) de fibroblastos, células que se encuentran en el tejido conectivo, son evidentes en esta MO de fluorescencia.

FIGURA 4-28 Microfilamentos

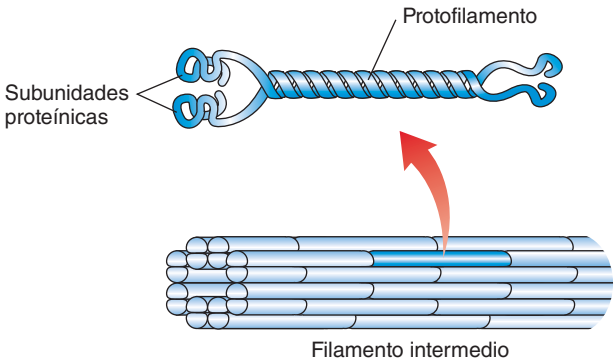
crofilamentos, las microvellosidades se extienden y retraen conforme se ensamblan y se desensamblan estos filamentos.

Los filamentos intermedios ayudan a estabilizar la forma de la célula

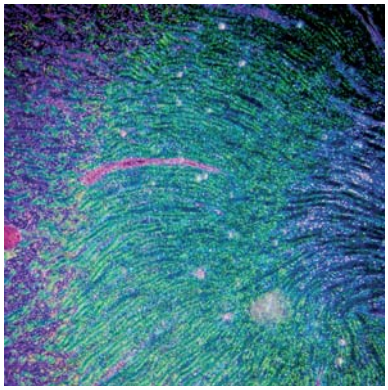
Los filamentos intermedios son fibras resistentes y flexibles de aproximadamente 10 nm de diámetro (**FIGURA 4-29**). Proporcionan resistencia mecánica y estabilizan la forma celular. Estos filamentos abundan en regiones de la célula que pueden estar sometidas a tensión mecánica aplicada desde el exterior de la célula. Los filamentos intermedios evitan el excesivo estiramiento de la célula en respuesta a fuerzas externas. Ciertas proteínas entrelazan estos filamentos con otros tipos de filamentos y establecen interacciones entre ellos.

Todas las células eucariotas tienen microtúbulos y microfilamentos, pero se sabe que sólo algunos grupos animales, como los vertebrados, tienen filamentos intermedios. Incluso cuando están presentes, estos filamentos varían ampliamente en la composición de proteínas y tamaño entre los diferentes tipos celulares y organismos. Ejemplos de filamentos intermedios son las queratinas que se encuentran en las células epiteliales de la piel de vertebrados y los neurofilamentos que se ubican en las células nerviosas de los vertebrados.

Ciertas mutaciones en los genes que codifican los filamentos intermedios debilitan a la célula y se asocian con varias enfermedades. Por ejemplo, en la enfermedad neurodegenerativa denominada esclerosis lateral amiotrófica (ELA, o enfermedad de Lou Gehrig), se han identificado neurofilamentos anómalos en las células nerviosas que controlan



(a) Los filamentos intermedios son fibras flexibles de aproximadamente 10 nm de diámetro. Cada filamento intermedio está constituido por componentes llamados protofilamentos, compuestos de subunidades proteínicas enrolladas.



© Pan Xunbin/Shutterstock

(b) Los filamentos intermedios están teñidos de color verde en esta célula aislada de un cultivo de tejido.

FIGURA 4-29 Filamentos intermedios

los músculos. Esta condición interfiere con el transporte normal de materiales en las células nerviosas, lo que conduce a su degeneración. La pérdida de la función muscular resultante es normalmente mortal.

Repaso

- ¿Cuáles son las funciones principales del citoesqueleto?
- ¿En qué se parecen los microfilamentos y los microtúbulos? ¿En qué son diferentes?
- ¿En qué se parecen los cilios y los flagelos? ¿En qué son diferentes?

4.7 MOLÉCULAS QUE RODEAN LAS CÉLULAS O CUBIERTAS CELULARES

OBJETIVO DE APRENDIZAJE

14 Describir el glucocálix, la matriz extracelular y la pared celular.

La mayoría de las células eucariotas está rodeada por un **glucocálix** o **cubierta celular**, formada por cadenas laterales de polisacáridos de proteínas y lípidos que forman parte de la membrana plasmática. El glucocálix protege la célula y puede ayudar a separarla de otras células. Ciertas molécu-

las del glucocálix permiten a las células reconocerse entre sí, establecer contacto y, en algunos casos, adherirse a otras células o asociarse con ellas para comunicarse (se analizan en el capítulo 5). Otras moléculas de la cubierta celular contribuyen a la resistencia mecánica de los tejidos multicelulares.

Muchas células animales también están rodeadas por una **matriz extracelular** (**ECM**) que ellas mismas secretan. Está formada por un gel de hidratos de carbono y proteínas fibrosas (**FIGURA 4-30**). La principal proteína estructural de la ECM es el *colágeno*, que forma fibras muy resistentes (vea figura 3.22b). Determinadas glucoproteínas de la ECM, llamadas **fibronectinas**, ayudan a organizar la matriz y a que las células se adhieran a ella. Las fibronectinas se unen a receptores de proteínas que se extienden desde la membrana plasmática.

Las **integrinas** son proteínas receptoras de la membrana plasmática. Mantienen la adhesión entre la ECM y los filamentos intermedios y microfilamentos dentro de la célula. Estas proteínas activan muchas rutas de señalización celular que transmiten información desde la ECM y controlan las señales dentro de la célula que regulan la diferenciación y supervivencia de la célula. Cuando las células no están adecuadamente ancladas, se inicia la apoptosis. Las integrinas son también importantes en la organización del citoesqueleto de manera que las células asuman una forma definida.

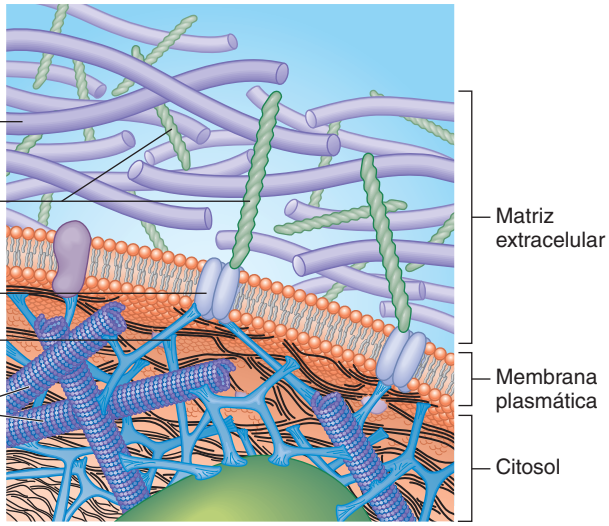


FIGURA 4-30 **La matriz extracelular (ECM)**
Las fibronectinas, glucoproteínas de la ECM, se unen a las integrinas y a otros receptores de la membrana plasmática.

Las células de la mayoría de bacterias, arqueas, hongos y vegetales están rodeadas por una pared celular. Las células vegetales tienen gruesas paredes celulares que contienen pequeñas fibras compuestas del polisacárido **celulosa** (vea la figura 3-10). Otros polisacáridos presentes en la pared celular de la planta forman enlaces cruzados entre los haces de fibras de celulosa. Las paredes celulares proporcionan apoyo estructural, protegen a las células vegetales de organismos patógenos y ayudan a evitar un acúmulo excesivo de agua en las células para que no estallen.

Las células de una planta en crecimiento secretan una *pared celular primaria* delgada y flexible que aumenta de tamaño conforme la célula crece (**FIGURA 4-31**). Después de que se detiene el crecimiento de la célula, se secreta nuevo material de la pared celular que engruesa y solidifica la pared primaria, o se forman múltiples capas de una *pared celular secundaria* con una composición química diferente, entre la pared primaria y la membrana plasmática. La madera consiste principalmente en paredes celulares secundarias. Entre las paredes celulares primarias de células adyacentes se encuentra la **lámina media**, una capa de polisacáridos adhesivos llamados *pectinas*. La lámina media hace que las células se adhieran con fuerza entre sí (para ver más información sobre las paredes celulares vegetales, consúltese el análisis del sistema de tejidos subterráneos del capítulo 33).

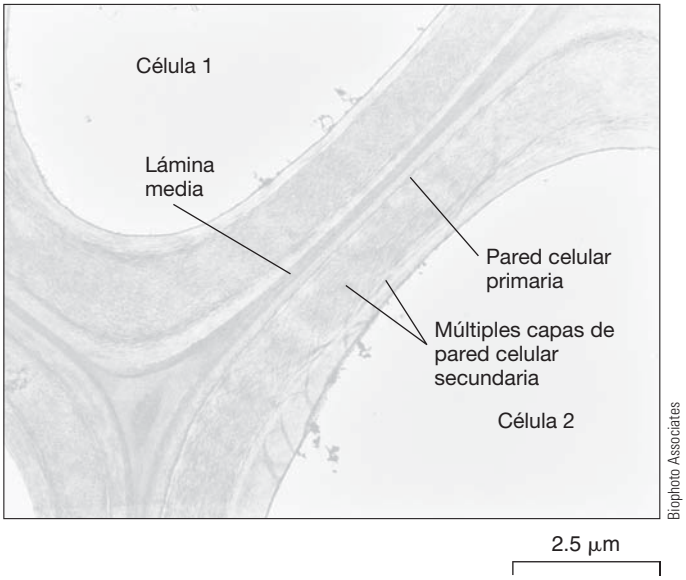


FIGURA 4-31 ***Animada*** **Paredes celulares en las vegetales**
En esta MET se marcan las paredes celulares de dos células vegetales adyacentes. Las células están adheridas entre sí por la lámina media, una capa de polisacáridos semejantes a pegamento llamados pectinas. Una célula vegetal en crecimiento secreta primero una pared celular primaria delgada, que es flexible y puede estirarse a medida que la célula crece. Las capas más gruesas de la pared celular secundaria se secretan dentro de la pared primaría después de que haya parado el crecimiento celular.

Repaso

- ¿Cuáles son las funciones del glucocálix?
- ¿En qué difieren las funciones de fibronectinas e integrinas?
- ¿Cuál es el principal componente de las paredes celulares vegetales?
- ¿Cómo se forman las paredes celulares vegetales?

RESUMEN: ENFOQUE EN LOS OBJETIVOS DE APRENDIZAJE

4.1 *(página 75)*

1 Describir la teoría celular y relacionarla con la evolución de la vida

- La **teoría celular** sostiene que: (1) las células son las unidades de organización y función básicas de la vida en todos los organismos y (2) que todas las células provienen de otras células. Esto explica que se puede seguir el rastro de la ascendencia de todas las células vivas actuales hasta tiempos ancestrales. Las semejanzas básicas entre su estructura y su composición molecular proporcionan evidencias de que todas las células vivas han evolucionado a partir de un ancestro común.

2 Resumir la relación entre la organización celular y la homeostasis.

- La organización de las células es importante para mantener la **homeostasis**, un ambiente interno apropiado.
- Cada célula está rodeada por una membrana plasmática que la separa de su entorno exterior. La membrana plasmática permite a la célula mantener las condiciones internas, que pueden ser muy diferentes de las del ambiente externo. La membrana plasmática también permite que la célula intercambie materiales con el entorno exterior. Las células tienen muchos **orgánulos**, estructuras internas que realizan funciones específicas, que ayudan a mantener la homeostasis.

3 Explicar la relación entre el tamaño de la célula y la homeostasis.

- Un factor crítico que determina el tamaño celular es la relación entre la membrana plasmática (área superficial) y el volumen celular. La membrana plasmática debe ser suficientemente grande en relación con el volumen celular para regular el paso de materiales dentro y fuera de la célula. Por este motivo, la mayoría de las células son microscópicas.
- El tamaño y forma de la célula están relacionados con la función y están limitados por la necesidad de mantener la homeostasis.

4.2 *(página 77)*

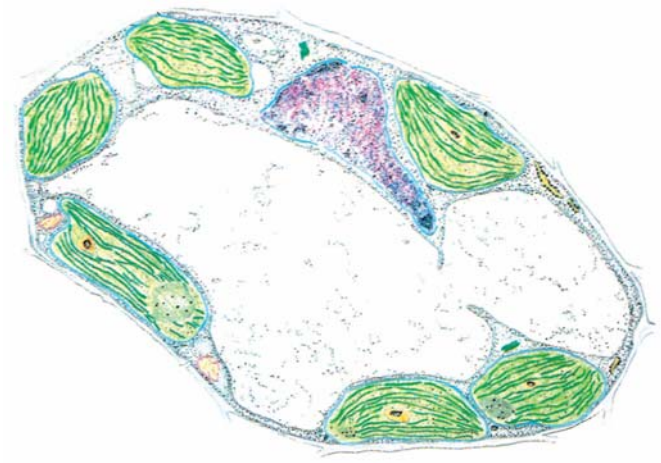
4 Describir los métodos que utilizan los biólogos para estudiar las células, incluyendo a la microscopia y al fraccionamiento celular.

- Los biólogos utilizan **microscopios ópticos, microscopios electrónicos** y diversos métodos químicos para estudiar las células y aprender acerca de la estructura celular. El microscopio electrónico tiene un **poder de resolución** superior, lo que permite a los investigadores ver detalles de la estructura celular que no se pueden observar con los microscopios convencionales.
- Los biólogos celulares utilizan el **fraccionamiento celular** para purificar orgánulos y obtener información acerca de la función de las estructuras celulares.

4.3 *(página 81)*

5 Comparar y contrastar las características generales de las células procariotas y eucariotas y contrastar las células vegetales y animales.

- Las **células procariotas** están encerradas por una membrana plasmática, pero tienen poca o ninguna organización interna de membranas. Tienen un **área nuclear** en lugar de un núcleo rodeado de membrana. Las células procariotas normalmente tienen una **pared celular** y **ribosomas** y muchas tienen **flagelos** a modo de propulsores.
- Las **células eucariotas** tienen un núcleo rodeado de membrana y su **citoplasma** contiene diversos orgánulos; el fluido del citoplasma es el **citosol**.
- Las células vegetales se diferencian de las células animales en que las primeras tienen paredes celulares rígidas, plastidios y grandes vacuolas, que son importantes para el crecimiento y desarrollo de la planta. Las células de la mayoría de las plantas carecen de centriolos.



CENGAGENOW™ **Autoevalúese acerca de la estructura de las células procariotas y eucariotas haciendo clic en la interacción de CengageNOW.**

6 Describir tres funciones de las membranas celulares.

- Las membranas dividen a las células eucariotas en compartimentos, permitiendo que se realicen actividades especializadas dentro de pequeñas áreas del citoplasma, como concentrar reactivos y organizar reacciones metabólicas. Pequeños sacos rodeados de membrana, llamados vesículas, transportan materiales entre los compartimentos.
- Las membranas son importantes para almacenar y convertir energía.
- Un sistema de membranas interactivas forma el **sistema endomembranoso**.

CENGAGENOW™ **Aprenda más acerca del sistema endomembranoso haciendo clic en la figura en CengageNOW.**

4.4 *(página 86)*

7 Describir la estructura y las funciones del núcleo.

- El **núcleo**, el centro de control de la célula, contiene la información genética codificada en el ADN. El núcleo está rodeado por una **envoltura nuclear** constituida por una doble membrana perforada con **poros nucleares** que se comunican con el citoplasma.
- El ADN del núcleo se asocia con proteínas para formar la **cromatina**, que se organiza en **cromosomas**. Durante la división celular, los cromosomas se condensan y se hacen visibles como estructuras filamentosas.
- El **nucléolo** es una región del núcleo que es el lugar donde se sintetiza el ARN ribosómico y se ensamblan los ribosomas.

4.5 *(página 89)*

8 Distinguir entre retículo endoplásmico liso y rugoso en términos de su estructura y función.

- El **retículo endoplásmico** (**RE**) es una red de membranas internas plegadas que se encuentra en el citosol. En el **RE liso** tiene lugar la síntesis de lípidos, el almacenamiento de iones de calcio y en él se localizan las enzimas destoxificantes.
- El **RE rugoso** está salpicado, a lo largo de su superficie externa de **ribosomas** que sintetizan polipéptidos. Los polipéptidos sintetizados en el RE rugoso se pueden mover a la luz del RE, donde se ensamblan en proteínas y se modifican por la adición de hidratos de carbono o lípidos. Entonces estas proteínas se pueden transferir a otros compartimentos dentro de la célula por pequeñas vesículas de transporte que brotan de la membrana RE.

9 Seguir la ruta de las proteínas sintetizadas en el retículo endoplásmico rugoso, cómo se procesan, modifican y almacenan en el complejo de Golgi y después se transportan a destinos específicos.

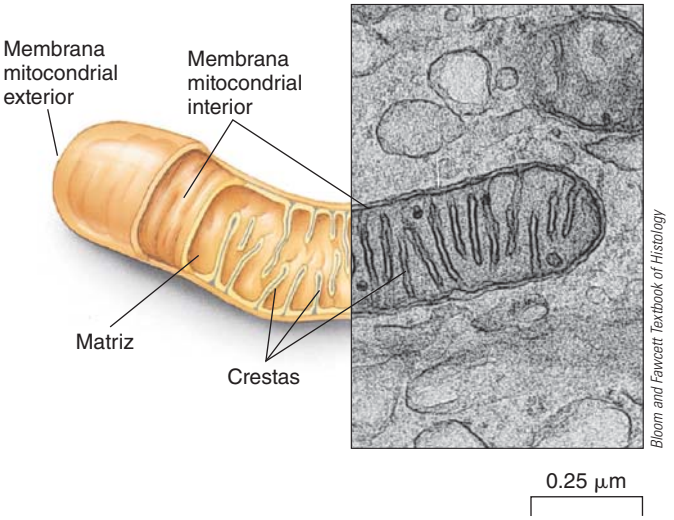
- El **complejo de Golgi** consiste en sacos membranosos aplanados y apilados llamados **cisternas**, que procesan, clasifican y modifican las proteínas sintetizadas en el RE. En el complejo de Golgi también se forman los lisosomas.
- Las glucoproteínas se transportan desde el RE a la cara *cis* del complejo de Golgi por medio de vesículas de transporte, que se forman por gemación de la membrana. El complejo de Golgi modifica los hidratos de carbono y los lípidos, que se agregaron a las proteínas en el RE, y las empaquetan en vesículas.
- Las glucoproteínas salen del complejo de Golgi por su cara *trans*. El complejo de Golgi dirige a algunas proteínas hacia la membrana plasmática para que sean exportadas fuera de la célula. Otras se transportan a los lisosomas o a otros orgánulos del citoplasma.

10 Describir las funciones de lisosomas, vacuolas y peroxisomas.

- Los **lisosomas** contienen enzimas que degradan estructuras celulares deterioradas, bacterias y otras sustancias captadas por las células.
- Las **vacuolas** almacenan materiales, agua y residuos. Mantienen la presión hidrostática en las células vegetales.
- Los **peroxisomas** son importantes en el metabolismo de lípidos y en la destoxificación de compuestos nocivos como el etanol. Producen peróxido de hidrógeno, pero contienen la enzima catalasa, que degrada este compuesto tóxico.

11 Comparar las funciones de las mitocondrias y de los cloroplastos y explicar la síntesis de ATP por cada uno de estos orgánulos.

- Las **mitocondrias**, orgánulos encerrados por una membrana doble, son los lugares donde se produce la respiración aerobia. La membrana interna está plegada, formando **crestas** que aumentan el área superficial.
- Las crestas y el compartimento que envuelve la membrana interna, la **matriz**, contienen enzimas para las reacciones de la **respiración aerobia**. Durante la respiración aerobia, se degradan los nutrientes en presencia de oxígeno. La energía capturada de los nutrientes se empaqueta en el ATP y se producen dióxido de carbono y agua como subproductos.



Bloom and Fawcett Textbook of Histology

- Los **plastidios** son orgánulos que producen y almacenan alimento en las células de plantas y de algas.
- Los **cloroplastos** son plastidios que realizan la **fotosíntesis**.
- La membrana interna de los cloroplastos rodea a un espacio lleno de líquido, el **estroma**.
- Los **grana**, pilas de sacos membranosos en forma de disco llamados **tilacoides**, están suspendidos en el estroma.
- Durante la fotosíntesis, la **clorofila**, el pigmento verde que se encuentra en las membranas tilacoidales, atrapa la energía de la luz. Esta energía se convierte en energía química en el ATP y se utiliza para sintetizar hidratos de carbono a partir de dióxido de carbono y agua.

4.6 *(página 97)*

12 Describir la estructura y las funciones del citoesqueleto.

- El **citoesqueleto** es un armazón interno dinámico constituido de microtúbulos, microfilamentos y filamentos intermedios. El citoesqueleto proporciona soporte estructural y participa en diversos tipos de movimientos celulares, como el transporte de materiales en la célula.
- Los **microtúbulos** son cilindros huecos ensamblados a partir de subunidades de la proteína **tubulina**. En las células que no están en división, los extremos "menos" de los microtúbulos se anclan a los **centros organizadores de microtúbulos (MTOC)**. El principal MTOC de células animales es el **centrosoma**, que normalmente contiene dos centriolos. Cada centriolo tiene un arreglo de 9 × 3 microtúbulos.
- Los **microfilamentos**, o filamentos de **actina**, formados de subunidades de la proteína actina, son importantes en el movimiento celular. Contribuyen en la formación de seudópodos en organismos como las amebas y en la contracción de los músculos de muchos animales.
- Los **filamentos intermedios** fortalecen el citoesqueleto y estabilizan la forma celular.

CENGAGENOW™ **Aprenda más acerca del citoesqueleto haciendo clic en la figura en CengageNOW.**

13 Comparar cilios y flagelos y describir sus funciones.

- Los **cilios y los flagelos** son finas estructuras móviles que se proyectan desde la superficie de la célula y participan en el movimiento. Cada uno consta de un arreglo de microtúbulos 9 + 2 y cada uno está anclado a la célula por medio de un cuerpo basal que tiene una organización de microtúbulos 9 × 3. Los cilios son cortos, mientras que los flagelos son largos.

4.7 *(página 101)*

14 Describir el glucocálix, la matriz extracelular y la pared celular.

- La mayoría de las células está rodeada por un **glucocálix**, o **cubierta celular,** formada por polisacáridos que se extienden desde la membrana plasmática.
- Muchas células animales también están rodeadas por una **matriz extracelular (ECM)** formada por hidratos de carbono y proteínas. Las **fibronectinas** son glucoproteínas de la ECM que se unen a las **integrinas**, proteínas receptoras de la membrana plasmática.
- La mayoría de las células de bacterias, hongos y plantas está rodeada de una pared celular formada por carbohidratos. Las células vegetales secretan **celulosa** y otros polisacáridos que forman paredes celulares rígidas.

EVALÚE SU COMPRENSIÓN

1. La capacidad de un microscopio para revelar detalles finos se conoce como (a) ampliación (b) poder de resolución (c) fraccionamiento celular (d) microscopia de transmisión (e) contraste de fases
2. La membrana plasmática es característica de (a) todas las células (b) sólo células procariotas (c) sólo células eucariotas (d) sólo células animales (e) células eucariotas exceptuando las células vegetales
3. Se puede obtener información más detallada sobre la forma y rasgos externos de una muestra usando (a) una centrífuga diferencial (b) un microscopio de fluorescencia (c) un microscopio electrónico de transmisión (d) microscopio electrónico de barrido (e) microscopio óptico
4. ¿Cuál de las siguientes estructuras no se encontrarían en células procariotas? (a) pared celular (b) ribosomas (c) área nuclear (d) núcleo (e) flagelos propulsores
5. ¿Cuál o cuáles de los siguientes orgánulos o estructuras está/están más estrechamente relacionados con la síntesis de proteínas? (a) ribosomas (b) RE liso (c) mitocondrias (d) microfilamentos (e) lisosomas
6. ¿Cuál o cuáles de los siguientes orgánulos o estructuras están más estrechamente relacionados con la degradación de material ingerido? (a) ribosomas (b) RE liso (c) mitocondrias (d) microfilamentos (e) lisosomas
7. ¿Cuáles de los siguientes orgánulos o estructuras están más estrechamente relacionados con la fotosíntesis? (a) cuerpos basales (b) RE liso (c) crestas (d) tilacoides (e) MTOC
8. Utilice las opciones numeradas para seleccionar la secuencia que describe con más precisión el flujo de información en la célula eucariota. 1. ADN del núcleo 2. ARN 3. mitocondrias 4. síntesis de proteínas 5. ribosomas

   (a) 1, 2, 5, 4 (b) 3, 2, 5, 1 (c) 5, 2, 3, 1 (d) 4, 3, 2, 1 (e) 1, 2, 3, 4

9. Utilice las opciones numeradas para seleccionar la secuencia que describe con más precisión el procesamiento de las glucoproteínas en las células eucariotas.

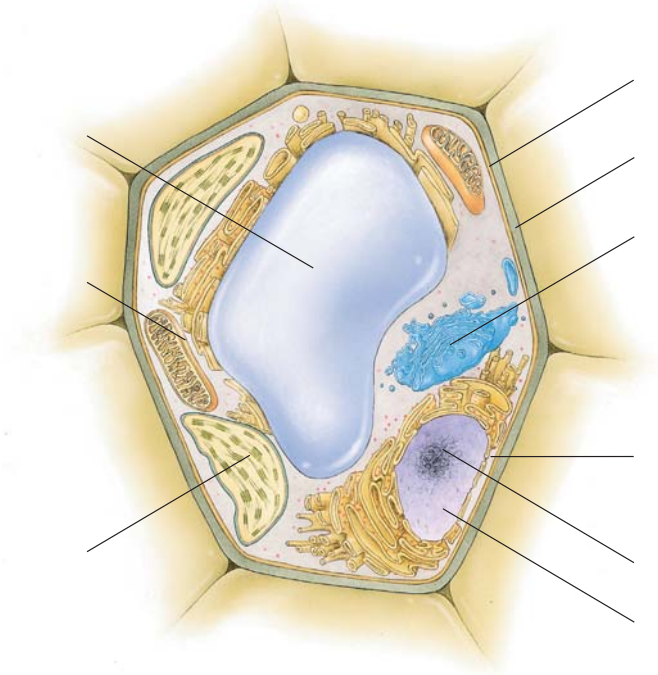
   1. RE 2. ribosomas 3. cara *cis* del complejo de Golgi 4. cara *trans* del complejo de Golgi 5. vesícula de transporte 6. grana

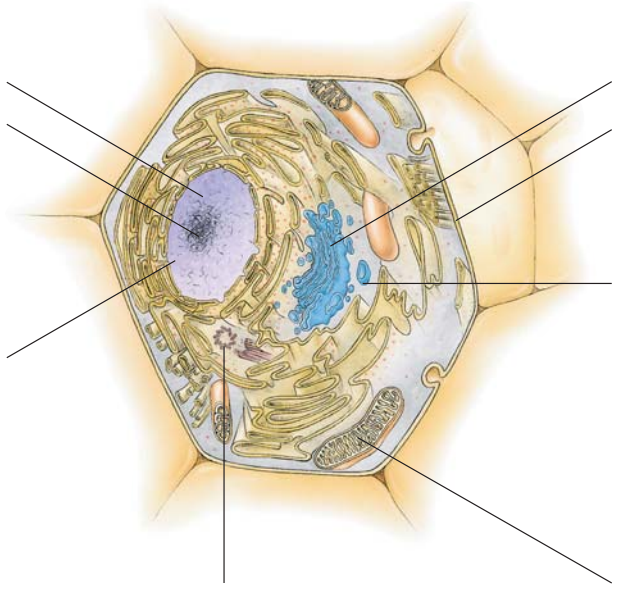
   (a) 1, 6, 2, 3, 4 (b) 2, 1, 3, 4, 5 (c) 1, 2, 4, 3, 5 (d) 2, 1, 4, 3, 5 (e) 2, 1, 4, 5, 1.

10. ¿Cuál de los siguientes orgánulos contiene pequeñas cantidades de ADN y convierten la energía? (a) microfilamentos y microtúbulos (b) lisosomas y peroxisomas (c) RE y ribosomas (d) núcleo y ribosomas (e) mitocondrias y cloroplastos.

11. ¿Cuál de las siguientes opciones intervienen en el movimiento celular? (a) microtúbulos (b) nucléolo (c) grana (d) RE liso (e) RE rugoso.

12. Complete los diagramas de las células animal y vegetal. ¿Cómo es la estructura de cada orgánulo en relación con su función? Utilice las figuras 4-9 y 4-10 para comprobar sus respuestas.



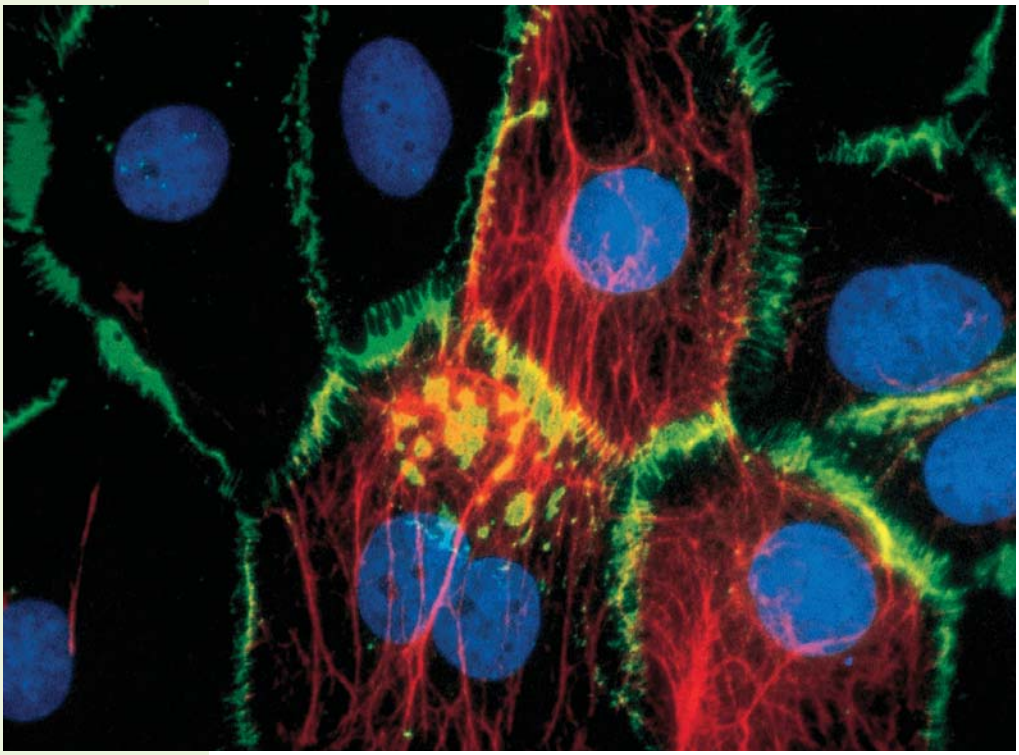


PENSAMIENTO CRÍTICO

1. ¿Por qué una célula eucariota necesita orgánulos membranosos y los componentes fibrosos del citoesqueleto?
2. Describa un ejemplo específico de la correlación entre la estructura y la función celular (*Sugerencia*: piense en la estructura mitocondrial).
3. Los experimentos con *Acetabularia* descritos en este capítulo sugieren que el ADN es mucho más estable en la célula que el ARN mensajero. ¿Esto constituye una ventaja o una desventaja para la célula? ¿Por qué? La *Acetabularia* continúa viviendo durante unos días después de la extracción de su núcleo. ¿Cómo se puede explicar esto?
4. **VÍNCULO CON LA EVOLUCIÓN.** ¿Cuáles son las implicaciones de la teoría celular en la evolución de los organismos?
5. **VÍNCULO CON LA EVOLUCIÓN.** Los biólogos utilizan semejanzas en las células para seguir el rastro de la historia evolutiva de diversos grupos de organismos. Explique este razonamiento. ¿Qué dicen a los biólogos estas semejanzas en la estructura y función celular acerca del origen común de los organismos? Explíquelo.

CENGAGENOW™ **Preguntas adicionales están disponibles en CengageNOW en www.cengage.com/login.**

5 Membranas biológicas



Nancy Kedersha

Cadherinas. Las células de piel humana que se muestran en esta MO se hicieron crecer en cultivo y se tiñeron con anticuerpos fluorescentes. Las cadherinas, un grupo de proteínas de membrana, se ven como cinturones verdes alrededor de cada célula en esta capa de células. Los núcleos aparecen como esferas azules; la miosina en las células aparece en rojo.

CONCEPTOS CLAVE

5.1 Las membranas biológicas son estructuras de permeabilidad selectiva o semipermeables que ayudan a mantener la homeostasis en la célula; cada membrana de la célula se compone de una bicapa fluida compuesta de fosfolípidos en las que están integradas diversas proteínas.

5.2 Las proteínas de membrana, y por tanto las membranas, tienen muchas funciones, incluyendo el transporte de materiales, la actividad enzimática, la transferencia de información y el reconocimiento de otras células.

5.3 Las proteínas de transporte mueven iones y pequeñas moléculas polares a través de las membranas celulares.

5.4 Muchos iones y pequeñas moléculas se mueven a través de las membranas biológicas por difusión, el movimiento neto de partículas de una región de mayor concentración a una región de concentración más baja.

5.5 Debido a que una célula requiere de muchas sustancias en concentraciones más altas que sus concentraciones fuera de la célula, las sustancias se deben transportar activamente en contra de un gradiente de concentración; el transporte activo requiere un gasto directo de energía.

5.6 Las células expulsan o exportan productos por exocitosis e importan o ingresan materiales por endocitosis; ambos procesos requieren un gasto de energía de las células.

5.7 Las células próximas entre sí pueden formar uniones especializadas.

La evolución de las membranas biológicas para separar la célula de su entorno externo fue un paso esencial en el origen de la vida. Tiempo después, estas membranas hicieron posible la evolución de las células complejas. Las extensas membranas internas de las células eucariotas forman múltiples compartimentos con ambientes únicos, donde se realizan actividades altamente especializadas.

Debido a que las proteínas de membrana son moléculas importantes en las actividades de la membrana celular, constituyen un tema central de investigación de esta estructura. Algunas proteínas se asocian con la membrana plasmática para el transporte de materiales, mientras que otras transmiten información o sirven como enzimas. Así mismo, aquellas conocidas como *moléculas de adhesión celular*, son importantes en la conexión de las células próximas entre sí para formar tejidos. Las principales moléculas de adhesión de las células de los vertebrados y de muchos invertebrados son las **cadherinas**.

Los genes que codifican a las cadherinas se encuentran en coanoflagelados, los organismos unicelulares más cercanos a los animales. Estas moléculas fueron probablemente importantes en la evolución de los animales, ya que proporcionaron un medio para que las células se adhieran entre sí y se comunicaran. Las cadherinas son responsables de la adherencia entre las células que forman capas multicelulares. Por ejemplo, estas proteínas de membrana forman uniones celulares importantes para el mantenimiento de la estructura del epitelio que forma la piel humana (vea la microfotografía). Las cadherinas también son importantes en la señali-

zación entre las células. Una ausencia de estas proteínas de membrana se asocia con la invasividad de algunos tumores malignos.

En el capítulo 4, se analizaron diversos orgánulos celulares y la manera en que interactúan para realizar las actividades de la célula. En este capítulo, se tratan la estructura y funciones de la membrana plasmática que rodea a la célula así como de aquellas membranas que rodean a muchos orgánulos. Se considera en primer lugar lo que se sabe acerca de la composición y estructura de las membranas biológicas. Después, se presenta una visión general de las muchas funciones vitales de las membranas celulares, como el transporte de materiales y la transferencia de la información. Se analiza cómo las células transportan diversos materiales, desde iones hasta moléculas complejas e incluso bacterias, a través de las membranas. Por último, se examinan las estructuras especializadas que permiten la interacción entre las membranas de diferentes células. Aunque gran parte de este análisis se centra en la estructura y función de la membrana plasmática, muchos de los conceptos se aplican a otras membranas celulares.

5.1 LA ESTRUCTURA DE LAS MEMBRANAS BIOLÓGICAS

OBJETIVOS DE APRENDIZAJE

1. Evaluar la importancia de las membranas para la homeostasis de la célula, enfatizando sus diversas funciones.
2. Describir el modelo de mosaico fluido sobre la estructura de la membrana celular.
3. Relacionar las propiedades de la bicapa de lípidos con las propiedades y funciones de las membranas celulares internas.
4. Describir las formas en que las proteínas de membrana se asocian con la bicapa de lípidos.

Para realizar las muchas reacciones químicas necesarias para sostener la vida, la célula debe mantener un medio ambiente interno adecuado. Cada célula está rodeada por una **membrana plasmática** que físicamente la separa del mundo exterior y la define como una entidad distinta. Mediante la regulación del paso de materiales dentro y fuera de la célula, la membrana plasmática ayuda a mantener un entorno interno que sustenta la vida. Como se analizó en el capítulo 4, las células eucariotas se caracterizan por numerosos orgánulos que están rodeados por membranas. Algunos de estos orgánulos como la envoltura nuclear, el retículo endoplásmico (RE), el complejo de Golgi, los lisosomas, las vesículas y las vacuolas, forman el sistema de endomembranas, que se extiende por toda la célula.

Las membranas biológicas son complejas, su dinámica estructura está hecha de moléculas de lípidos y proteínas que se encuentran en constante movimiento. Las membranas tienen propiedades que les permiten realizar muchas funciones vitales. Regulan el paso de materiales, dividen la célula en compartimentos, sirven como superficies para reacciones químicas, se adhieren y comunican con otras células, y transmiten señales entre el medio ambiente y el interior de la célula. Las membranas también son una parte esencial del sistema de transferencia y almacenamiento de energía. ¿Cómo es que estas propiedades de las membranas celulares permiten a la célula realizar funciones tan variadas?

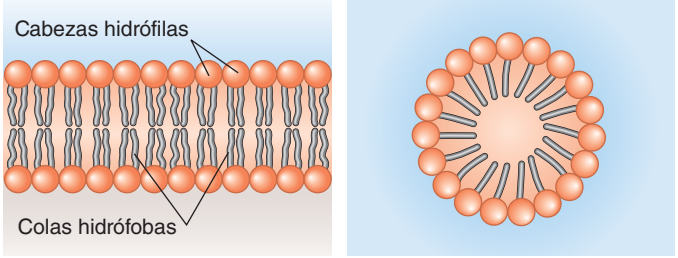
Mucho antes del desarrollo del microscopio electrónico, los científicos sabían que las membranas consisten en lípidos y proteínas. El trabajo realizado por los investigadores en las décadas de 1920 y 1930 proporcionaron pruebas de que en esencia las membranas celulares se componen de lípidos, en su mayoría fosfolípidos (vea el capítulo 3).

Los fosfolípidos forman bicapas en el agua

Los fosfolípidos son los principales responsables de las propiedades físicas de las membranas biológicas, ya que algunos de ellos tienen atributos únicos, como el de formar estructuras en bicapas. Un fosfolípido contiene dos cadenas de ácidos grasos unidos a dos de los tres átomos de carbono de una molécula de glicerol (vea la figura 3-13). Las cadenas de ácidos grasos constituyen la parte no polar, *hidrófobica* ("con temor o cierto rechazo al agua") del fosfolípido. El tercer carbono del glicerol está unido al grupo fosfato, cargado negativamente, por tanto *hidrofílico* ("amoroso o más amigo del agua"), que a su vez está relacionado con un grupo orgánico polar, por tanto también hidrofílico. Las moléculas de este tipo, que presentan distintas regiones hidrofílicas e hidrófobas, se conocen como **moléculas anfipáticas**. Todos los lípidos que constituyen la esencia de las membranas biológicas tienen características anfipáticas.

Debido a que un extremo de cada fosfolípido se asocia libremente con agua y el extremo opuesto no lo hace, su orientación más estable dentro del agua resulta en la formación de una estructura de bicapa (**FIGURA 5-1a**). Este arreglo permite que las cabezas hidrófilas de los fosfolípidos estén en contacto con el medio acuoso, mientras que sus colas aceitosas, debido a las cadenas hidrófobas de ácidos grasos, se encuentran confinadas o inmersas hacia el interior de la estructura lejos de las moléculas de agua.

Las propiedades anfipáticas por sí solas no predicen la capacidad de los lípidos para asociarse como una bicapa. La forma también es importante. Los fosfolípidos tienden a presentar un ancho de la molécula uniforme y una forma más o menos cilíndrica, las que junto con sus propiedades anfipáticas, son responsables de la formación de las dos capas. En resumen, los fosfolípidos forman bicapas porque las moléculas presentan (1) dos regiones distintas, una fuertemente hidrófoba y la otra fuertemente hidrófila (haciéndolas fuertemente anfipáticas) y (2) por su forma cilíndrica que les permite asociarse con el agua más fácilmente como una bicapa.

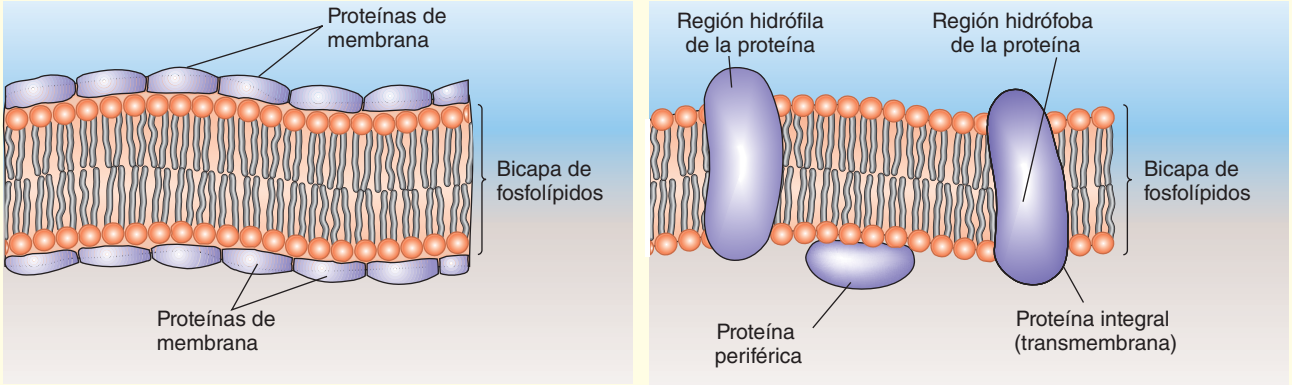


(a) Fosfolípidos en agua. Los fosfolípidos se asocian en el agua como bicapas, ya que son moléculas anfipáticas más o menos cilíndricas. Las cadenas hidrófobas de ácidos grasos no están expuestas al agua, mientras que las cabezas hidrofílicas de fosfolípidos están en contacto con el agua.

(b) Detergente en agua. Las moléculas de detergente son moléculas anfipáticas de forma ligeramente cónica que se asocian en el agua formando estructuras esféricas.

FIGURA 5-1 ***Animada*** **Propiedades de los lípidos en agua**

PUNTO CLAVE **El modelo de Davson-Danielli fue el punto de vista que se aceptó hasta alrededor de 1970, cuando los avances en la biología y la química condujeron a nuevos descubrimientos acerca de las membranas biológicas que fueron incompatibles con este modelo. El modelo de mosaico fluido está soportado por una gran cantidad de datos.**



(a) El modelo de Davson-Danielli. De acuerdo con este modelo, la membrana es un sándwich de fosfolípidos repartidos entre dos capas de proteína. Aunque fue aceptado por muchos años, se demostró que este modelo era incorrecto.

(b) Modelo de mosaico fluido. Según este modelo, una membrana celular es una bicapa de lípidos fluida y proteínas asociadas, que cambian constantemente el "patrón de mosaico".

FIGURA 5-2 Dos modelos de la estructura de membrana

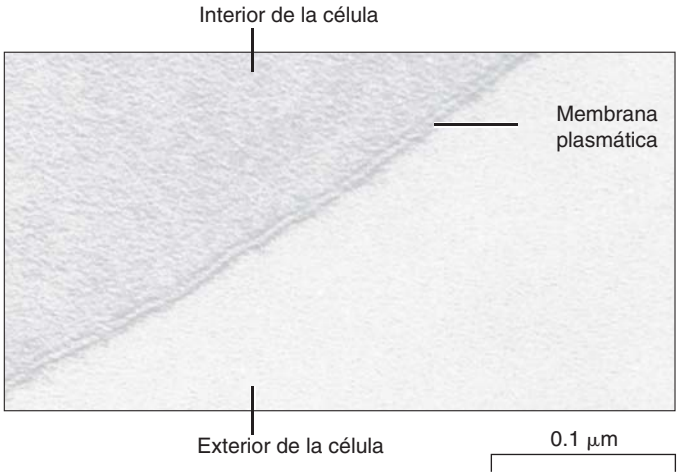
¿Sabe por qué los detergentes quitan la grasa de las manos o de los platos sucios? Muchos detergentes comunes son moléculas anfipáticas, donde cada una contiene una sola cadena de hidrocarburo (como un ácido graso) en un extremo y una región hidrofílica en el otro extremo. Estas moléculas tienen forma ligeramente cónica, con el extremo hidrofílico formando la base ancha y la cola de hidrocarburo, el vértice. Debido a la forma, estas moléculas no se asocian como bicapas sino que tienden a formar estructuras esféricas en el agua (**FIGURA 5-1b**). Los detergentes pueden "solubilizar" las grasas debido a que estas moléculas se asocian con el interior hidrófobo de las esferas.

El modelo de mosaico fluido explica la estructura de membrana

Al examinar la membrana plasmática de los eritrocitos de los mamíferos y comparar su superficie con el número total de moléculas de lípidos por célula, los primeros investigadores calcularon que la membrana no tiene más de dos moléculas de fosfolípidos de espesor. En 1935, estos hallazgos, junto con otros datos, condujeron a Hugh Davson y James Danielli, que trabajaban en el Colegio Universitario de Londres, a proponer un modelo en el que imaginaron una membrana como una especie de "sándwich" que consiste en una *bicapa de lípidos* (una doble capa de lípidos) entre dos capas de proteína (**FIGURA 5-2a**). Este útil modelo tuvo una gran influencia en la dirección de la investigación de las membranas durante más de 20 años. Los modelos son importantes en el proceso científico, no sólo son buenos para explicar los datos disponibles, sino para comprobarse. Los científicos utilizan modelos para ayudar a desarrollar hipótesis que se pueden probar experimentalmente (vea el capítulo 1).

Con el desarrollo del microscopio electrónico en la década de 1950, los biólogos celulares pudieron ver la membrana plasmática por primera vez. Una de sus observaciones más impactante fue ver cómo las membranas son uniformes y delgadas. La membrana plasmática no tiene más de 10 nm de espesor. El microscopio electrónico reveló una estructura de tres capas, parecida a una vía de ferrocarril, con dos capas oscuras separadas por una capa más clara (**FIGURA 5-3**). Sus resultados parecían apoyar el modelo de sándwich de proteína-lípido-proteína.

Durante la década de 1960 surgió una paradoja con respecto al arreglo de las proteínas. Los biólogos supusieron que las proteínas de membrana eran uniformes y tenían formas que les permitían arreglarse como láminas delgadas en la superficie de membrana. Pero cuando las purificaron fraccionando la célula, las proteínas distaban de ser uniformes, de hecho, variaban ampliamente en tamaño y composición. Algunas proteínas son bastante grandes. ¿Cómo podían acomodarse dentro de una capa superficial de una membrana de menos de 10 nm de espesor?



Omikron/Photo Researchers, Inc.

FIGURA 5-3 MET de la membrana plasmática de un eritrocito de mamíferos

La membrana plasmática separa el citosol (*región más oscura*) del ambiente externo (*región más clara*). Las cabezas hidrófilas de los fosfolípidos son las líneas oscuras paralelas, y las colas hidrófobas son la zona clara entre ellos.

Al principio, algunos investigadores trataron de contestar esta pregunta modificando el modelo con la hipótesis de que las proteínas en la superficie de las membranas estaban aplanadas, en forma extendida, quizá como en la lámina plegada-β (vea la figura 3-20b).

Otros biólogos celulares encontraron que en lugar de tener estructura laminar, muchas proteínas de membrana son redondas, o globulares. Los estudios de muchas proteínas de membrana demostraron que una región (o dominio) de la molécula siempre se puede encontrar en un lado de la bicapa, mientras que otra parte de la proteína podría estar situada en el lado opuesto. En lugar de formar una delgada capa superficial, muchas proteínas de membrana se extendían completamente a través de la bicapa de lípidos. Así, la evidencia sugería que las membranas contienen diferentes tipos de proteínas de distintas formas y tamaños que están asociados con la bicapa en un patrón de mosaico.

En 1972, S. Jonathan Singer y Garth Nicolson de la Universidad de California en San Diego propusieron un modelo de la estructura de membrana que representa una síntesis de las propiedades conocidas de las membranas biológicas. De acuerdo con su **modelo de mosaico fluido**, una membrana celular consiste en una bicapa fluida de moléculas de fosfolípidos en la que las proteínas están incrustadas o asociadas de alguna forma, al igual que las fracciones de azulejos en una imagen de mosaico. Sin embargo, este patrón de mosaico no es estático, porque las posiciones de muchas de las proteínas están cambiando constantemente al moverse como icebergs en un mar fluido de fosfolípidos. Este modelo ha proporcionado un gran impulso a la investigación, se ha probado en varias ocasiones y se ha demostrado para predecir con precisión las propiedades de muchos tipos de membranas celulares. La **FIGURA 5-2b** muestra la membrana plasmática de una célula eucariota de acuerdo con el modelo de mosaico fluido; la membrana plasmática de procarióticas se analizan en el capítulo 25.

Las membranas biológicas son fluidos bidimensionales

Una propiedad física importante de las bicapas de fosfolípidos es que se comportan como *cristales líquidos*. Las bicapas son como un cristal, donde las moléculas de lípidos forman un arreglo ordenado, con las cabezas hacia el exterior y las cadenas de ácidos grasos hacia su interior; y son como líquidos en los que, a pesar del arreglo ordenado de las moléculas, sus cadenas de hidrocarburos se encuentran en constante movimiento. Así, las moléculas están libres para girar y se pueden mover lateralmente dentro de su misma capa (**FIGURA 5-4**). Este movimiento le da a la bicapa la característica de un *fluido de dos dimensiones*. Bajo condiciones normales una simple molécula de fosfolípido puede viajar lateralmente a través de la superficie de una célula eucariótica en segundos. Las cualidades de los fluidos de bicapas de lípidos también permiten que las moléculas incrustadas en éstos se muevan a lo largo del plano de la membrana (siempre y cuando no están anclados de alguna manera).

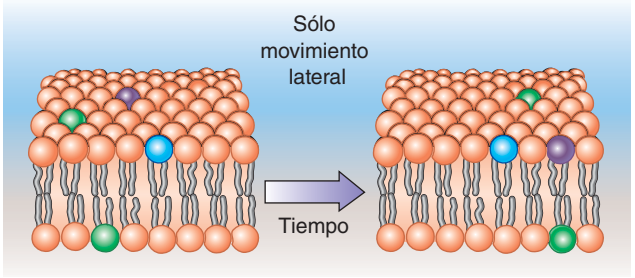


FIGURA 5-4 Fluidez de la membrana
El arreglo ordenado de las moléculas de fosfolípidos hace de la membrana celular un cristal líquido. Las cadenas hidrocarbonadas están en constante movimiento, permitiendo que cada molécula de fosfolípido se mueva lateralmente en el mismo lado de la bicapa.

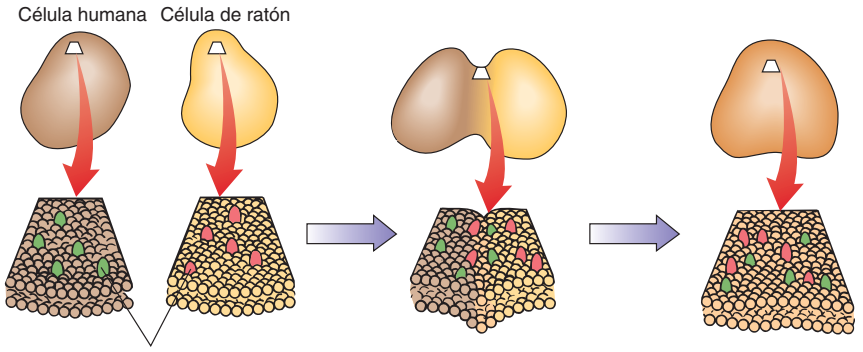
David Frye y Michael Edidin demostraron elegantemente esto en 1970. Realizaron experimentos en los que siguieron el movimiento de las proteínas de membrana en la superficie de dos células que se habían unido (**FIGURA 5-5**). Cuando se fusionan las membranas plasmáticas de una cé-

EXPERIMENTO CLAVE

PREGUNTA: ¿ Las proteínas incrustadas en una membrana biológica se mueven?

HIPÓTESIS: Las proteínas se pueden mover lateralmente en la membrana plasmática.

EXPERIMENTO: Larry Frye y Michael Edidin etiquetaron las proteínas de membrana de las células de ratón y de humanos utilizando diferentes tintes o colorantes fluorescentes para distinguirlas. Después fusionaron las células de ratón y de humanos para producir células híbridas.



1 **Proteínas de membrana etiquetadas.** Las proteínas de membrana de las células de ratón y de las células de humanos se marcaron con tintes fluorescentes de dos colores diferentes.

2 **Células humanas y de ratón formando híbridos.** Cuando las membranas plasmáticas de células de ratón y de células humanas se fusionaron, las proteínas de ratón migraron al lado humano y las proteínas humanas para el lado del ratón

3 **Proteínas distribuidas aleatoriamente.** Después de un corto tiempo, las proteínas de ratón y humano se distribuyeron aleatoriamente a través de la membrana.

RESULTADOS Y CONCLUSIÓN: Después de un breve período de incubación, las células de ratón y humano se entremezclaron sobre la superficie de las células híbridas. Después de 40 minutos aproximadamente, las proteínas de cada especie se han distribuido de manera aleatoria a través de toda la membrana plasmática híbrida. Este experimento demostró que las proteínas de la membrana plasmática se mueven.

FIGURA 5-5 ***Animada*** **Experimento de Frye y Edidin**

Fuente: Frye, L. D. y M. Edidin. "The rapid intermixing of cell surface antigens after formation of mouse-human heterokaryons". *Journal of Cell Science*, vol. 7, 319-335, 1970.

lula de ratón y una célula humana, en pocos minutos algunas de las proteínas de membrana de cada célula migran y se distribuyen aleatoriamente sobre la única y continua membrana plasmática que rodea a las células unidas. Frye y Edidin mostraron que la fluidez de los lípidos en la membrana le permite a muchas de las proteínas moverse, produciendo una configuración cambiante. Ocasionalmente, con la ayuda de enzimas en la membrana celular, las moléculas de fosfolípidos se mueven de una capa a otra.

Para que una membrana funcione correctamente, sus lípidos deben presentar un estado de fluidez óptimo. La estructura de membrana se debilita si los lípidos son demasiado fluidos. Sin embargo, muchas funciones de la membrana, como el transporte de ciertas sustancias, se inhiben o cesan si la bicapa de lípidos es demasiado rígida. A temperaturas normales, las membranas celulares son fluidas, pero a bajas temperaturas el movimiento de las cadenas de ácidos grasos es más lento. Si la temperatura disminuye hasta un punto crítico, la membrana se convierte en un gel más sólido.

Ciertas propiedades de los lípidos de membrana tienen efectos significativos en la fluidez de la bicapa. Recuerde del capítulo 3 que las moléculas están libres para girar alrededor de un solo enlace covalente carbono-carbono. Ya que la mayoría de los enlaces en las cadenas de hidrocarburos son enlaces simples, las cadenas giran cada vez más rápidamente al aumentar la temperatura.

El estado fluido de la membrana depende de sus componentes lípidos. Quizás ha notado que cuando la mantequilla derretida se deja a temperatura ambiente se solidifica. Los aceites vegetales, sin embargo, permanecen en estado líquido a temperatura ambiente. Recuerde que en el análisis de los lípidos en el capítulo 3 se mostró que las grasas animales como la mantequilla presentan un alto contenido de ácidos grasos saturados que carecen de dobles enlaces. En contraste, un aceite vegetal puede ser polinsaturado, donde la mayoría de sus cadenas de ácidos grasos presentan dos o más dobles enlaces. En cada doble enlace se produce una flexión de la molécula que evita que las cadenas de hidrocarburos se

PUNTO CLAVE **De acuerdo con el modelo de mosaico fluido, una membrana celular se compone de una bicapa fluida de fosfolípidos en la que las proteínas se mueven como icebergs en un mar.**

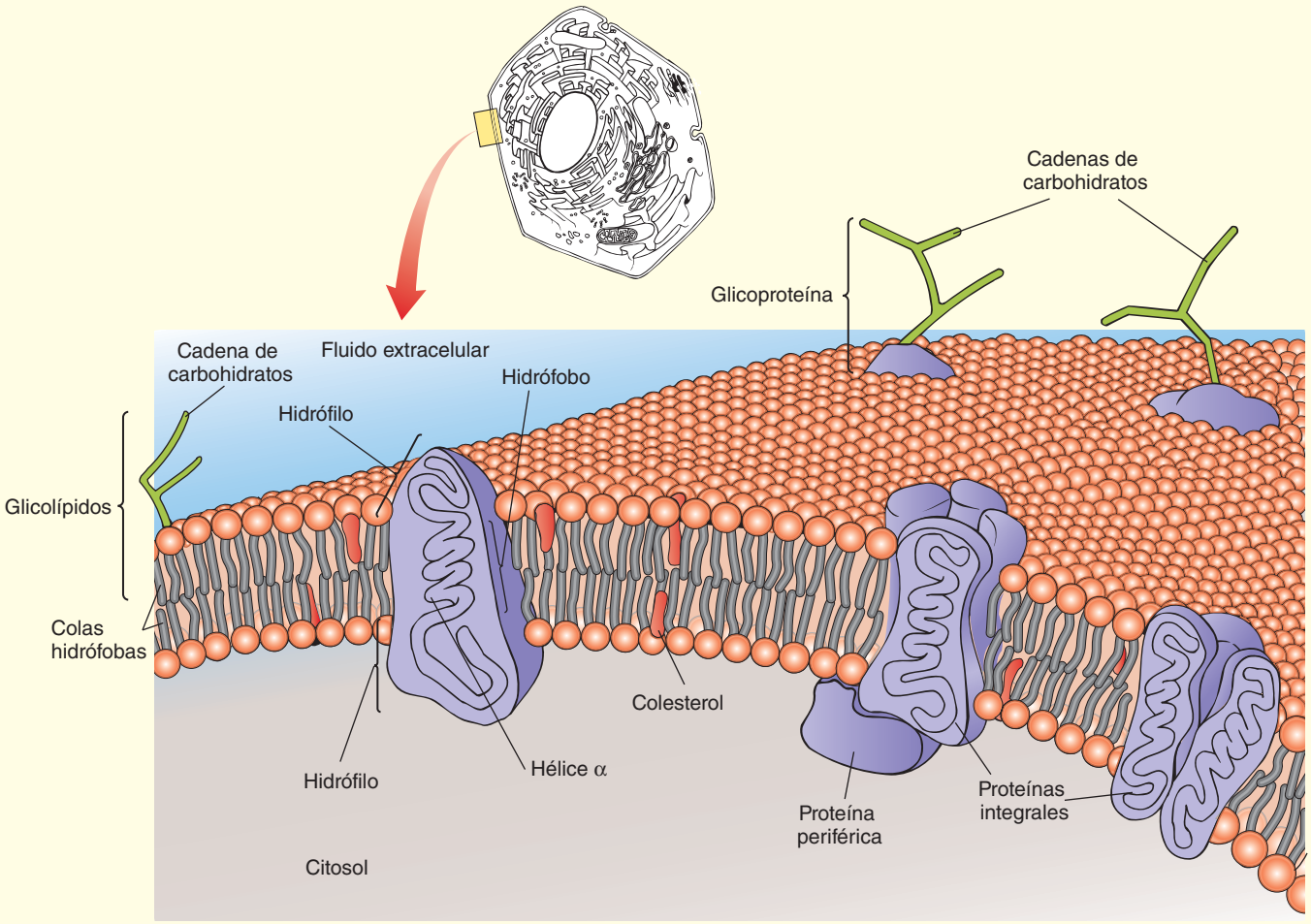


FIGURA 5-6 Estructura detallada de la membrana plasmática

Aunque la bicapa de lípidos se compone principalmente de fosfolípidos, incluye otros lípidos, como el colesterol y los glicolípidos. Las proteínas periféricas están estrechamente asociadas con la superficie de la bicapa, mientras que las proteínas integrales están fuertemente adheridas a ella. Las proteínas integrales que aparecen aquí son proteínas transmembrana que se extienden a través de la bicapa. Ellas presentan regiones hidrofílicas en ambos lados de la bicapa, conectadas por una hélice α que atraviesa la membrana. Los glicolípidos (carbohidratos unidos a lípidos) y las glicoproteínas (carbohidratos unidos a proteínas) están expuestos en la superficie extracelular, juegan un papel en el reconocimiento celular y en la adhesión a otras células.

acerquen e interactúen a través de las fuerzas de van der Waals. De esta manera, las grasas insaturadas disminuyen la temperatura a la que los lípidos de membrana o del aceite se solidifican.

Muchos organismos presentan mecanismos reguladores para mantener la fluidez de las membranas celulares en un estado óptimo. Algunos organismos compensan los cambios de temperatura alterando el contenido de ácidos grasos de los lípidos de membrana. Cuando la temperatura exterior es fría, los lípidos de membrana contienen proporciones relativamente altas de ácidos grasos insaturados.

Algunos lípidos de membrana estabilizan la fluidez de la membrana dentro de ciertos límites. Uno de estos "amortiguadores de fluidez" es el colesterol, esteroide que se encuentra en las membranas celulares de los animales. Una molécula de colesterol es en gran parte hidrófoba, pero es ligeramente anfipática debido a la presencia de un solo grupo hidroxilo (vea la figura 3-15a). Este grupo hidroxilo está asociado con las cabezas hidrofílicas de los fosfolípidos, el restante hidrófobo de la molécula de colesterol se ajusta entre las cadenas de hidrocarburos de los ácidos grasos (**FIGURA 5-6**).

A bajas temperaturas las moléculas de colesterol actúan como "separadores" entre las cadenas de hidrocarburos, restringiendo la interacción de las fuerzas de van der Waals que promoverían la solidificación. El colesterol también ayuda a evitar que la membrana se vuelva débil o inestable a temperaturas más altas. La razón es que las moléculas de colesterol interactúan fuertemente con las partes de las cadenas de hidrocarburos más próximos a la cabeza del fosfolípido. Esta interacción restringe el movimiento en estas regiones. Las células vegetales tienen otros esteroides como el colesterol que realizan funciones similares.

Las membranas biológicas se fusionan y forman vesículas cerradas

Las bicapas de lípidos, especialmente aquellas en estado líquido-cristalino, presentan otras propiedades físicas importantes. Estas bicapas tienden a resistir la formación de extremos libres, como resultado se autosellan y en la mayoría de las condiciones, en forma espontánea se redondean para formar vesículas cerradas. Las bicapas de lípidos también son flexibles, permitiendo a las membranas celulares cambiar de forma sin romperse. Bajo condiciones apropiadas las bicapas de lípidos se fusionan con otras bicapas.

La fusión de membranas es un importante proceso celular. Cuando una vesícula se fusiona con otra membrana, ambas bicapas de membrana y sus compartimentos se hacen continuos. Varias vesículas de transporte se forman a partir de, y también se fusionan con, las membranas del RE y el complejo de Golgi, facilitando la transferencia de materiales de un compartimento a otro. Una vesícula se fusiona con la membrana plasmática cuando la célula secreta un producto.

Las proteínas de membrana incluyen proteínas integrales y periféricas

Las dos clases principales de proteínas de membrana, las proteínas integrales y las proteínas periféricas, se definen por la fuerza con que se asocian con la bicapa de lípidos (**FIGURA 5-7**). Las **proteínas integrales de la membrana** están unidas con firmeza a la membrana. Los biólogos celulares normalmente sólo pueden liberarlas rompiendo la bicapa con detergentes. Estas proteínas son anfipáticas. Sus regiones hidrofílicas se extienden fuera de la célula o en el citoplasma, mientras que sus regiones hidrófobas interactúan con las colas de ácido graso de los fosfolípidos de membrana.

Algunas proteínas integrales no atraviesan toda la membrana. Muchas otras, llamadas **proteínas transmembrana**, atraviesan totalmente la membrana. Algunas atraviesan la membrana una sola vez, mientras que otras la atraviesan de ida y vuelta hasta 24 veces. El tipo más común de proteína transmembrana es un hélice α (vea el capítulo 3) con cadenas laterales de aminoácidos hidrófobos proyectándose hacia fuera de la hélice dentro de la región hidrófoba de la bicapa de lípidos. Algunas proteínas atraviesan la membrana en forma de láminas plegadas β enrolladas hacia arriba. Estas formaciones de proteínas tienen apariencia de barril y forman poros a través de los cuales pueden pasar el agua y otras sustancias.

Las **proteínas periféricas de la membrana** no se incrustan en la bicapa de lípidos. Se encuentran en la superficie interior o exterior de la membrana plasmática, normalmente unidas a regiones expuestas de proteínas integrales mediante interacciones no covalentes. Las proteínas

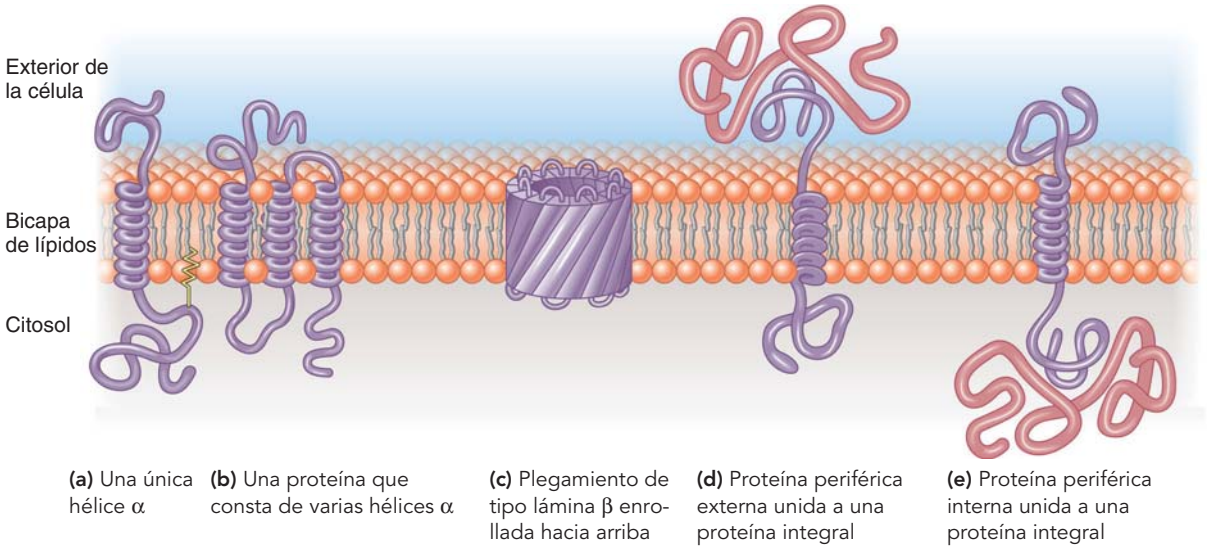


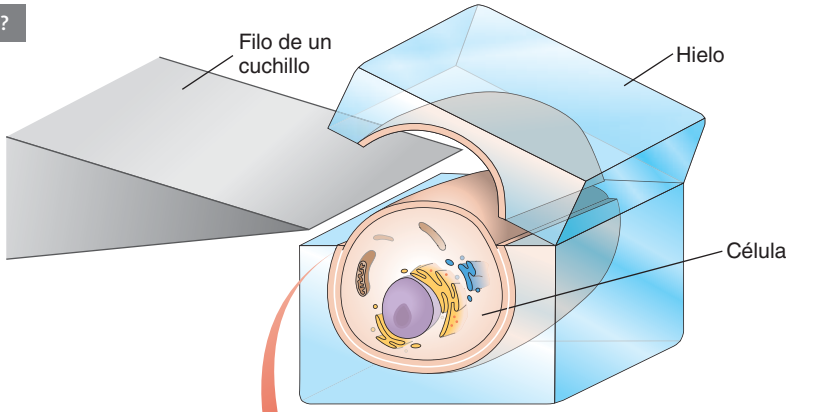
FIGURA 5-7 ***Animada*** **Proteínas transmembrana**

Se muestran tres proteínas transmembrana en **(a)**, **(b)** y **(c)**. La lámina plegada β enrollada hacia arriba se muestra en **(c)** formando un poro a través de la membrana. Las moléculas de agua y los iones pasan a través de tipos específicos de poros **(d, e)**. Las proteínas periféricas se unen a las proteínas integrales mediante interacciones no covalentes.

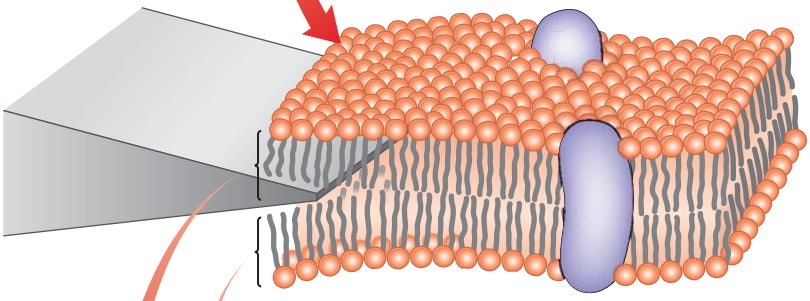
MÉTODO DE INVESTIGACIÓN

¿Por qué se utiliza? El método de criofractura se utiliza para abrir la bicapa de lípidos, a fin de que se puedan analizar sus componentes.

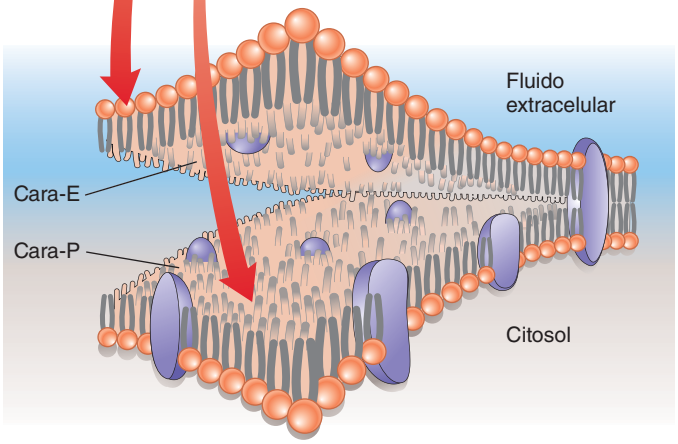
¿Cómo se hace esto?



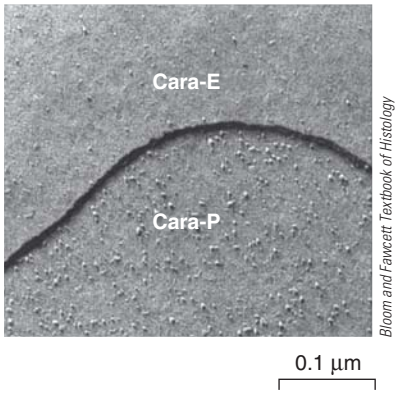
1 Las células se congelan en nitrógeno líquido y después se fracturan con el filo de un cuchillo.



2 La fractura con frecuencia divide a la membrana a lo largo del interior hidrófobo de la bicapa de lípidos.



3 Resultan dos fracturas complementarias una frente a la otra. La media membrana interior presenta la cara-P (o la cara protoplasmática), y la media membrana exterior presenta la cara-E (o la cara externa). Las proteínas integrales, como las proteínas transmembrana, se insertan a través de la bicapa de lípidos.



Bloom and Fawcett Textbook of Histology

4 Se utilizó un microscopio electrónico para visualizar las superficies interiores (las caras) de las dos capas. En este MET las partículas (que aparecen como protuberancias) representan grandes proteínas integrales.

FIGURA 5-8 Método de criofractura

periféricas se pueden quitar fácilmente de la membrana sin alterar la estructura de la bicapa.

Las proteínas están orientadas asimétricamente a través de la bicapa

Una de las manifestaciones más notables de que las proteínas se encuentran incrustadas en la bicapa del lípido proviene de la microscopia electrónica de *criofractura*, una técnica que divide a la membrana en dos mitades. El investigador puede, literalmente, ver las dos mitades de la membrana de "adentro hacia afuera". Cuando los biólogos celulares examinan las membranas de esta manera, observan numerosas partículas en las caras de la fractura (**FIGURA 5-8**). Las partículas son claramente las proteínas integrales de membrana, ya que los investigadores nunca las han visto en las bicapas de lípidos artificiales con el método de criofractura. Estos descubrimientos influyeron profundamente en Singer y Nicolson cuando desarrollaron el modelo de mosaico fluido.

Las moléculas de las proteínas de membrana están *orientadas asimétricamente*. La asimetría es producida por la forma muy específica en que se inserta cada proteína en la bicapa. Las proteínas de membrana que serán parte de la superficie interna de la membrana plasmática son fabricados por ribosomas libres y se mueven hacia la membrana a través del citoplasma. Las proteínas de membrana que se asociarán con la superficie externa de la célula se fabrican como las proteínas destinadas a ser exportadas de la célula.

Como se analizó en el capítulo 4, las proteínas destinadas a la superficie externa de la célula son inicialmente fabricadas por los ribosomas en el RE rugoso. Luego pasan a través de la membrana del RE por el lumen o luz del RE, donde se agregan los azúcares, haciéndolas **glicoproteínas**. Sin embargo, sólo una parte de cada proteína pasa a través de la membrana del RE, por lo que cada proteína completa tiene unas regiones que están situadas en el lumen del RE y otras regiones que permanecen en el citosol. Las enzimas que unen los azúcares a ciertos aminoácidos de la proteína sólo se encuentran en el lumen del RE. De este modo, los carbohidratos sólo se pueden agregar a las partes de las proteínas localizadas en dicho compartimento.

En la **FIGURA 5-9**, siga de arriba abajo los eventos de brote de vesícula y su fusión a la membrana, que hacen parte del proceso de transporte. Se puede ver que la región de la proteína que sobresale en el lumen del RE se mantiene durante su transporte hasta la luz del complejo de Golgi.

PUNTO CLAVE **La orientación de una proteína en la membrana plasmática está determinada por la ruta de su síntesis y transporte.**

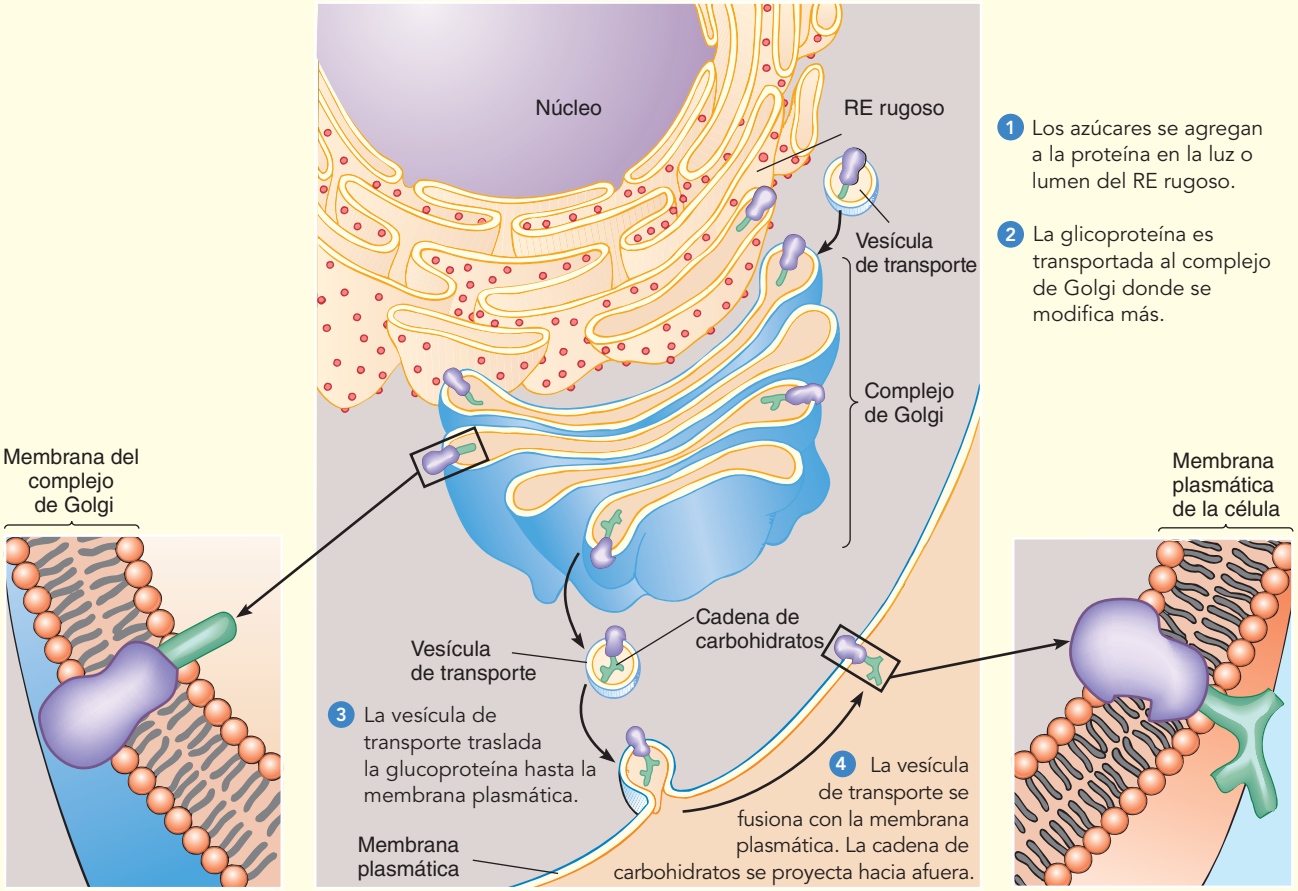


FIGURA 5-9 Síntesis y orientación de una proteína de membrana

La cara de la superficie de la membrana que da la luz o el lumen del RE rugoso es la misma cara del lumen del complejo de Golgi y las vesículas. Sin embargo, cuando una vesícula se fusiona con la membrana plasmática, la superficie interna de la vesícula se integra a la superficie extracelular de la membrana plasmática.

Existen otras enzimas que modifican aún más las cadenas de carbohidratos. Dentro del complejo de Golgi, la glicoproteína es marcada y dirigida a la membrana plasmática. La región modificada de la proteína permanece en el interior del compartimento membranoso de una vesícula de transporte conforme brota del complejo de Golgi. Observe que cuando la vesícula de transporte se fusiona con la membrana plasmática, la capa interna de la vesícula de transporte se convierte en la capa externa de la membrana plasmática. La cadena de carbohidratos se extiende al exterior de la superficie celular.

En resumen, ésta es la secuencia:

El azúcar es agregado a la proteína en el lumen del RE ⟶ la glicoproteína es transportada al complejo de Golgi, donde se modifica aún más ⟶ la glicoproteína es trasladada a la membrana plasmática ⟶ la vesícula de transporte se fusiona con la membrana plasmática (la capa interna de la vesícula de transporte se convierte en la capa externa de la membrana plasmática)

Repaso

- ¿Qué moléculas son responsables de las propiedades físicas de la membrana celular?
- Cómo se ubica una proteína transmembrana en la bicapa de lípidos? ¿Qué efecto tienen las regiones hidrófilas e hidrófobas de una proteína sobre su orientación?
- ¿Qué ruta siguen las células para agregar carbohidratos a las proteínas de la membrana plasmática?

5.2 DESCRIPCIÓN DE LAS FUNCIONES DE LAS PROTEÍNAS DE MEMBRANA

OBJETIVO DE APRENDIZAJE

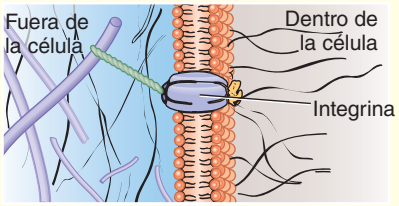
5 Resumir las funciones de las proteínas de membrana.

¿Por qué la membrana plasmática requiere proteínas tan diferentes? Esta diversidad refleja la multitud de actividades que tienen lugar en o sobre la membrana. Las proteínas asociadas a la membrana son esenciales para la mayor parte de estas actividades. En general, las proteínas de membrana plasmática se dividen en varias categorías funcionales, como se muestra en la **FIGURA 5-10**. Algunas proteínas de membrana fijan la célula a su sustrato. Por ejemplo, las *integrinas*, son proteínas unidas a los microfilamentos dentro de la célula, que conectan a ésta con la matriz extracelular (figura 5-10a). Las integrinas también sirven como receptores, o sitios de acoplamiento, para las proteínas de la matriz extracelular (vea la figura 4-30).

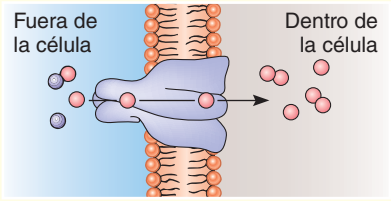
Muchas proteínas de membrana están implicadas en el transporte de moléculas a través de la membrana. Algunas forman canales que permiten el paso selectivo de iones o moléculas específicas (figura 5-10b). Otras proteínas forman las bombas que utilizan el ATP u otras fuentes de energía, para trasladar activamente los solutos a través de la membrana (figura 5-10c).

Ciertas proteínas de membrana son enzimas que catalizan reacciones cerca de la superficie celular (figura 5-10d). En las membranas mitocondriales o del cloroplasto, las enzimas están

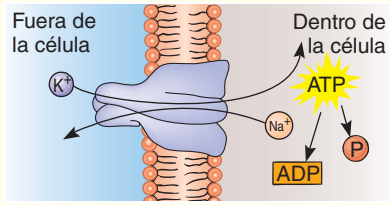
PUNTO CLAVE **Las proteínas celulares realizan muchas funciones, incluido el transporte de materiales, como enzimas para reacciones químicas, y en la transmisión de información.**



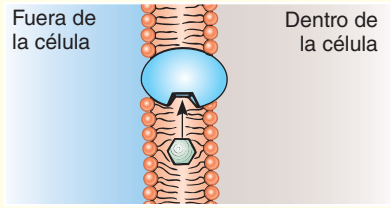
(a) Anclaje. Algunas proteínas de membrana, como las integrinas, anclan la célula a la matriz extracelular, y también se unen a los microfilamentos dentro de la célula.



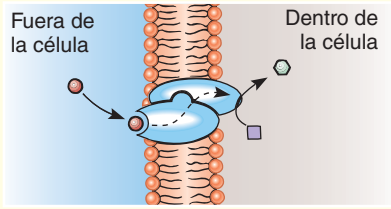
(b) Transporte pasivo. Ciertas proteínas forman canales para el paso selectivo de iones o moléculas.



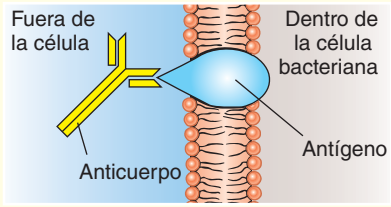
(c) Transporte activo. Algunas proteínas de transporte bombean solutos a través de la membrana, requiriendo un ingreso directo de energía.



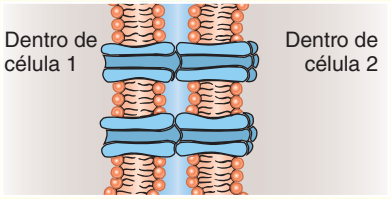
(d) Actividad enzimática. Muchas enzimas unidas a la membrana catalizan las reacciones que ocurren dentro o en la superficie de la membrana.



(e) Transducción de señales. Algunos receptores se unen con las moléculas de señales como las hormonas y transmiten la información al interior de la célula.



(f) Reconocimiento de células. Algunas glicoproteínas funcionan como etiquetas de identificación. Por ejemplo, las células bacterianas tienen proteínas superficiales, o antígenos, que las células humanas reconocen como extrañas.



(g) Unión intercelular. Las proteínas de adhesión celular unen las membranas de las células adyacentes.

FIGURA 5-10 Algunas funciones de las proteínas de membrana

organizadas en secuencias que le permiten al orgánulo regular eficazmente la serie de reacciones que ocurren en la respiración celular o en la fotosíntesis.

Algunas proteínas de membrana son receptores que reciben información de otras células en forma de señales químicas o eléctricas. La mayoría de las células de los vertebrados tienen receptores para las hormonas liberadas por las glándulas endocrinas. La información puede ser transmitida desde las proteínas de la membrana plasmática al interior de la célula mediante la *transducción de señales* (se analiza en el capítulo 6; figura 5-10e).

Algunas proteínas de membrana sirven como etiquetas de identificación que otras células reconocen. Por ejemplo, ciertas células humanas reconocen como extrañas las proteínas de la superficie o *antígenos*, de las células bacterianas. Los antígenos estimulan las defensas inmunitarias que destruyen las bacterias (figura 5-10f). Cuando ciertas células se reconocen mutuamente, se conectan para formar tejidos. Algunas proteínas de membrana forman uniones entre células adyacentes (figura 5-10g). Estas proteínas también pueden servir como puntos de anclaje para la compleja red de elementos del citoesqueleto. En las secciones que restan de este capítulo, se analizarán las funciones de las proteínas de membrana celular en el transporte de materiales dentro y fuera de la célula, y se estudiarán las uniones entre las células. Se analizarán otras funciones de las membranas celulares en varios de los capítulos que siguen.

Repaso

- ¿Cómo funcionan las proteínas en el transporte de materiales dentro de la célula?
- ¿Qué función desempeñan las proteínas de membrana en el reconocimiento celular?

5.3 ESTRUCTURA Y PERMEABILIDAD DE LA MEMBRANA CELULAR

OBJETIVO DE APRENDIZAJE

6 Describir la importancia de la permeabilidad selectiva de las membranas y comparar las funciones de las proteínas transportadoras y las proteínas de canal.

Una membrana es *permeable* a una sustancia dada si permite que la sustancia pase a través de ella y es impermeable si no lo hace. La estructura del mosaico fluido de las membranas biológicas les permite funcionar como **membranas de permeabilidad selectiva** o **semipermeables**, dejando que algunas, pero no todas, las sustancias pasen a través de ellas. En respuesta a las diversas condiciones ambientales o las necesidades de la célula, una membrana puede ser una barrera para una sustancia particular en un momento y promover activamente su paso en otro momento. Mediante la regulación del tráfico químico a través de su membrana plasmática, una célula controla su volumen y su composición interna iónica y molecular. Esta regulación permite que la composición molecular de la célula sea bastante diferente a la de su entorno externo.

Las membranas biológicas constituyen una barrera para las moléculas polares

En general, las membranas biológicas son más permeables a pequeñas moléculas no polares (hidrófobas). Tales moléculas pueden pasar a través de la bicapa de lípidos hidrófoba. Gases como el oxígeno y el dióxido de carbono son moléculas pequeñas, no polares que cruzan la bicapa de lípidos con rapidez. A pesar de que las moléculas de agua son polares, su tamaño es lo suficientemente pequeño para pasar a través de los espacios que se forman entre las cadenas de ácidos grasos de la bicapa en su movimiento continuo. Como resultado, las moléculas de agua cruzan lentamente la bicapa de lípidos.

La bicapa de lípidos de la membrana plasmática es relativamente impermeable a los iones cargados, independientemente de su tamaño, por lo que los iones y moléculas polares más grandes pasan a través de la bicapa lentamente. Los iones son importantes en la señalización celular y en muchos otros procesos fisiológicos. Por ejemplo, muchos procesos celulares, como la contracción muscular, dependerán de los cambios en la concentración citoplásmica de los iones de calcio. La glucosa, los aminoácidos, y otros compuestos necesarios en el metabolismo son moléculas polares que también pasan a través de la bicapa de lípidos lentamente. Esto es ventajoso para las células porque la impermeabilidad de la membrana plasmática les evita que se difundan al exterior. ¿Entonces cómo obtienen las células los iones y las moléculas polares que necesitan?

Las proteínas de transporte pasan las moléculas de un lado a otro de las membranas

Los sistemas de **proteínas de transporte** que mueven a través de las membranas iones, aminoácidos, azúcares y otras moléculas polares necesarias, evolucionaron aparentemente muy pronto al origen de las células. Estas proteínas transmembrana se han encontrado en todas las membranas biológicas. Los dos tipos principales de proteínas de transporte de membrana son las proteínas transportadoras y las proteínas de canal. Cada tipo de proteína de transporte traslada un tipo específico de ion o molécula o un grupo de sustancias relacionadas.

Las **proteínas de transporte**, también llamadas **transportadoras**, se unen al ion o a la molécula, experimentando cambios en su forma, que provocan el movimiento de la molécula a través de la membrana. La transferencia de solutos mediante las proteínas transportadoras ubicadas dentro de la membrana se llama **transporte mediado por el transportador**. Como se analizará, las dos formas de transporte mediado por el transportador (difusión facilitada y transporte activo mediado por el transportador), difieren en sus capacidades y fuentes de energía.

Los **transportadores ABC** forman un gran e importante grupo de proteínas transportadoras. El acrónimo *ABC* corresponde a las siglas en inglés de ATP-binding cassette (casete de unión a ATP). Se encuentra en las membranas celulares de todas las especies, los transportadores ABC usan la energía donada por la ATP para el traslado de ciertos iones, azúcares y polipéptidos a través de las membranas celulares. Los científicos han identificado aproximadamente 48 tipos de transportadores ABC en las células humanas. Las mutaciones en los genes que codifican estas proteínas causan o contribuyen a muchas enfermedades humanas, incluyendo la fibrosis quística y otras enfermedades neurológicas. Los transportadores ABC trasladan fármacos hidrófobos fuera de la célula. Clínicamente, esta respuesta puede ser un problema porque ciertos transportadores eliminan antibióticos, antimicóticos y medicamentos anticancerígenos.

Las **proteínas de canal** forman túneles, llamados poros, a través de la membrana. Muchos de estos canales están *bloqueados*, lo que significa que se pueden abrir y cerrar. Las células regulan el paso de materiales a través de los canales mediante la apertura y el cierre de las puertas que los bloquean en respuesta a cambios eléctricos, estímulos químicos, o estímulos mecánicos. El agua y tipos específicos de iones son transportados a través de canales. Hay numerosos canales de iones en todas las membranas de cada célula.

Las **porinas** son proteínas transmembrana de canal que permiten que diversos solutos o agua pasen a través de las membranas. Estas proteínas de canal son cilindros huecos, con estructura de barril debido al enrollamiento hacia arriba de láminas β, que forman poros. Los investi-

gadores Peter Agre, de la Escuela de Medicina Johns Hopkins en Baltimore, Maryland, y Roderick MacKinnon, del Instituto Médico Howard Hughes de la Universidad de Rockefeller en Nueva York, compartieron el Premio Nobel 2003 de Química por su trabajo en las proteínas de transporte. Agre identificó las proteínas transmembrana llamadas **acuaporinas**, que funcionan como canales de agua con compuertas.

Las acuaporinas facilitan el traslado rápido de agua a través de la membrana plasmática. ¡Alrededor de mil millones de moléculas de agua por segundo pueden pasar a través de una acuaporina! Estos canales son muy selectivos y no permiten el paso de iones y otras moléculas pequeñas. En algunas células, como las que recubren los túbulos renales de los mamíferos, las acuaporinas responden a las señales específicas de las hormonas. Así mismo, ayudan a prevenir la deshidratación regresando el agua de los túbulos renales a la sangre.

Repaso

- ¿Qué tipos de moléculas pasan fácilmente a través de la membrana plasmática?
- ¿Cuáles son los dos tipos principales de proteínas de transporte? ¿Cuáles son sus funciones?
- ¿Qué son las acuaporinas? ¿Cuál es su función?

5.4 TRANSPORTE PASIVO

OBJETIVOS DE APRENDIZAJE

7 Comparar la difusión simple con la difusión facilitada.

8 Definir *ósmosis* y resolver problemas sencillos relacionados con la ósmosis, por ejemplo, predecir si las células se hinchan o se encogen bajo diversas condiciones osmóticas.

El transporte pasivo no requiere que la célula gaste energía metabólica. Muchos iones y moléculas pequeñas se mueven a través de las membranas por *difusión*. Hay dos tipos de difusión, la difusión simple y la difusión facilitada.

La difusión se produce por un gradiente de concentración

Algunas sustancias ingresan o salen de las células y se mueven dentro de ellas por **difusión**, un proceso físico de movimiento aleatorio. Todos los átomos y las moléculas tienen energía cinética, o energía de movimiento, a temperaturas arriba del cero absoluto (0 K, −273°C, o −459.4°F). La materia puede existir como un sólido, un líquido o un gas, dependiendo de la libertad de movimiento de sus partículas constituyentes (átomos, iones o moléculas). Las partículas de un sólido están muy juntas, y las fuerzas de atracción entre ellas les permiten vibrar, pero no moverse. En un líquido las partículas están más separadas, las atracciones intermoleculares son más débiles, y las partículas se mueven con gran libertad. En un gas las partículas están tan separadas que las fuerzas intermoleculares son despreciables; el movimiento molecular está restringido solamente por las paredes del recipiente que encierra el gas. Los átomos y las moléculas en líquidos y gases se mueven en una especie de "camino aleatorio", cambiando de dirección conforme chocan.

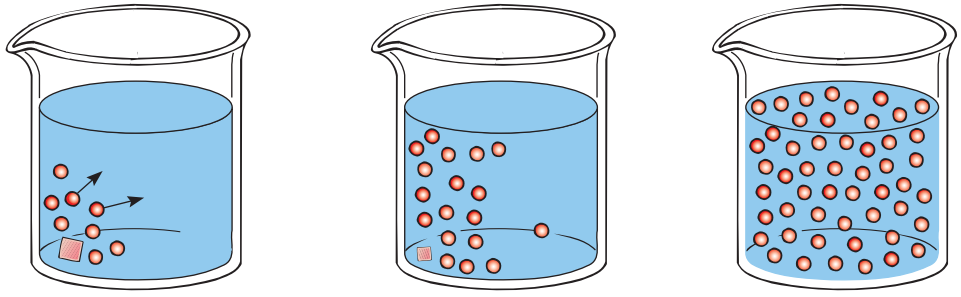
Aunque el movimiento de cada una de las partículas individuales no tiene dirección y es impredecible, no obstante se pueden hacer predicciones acerca del comportamiento de grupos de partículas. Si las partículas no están distribuidas uniformemente, entonces al menos existen dos regiones: una con una mayor concentración de partículas y el otro con una concentración más baja. Esta diferencia en la concentración de una sustancia de un lugar a otro establece un **gradiente de concentración**.

En difusión, el movimiento aleatorio de las partículas da como resultado un movimiento neto "a favor" de su propio gradiente de concentración, desde la región de mayor concentración a una de menor concentración. Esto no significa que las partículas individuales no podrán avanzar "en contra" del gradiente. Sin embargo, debido a que hay más partículas inicialmente en la región de alta concentración, se deduce lógicamente que más partículas se mueven de manera aleatoria a partir de ahí a la región de baja concentración que a la inversa (**FIGURA 5-11**).

Así, si una membrana es permeable a una sustancia, existe un movimiento neto desde el lado de la membrana donde está más concentrado al lado donde está menos concentrado. Este gradiente que atraviesa la membrana es una forma de energía almacenada. La energía almacenada es la *energía potencial*, que es la capacidad para realizar trabajo como resultado de la posición o del estado. La energía almacenada del gradiente de concentración se libera cuando los iones o moléculas se mueven desde una región de alta concentración a una de baja concentración. Por esta razón, el movimiento por un gradiente de concentración es espontáneo. (Las formas de energía y los procesos espontáneos se analizan con más detalle en el capítulo 7).

La difusión se produce con rapidez en distancias muy cortas. La velocidad de difusión está determinada por el movimiento de las partículas, que a su vez está en función de su tamaño y forma, sus cargas eléctricas, y la temperatura. Conforme se incrementa la temperatura, las partículas se mueven más rápido y aumenta la razón de difusión.

Las partículas de diferentes sustancias en una mezcla se difunden independientemente una de otra. La difusión mueve solutos hacia un estado de equilibrio. Si las partículas no se agregan o se eliminan del sistema, se alcanza un estado de **equilibrio dinámico**. En esta condición, las partículas están distribuidas uniformemente y no hay cambio neto en el sistema. Las partículas continúan moviéndose hacia atrás y hacia adelante a tra-



1 Cuando se deja caer un terrón de azúcar en el vaso de agua pura, las moléculas de azúcar empiezan a disolverse y se difunden a través del agua.

2 Las moléculas de azúcar continúan disolviéndose y se difunden en toda el agua.

3 Finalmente, las moléculas de azúcar quedan distribuidas aleatoriamente a lo largo de agua.

FIGURA 5-11 Difusión

vés de la membrana, pero se mueven con la misma rapidez en ambas direcciones.

En los organismos, rara vez se alcanza el equilibrio. Por ejemplo, las células humanas producen continuamente dióxido de carbono, azúcares y otras moléculas que son metabolizadas durante la respiración aeróbica. El dióxido de carbono se difunde con facilidad a través de la membrana plasmática pero luego se elimina rápidamente por la sangre. Esto limita la posibilidad de que las moléculas vuelvan a entrar en la célula, por lo que siempre existe un fuerte gradiente de concentración de las moléculas de dióxido de carbono a través de la membrana plasmática.

En la **difusión simple** a través de una membrana biológica, moléculas pequeñas de soluto, no polares (sin carga) se mueven en forma directa a través de la membrana a favor de su gradiente de concentración. El oxígeno y el dióxido de carbono se pueden difundir con rapidez a través de la membrana. La razón de difusión simple está directamente relacionada con la concentración del soluto; a mayor concentración de soluto, más rápida será la difusión.

La ósmosis es la difusión de agua a través de una membrana semipermeable

La **ósmosis** es un tipo especial de difusión que implica el movimiento neto de agua (el principal *solvente* en los sistemas biológicos) a través de una membrana semipermeable de una región de mayor concentración a una región de menor concentración. Las moléculas de agua pasan libremente en ambas direcciones, pero como en todos los tipos de difusión, el movimiento *neto* es de la región donde las moléculas de agua están más concentradas a la región de menor concentración. La mayoría de las *moléculas de soluto* (como azúcar y sal) no se pueden difundir libremente a través de las membranas semipermeables de la célula.

Los principios que implica la ósmosis se pueden ilustrar mediante un aparato llamado tubo en U (**FIGURA 5-12**). El tubo en U está dividido en dos secciones por una membrana semipermeable que permite que las moléculas de solvente (agua) pasen libremente, pero excluye las moléculas de soluto. Se coloca una disolución de agua y soluto a un lado, y agua pura en el otro. El lado que contiene el soluto tiene una menor concentración efectiva de agua que el lado del agua pura. La razón es que las partículas de soluto, que están cargadas (iónicas) o polares, interactúan con las cargas parciales eléctricas sobre las moléculas de agua polares. Muchas de las moléculas de agua están "ligadas" y ya no son libres de difundirse a través de la membrana.

Debido a la diferencia en la concentración efectiva del agua, hay un movimiento neto de moléculas de agua desde el lado del agua pura (con una alta concentración efectiva de agua) hacia el lado del agua y soluto (con una concentración efectiva de agua menor). Como resultado, el nivel del fluido desciende en el lado del agua pura y se eleva en el lado del agua y soluto. Debido a que las moléculas de soluto no se difunden a través de la membrana, nunca se alcanza el equilibrio. El movimiento neto de agua continúa, y el nivel del líquido se eleva en el lado que contiene el soluto. El peso de la columna ascendente de fluido finalmente ejerce presión suficiente para detener más cambios en los niveles del fluido, aunque las moléculas de agua continuarán pasando a través de la membrana semipermeable en ambas direcciones.

La **presión osmótica** de una disolución se define como aquella presión que debe ejercerse sobre el lado de una membrana semipermeable con la más alta concentración de soluto, para impedir la difusión del agua (por ósmosis) desde el lado con la concentración más baja de soluto. En el ejemplo del tubo en U, se puede medir la presión osmótica mediante la inserción de un pistón en el lado agua y soluto del tubo y midiendo qué presión debe ejercer el pistón para evitar el aumento de líquido en ese lado del tubo. Una disolución con una alta concentración del soluto tiene una baja concentración efectiva de agua y una presión osmótica alta, inversamente, una disolución con una concentración de soluto baja tiene una alta concentración efectiva de agua y una presión osmótica baja.

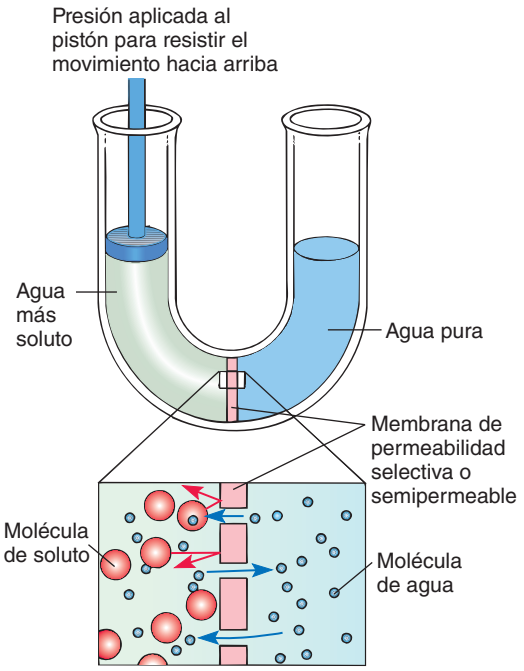


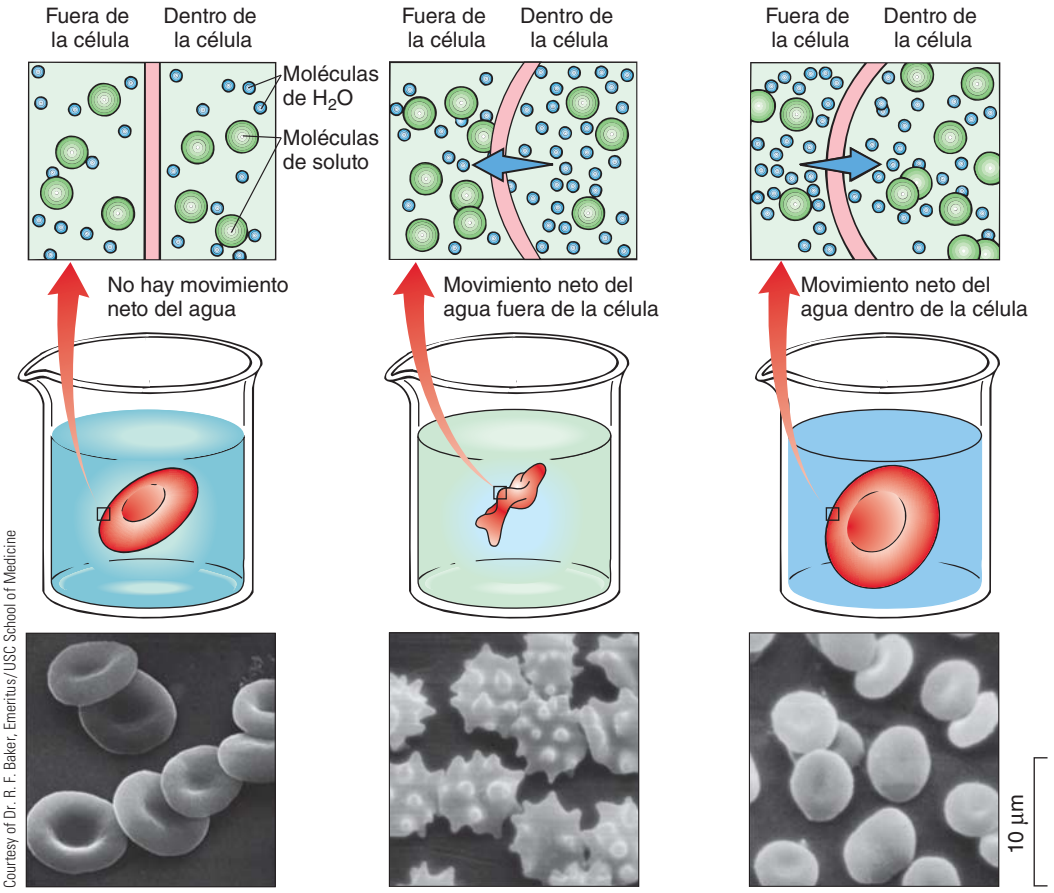
FIGURA 5-12 ***Animada*** **Ósmosis**
El tubo en U contiene agua pura a la derecha y agua más soluto en el lado izquierdo, separadas por una membrana semipermeable. Las moléculas de agua atraviesan la membrana en ambas direcciones (*flechas azules*). Las moléculas del soluto no puede cruzar (*flechas rojas*). El nivel del líquido normalmente se elevaría a la izquierda y caería a la derecha porque el movimiento neto de agua sería hacia la izquierda. Sin embargo, el pistón evita que el agua se eleve. La fuerza que debe ejercer el pistón para evitar la subida del nivel del líquido es igual a la presión osmótica de la disolución.

Dos disoluciones pueden ser isotónicas

Las sales, azúcares y otras sustancias se disuelven en el compartimento fluido de cada célula (citosol). Estos solutos le dan al citosol una presión

TABLA 5-1 Terminología osmótica

Concentración de soluto en la disolución A	Concentración de soluto en la disolución B	Tonicidad	Dirección de movimiento neto de agua
Mayor	Menor	A hipertónica a B; B hipotónica a A	B a A
Menor	Mayor	B hipertónica a A; A hipotónica a B	A a B
Igual	Igual	A y B son isotónicas entre sí	Ningún movimiento neto



(a) Disolución isotónica. Cuando una célula se coloca en una disolución isotónica, las moléculas de agua ingresan y salen de la célula, pero el movimiento neto de moléculas de agua es cero.

(b) Disolución hipertónica. Cuando una célula se coloca en una disolución hipertónica, hay un movimiento neto de moléculas de agua fuera de la célula (*flecha azul*). La célula se deshidrata y se contrae.

(c) Disolución hipotónica. Cuando una célula se coloca en una disolución hipotónica, el movimiento neto de moléculas de agua al interior de la célula (*flecha azul*) hace que la célula se hinche o incluso explote.

FIGURA 5-13 ***Animada*** **Respuestas de las células animales a las diferencias de presión osmótica**

osmótica específica. La **TABLA 5-1** resume el movimiento del agua dentro y fuera de una disolución (o célula) en función de la concentración de solutos relativos.

Cuando se coloca una célula en un fluido con exactamente la misma presión osmótica, no se produce movimiento neto de moléculas de agua, ya sea hacia el interior o exterior de la célula. La célula ni se hincha ni se encoge. Dicho fluido tiene una concentración igual de solutos, o **isotónica**, que la del fluido dentro de la célula. Normalmente, el plasma sanguíneo (el componente fluido de la sangre) y todos los demás fluidos del cuerpo son isotónicos para las células, ya que su concentración de agua es igual a la de las células. Una disolución de cloruro de sodio al 0.9% (a veces llamada *salina fisiológica*) es isotónica para las células de los seres humanos y otros mamíferos. Los eritrocitos colocados en cloruro de sodio al 0.9% ni se contraen ni se hinchan (**FIGURA 5-13a**).

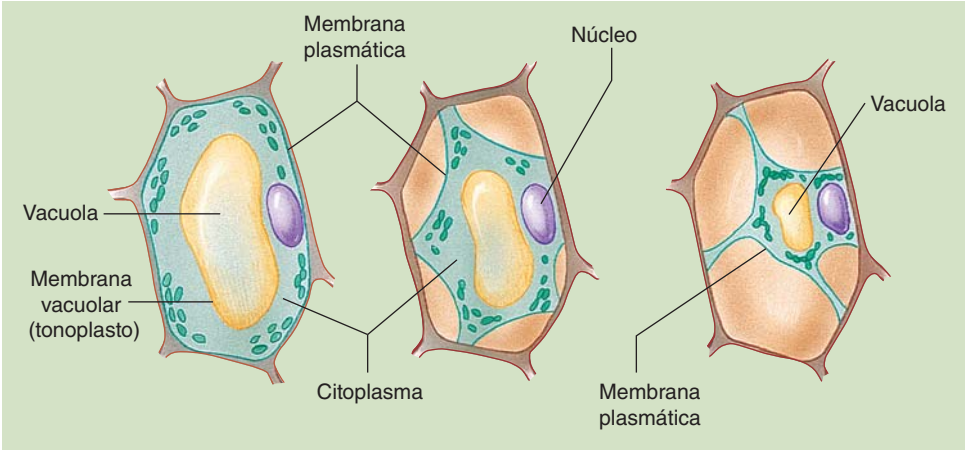
Una disolución puede ser hipertónica y la otra hipotónica

Si el fluido alrededor tiene una concentración de sustancias disueltas mayor a la concentración dentro de la célula, su presión osmótica será mayor que la de la célula y se dice que es **hipertónica** respecto a ella. Debido a que una disolución hipertónica tiene una concentración efectiva de agua más baja, una célula colocada en esta disolución se contrae conforme pierde agua por ósmosis. Los eritrocitos colocados en una disolución de cloruro de sodio al 1.3% se arrugan (**FIGURA 5-13b**).

Si el fluido que rodea contiene una menor concentración de materiales disueltos que el de la célula, el fluido tiene una presión osmótica más baja y se dice que es **hipotónica** a la célula; el agua entonces entra en la célula y hace que se hinche. Los eritrocitos colocados en una disolución de 0.6% de cloruro de sodio ganan agua, se hinchan (**FIGURA 5-13c**), y por último pueden explotar. Muchas células que normalmente viven en ambientes hipotónicos tienen adaptaciones para evitar la acumulación excesiva de agua. Por ejemplo, el *Paramecium* y ciertos ciliados (miembros del supergrupo de los cromalveolados) tienen vacuolas contráctiles que expulsan el exceso de agua (vea la figura 26-8).

La presión de turgencia es la presión hidrostática interna que generalmente se presenta en las paredes celulares

Las células de la mayoría de los procariotas, algas, plantas y hongos tienen paredes celulares relativamente rígidas. Estas células pueden re-



(a) En el entorno hipotónico, la vacuola de una célula vegetal se llena con agua, pero las paredes celulares rígidas evitan que la célula se expanda. Las células de esta planta de begonia saludable están turgentes.

(b) Cuando la planta de begonia se expone a una disolución hipertónica, sus células se plasmolizan conforme pierden agua.

(c) La planta se marchita y eventualmente muere.

FIGURA 5-14 ***Animada*** **Presión de turgencia y plasmólisis**

sistir, sin estallar, un medio externo que es muy diluido, conteniendo únicamente una concentración de solutos muy baja. Debido a las sustancias disueltas en el citoplasma, las células son hipertónicas respecto al medio exterior (a la inversa, el medio exterior es hipotónico al citoplasma).

El agua se mueve en las células por ósmosis, llenando sus vacuolas centrales y distendiendo las células. Las células se hinchan, construyendo la **presión de turgencia** contra las paredes celulares rígidas (**FIGURA 5-14a**). Las paredes celulares se estiran sólo ligeramente, y se alcanza un estado de equilibrio cuando su resistencia al estiramiento impide cualquier aumento adicional en el tamaño celular y con ello se detiene *el movimiento neto* de las moléculas de agua en las células. (Por supuesto, las moléculas continúan moviéndose adelante y atrás a través de la membrana plasmática). La presión de turgencia en las células es un factor importante en el apoyo del cuerpo de las plantas no leñosas.

Si una célula que tiene una pared celular se coloca en un medio hipertónico, la célula pierde agua a sus alrededores. Sus contenidos se reducen, y la membrana plasmática se separa de la pared celular, proceso conocido como **plasmólisis** (**FIGURAS 5-14b** y **14c**). La plasmólisis se produce en las plantas cuando el suelo o el agua alrededor de ellos contienen altas concentraciones de sales o fertilizantes. También explica por qué la lechuga pierde turgencia en un aderezo de ensalada salada y por qué una flor que se corta se marchita por falta de agua.

La difusión facilitada se realiza a favor de un gradiente de concentración

En todos los procesos en los que las sustancias se mueven por difusión a través de membranas, la transferencia neta de las moléculas de un lado a otro se produce como resultado de un gradiente de concentración. Se ha visto que moléculas de soluto pequeñas, sin carga (no polares), como el oxígeno y el dióxido de carbono, se mueven directamente a través de la membrana a favor de su gradiente de concentración por simple difusión. En la **difusión facilitada**, una proteína de transporte específica hace que la membrana sea permeable a un soluto en particular, como un ion específico o una molécula polar. Se puede trasladar un soluto específico

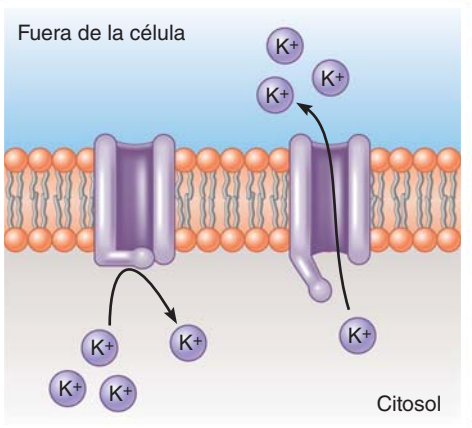


FIGURA 5.15 Difusión facilitada de iones potasio
En respuesta a un estímulo eléctrico, se abre la puerta del canal iónico de potasio, permitiendo que el potasio se difunda fuera de la célula.

desde el interior de la célula al exterior o desde el exterior al interior, pero el movimiento neto es siempre de una región de mayor concentración de soluto a una región de menor concentración. Las proteínas de canal y las proteínas transportadoras realizan la difusión facilitada por diferentes mecanismos.

Las proteínas de canal forman canales hidrofílicos a través de las membranas

Algunas proteínas de canal son porinas, que forman túneles relativamente grandes a través de las cuales pasan agua y solutos. Sin embargo, la mayoría de ellas forman canales estrechos de modo que transportan iones específicos a favor de sus gradientes (**FIGURA 5-15**). (Como se analizará posteriormente, debido a que los iones son partículas cargadas, se refieren como gradientes electroquímicos). Estos canales se conocen como *canales iónicos bloqueados*, que se pueden abrir y cerrar. ¡Hasta 100 millones de iones por segundo pueden pasar a través de un canal iónico abierto! Los canales sólo pueden facilitar el traslado bajo un gradiente de concentración. No pueden transportar activamente los iones de una región de menor concentración a una región de mayor concentración.

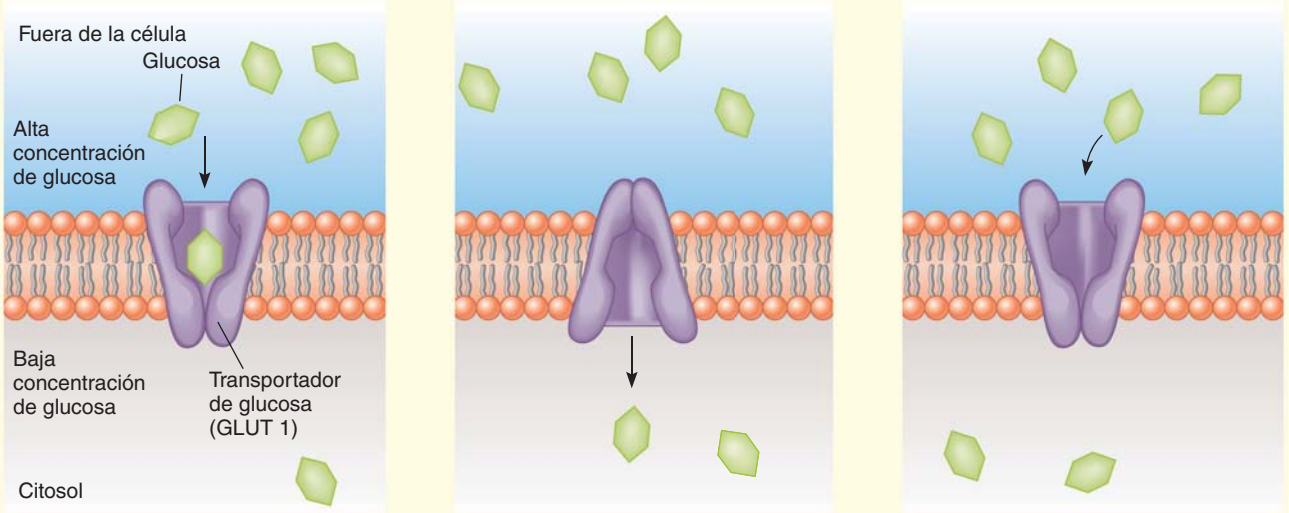
Las proteínas transportadoras experimentan un cambio de forma

El traslado de solutos a través de proteínas transportadoras es más lenta que a través de proteínas de canal. La proteína transportadora se une con una o más moléculas de soluto en un lado de la membrana. La proteína entonces experimenta un cambio conformacional (cambio en la forma) que mueve al soluto al otro lado de la membrana.

Como un ejemplo de difusión facilitada por una proteína transportadora, se considera el transporte de glucosa. Una proteína transportadora conocida como *transportador de glucosa 1*, o *GLUT 1*, lleva la glucosa al interior de los eritrocitos (**FIGURA 5-16**). La concentración de glucosa es mayor en el plasma sanguíneo que en los eritrocitos, por lo que la glucosa se difunde a favor de su gradiente de concentración en estas células sanguíneas. El transportador GLUT 1 facilita la difusión de la glucosa, permitiendo que la glucosa entre en la célula aproximadamente 50,000 veces más rápido que por difusión simple.

Los eritrocitos mantienen baja la concentración interna de la glucosa agregando un grupo fosfato a las moléculas de glucosa inmediatamente entran, convirtiéndolas en glucosas fosfato muy cargadas que no pueden pasar de nuevo a través de la membrana. Debido a que la glucosa fosfato es una molécula diferente, no contribuye al gradiente de concentración de la glucosa. Por lo tanto, se mantiene continuamente un gradiente de concentración muy pronunciado para la glucosa, y la

PUNTO CLAVE **La difusión facilitada requiere la energía potencial de un gradiente de concentración.**



1 La glucosa se une a GLUT 1.

2 GLUT 1 cambia de forma y la glucosa se libera en el interior de la célula.

3 La GLUT 1 regresa a su forma original.

FIGURA 5-16 ***Animada*** **Difusión facilitada de moléculas de glucosa**

glucosa se difunde con rapidez en la célula, sólo para ser inmediatamente cambiada a la forma fosforilada. La difusión facilitada es impulsada por el gradiente de concentración.

Los investigadores han estudiado la difusión facilitada de la glucosa utilizando **liposomas**, vesículas artificiales rodeadas por bicapas de fosfolípidos. La membrana de fosfolípidos de un liposoma no permite el paso de glucosa a menos que un transportador de glucosa esté presente en la membrana del liposoma. Los transportadores de glucosa y las proteínas de transporte similares se unen temporalmente a las moléculas que trasladan. Este mecanismo parece ser similar al modo en que una enzima se une con su sustrato, la molécula sobre la que actúa (que se estudia en el capítulo 7). Además, como en la acción enzimática, la unión al parecer cambia la forma de la proteína transportadora. Este cambio permite que la molécula de glucosa se libere en el interior de la célula. De acuerdo con este modelo, cuando la glucosa se libera en el citoplasma, la proteína transportadora vuelve a su forma original y está disponible para unirse a otra molécula de glucosa en el exterior de la célula.

Otra semejanza con la acción enzimática es que las proteínas transportadoras se saturan cuando hay una alta concentración de la molécula que se traslada. Esta saturación puede ocurrir ya que la disponibilidad de las proteínas transportadoras es finita y funcionan a una velocidad máxima definida. Cuando la concentración de moléculas de soluto para ser trasladadas alcanza cierto nivel, todas las proteínas transportadoras están trabajando a su velocidad máxima.

Es un error común pensar que la difusión, ya sea simple o facilitada, es de alguna manera "gratuita" y que sólo los mecanismos de transporte activo requieren energía. Ya que la difusión siempre implica el movimiento neto de una sustancia a favor de su gradiente de concentración, se dice que los gradientes de concentración "impulsan" el proceso. Sin embargo, se necesita energía para hacer el trabajo de establecer y mantener el gradiente. En el ejemplo de difusión facilitada de glucosa, la célula mantiene un gradiente de concentración elevado (alto fuera, bajo dentro) mediante la fosforilación de las moléculas de glucosa una vez que han entrado en la célula. Se gasta una molécula de ATP por cada molécula de glucosa fosforilada, y hay costos adicionales, como la energía necesaria para hacer que las enzimas realicen la reacción.

Repaso

- ¿Qué pasaría si una célula vegetal se colocara en una disolución isotónica? ¿En un entorno hipertónico? ¿En un ambiente hipotónico? ¿Cómo modificaría sus predicciones para una célula animal?
- ¿Cuál es la fuente inmediata de energía para la difusión simple? ¿Para difusión facilitada?
- ¿En qué dirección se mueven las partículas a lo largo de su gradiente de concentración? ¿Sus respuestas serían diferentes para la difusión facilitada en comparación con la difusión simple?

5.5 TRANSPORTE ACTIVO

OBJETIVO DE APRENDIZAJE

9 Describir el transporte activo, incluido el cotransporte.

Aunque unas pocas sustancias se mueven en cantidades suficientes a través de las membranas celulares por difusión, las células deben transportar activamente muchos solutos *contra* un gradiente de concentración. La razón es que las células requieren muchas sustancias en concentraciones mayores que su concentración fuera de la célula.

Tanto la difusión como el transporte activo requieren energía. La energía para la difusión la proporciona un gradiente de concentración para la sustancia trasladada. El transporte activo requiere que la célula invierta energía metabólica directamente en alimentar el proceso.

Un sistema de **transporte activo** puede bombear materiales de una región de baja concentración a una región de alta concentración. La energía almacenada en el gradiente de concentración además de no estar disponible para el sistema, trabaja contra ella. Por esta razón, la célula necesita alguna otra fuente de energía. En muchos casos, las células utilizan energía del ATP directamente. Sin embargo, el transporte activo puede ser acoplado al ATP indirectamente. En el transporte activo indirecto, un gradiente de concentración proporciona la energía para el cotransporte de alguna otra sustancia, tal como un ion.

El sistema de transporte activo "bombea" sustancias contra sus gradientes de concentración

Uno de los ejemplos más destacado de mecanismo de transporte activo es la **bomba de sodio-potasio** que se encuentra en todas las células animales (**FIGURA 5-17**). Esta bomba es un transportador ABC, una proteína de transporte específico en la membrana plasmática. Utiliza energía del ATP para bombear iones de sodio fuera de la célula y iones de potasio dentro de la célula. El intercambio es desigual: en general sólo dos iones de potasio son importados por cada tres iones de sodio exportados. Ya que estos gradientes de concentración particulares implican iones, un potencial eléctrico (separación de cargas eléctricas) se genera a través de la membrana, es decir, la membrana está **polarizada**.

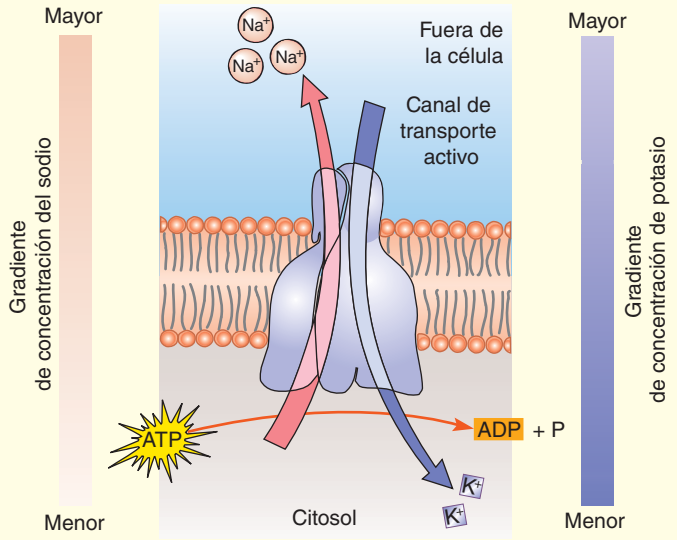
Tanto los iones de sodio como los de potasio están cargados positivamente, pero debido a que hay menos iones de potasio en el interior con respecto a los iones de sodio de afuera, el interior de la célula está cargada negativamente con respecto al exterior. La distribución desigual de iones establece un **gradiente eléctrico** que impulsa a los iones a través de la membrana plasmática. Las bombas sodio-potasio ayudan a mantener una separación de cargas a través de la membrana plasmática. Esta separación se llama un **potencial de membrana**. Ya que hay tanto una diferencia de carga eléctrica como una diferencia de concentración en los dos lados de la membrana, el gradiente se llama un **gradiente electroquímico**. Estos gradientes almacenan energía que se utiliza para impulsar otros sistemas de transporte. Así que lo importante es el gradiente electroquímico producido por las bombas de algunas células (como las células nerviosas) gastan más del 25% de su energía total disponible sólo para alimentar este sistema de transporte.

Las bombas de sodio-potasio (así como todas las otras bombas potenciadas por ATP) son proteínas transmembrana que se distribuyen alrededor de la membrana. Al experimentar una serie de cambios conformacionales, las bombas intercambian el sodio por el potasio a través de la membrana plasmática. A diferencia de lo que ocurre en la difusión facilitada, por lo menos uno de los cambios conformacionales en el ciclo de la bomba requiere energía, que proporciona el ATP. La forma de la proteína bomba de sodio potasio cambia en el ciclo, cuando un grupo fosfato del ATP primero se une a ella y posteriormente es retirado.

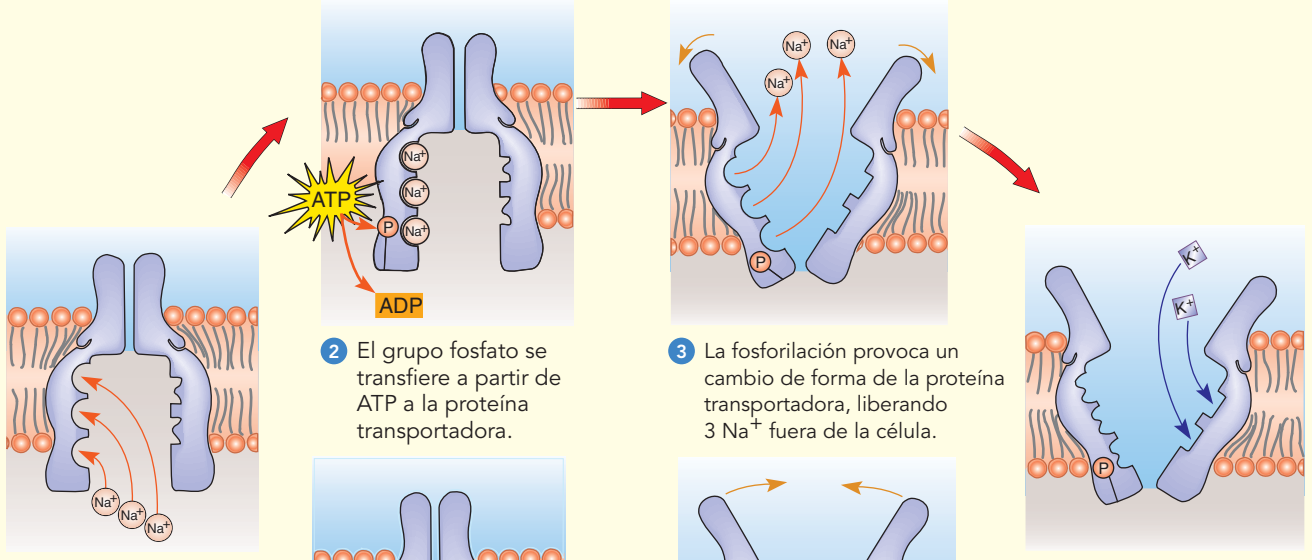
El uso de potenciales electroquímicos para el almacenamiento de energía no se limita a las membranas plasmáticas de las células animales. Las células de bacterias, hongos y plantas utilizan proteínas transportadoras, conocidas como bombas de protones, para transportar activamente los iones de hidrógeno (que son protones) fuera de la célula. Estas bombas de membrana potenciadoras-ATP transfieren protones del citosol hacia el exterior (**FIGURA 5-18**).

La eliminación de protones cargados positivamente del citoplasma de estas células da como resultado una gran diferencia en la concentra-

PUNTO CLAVE **La bomba de sodio-potasio es una proteína transportadora que mantiene un gradiente electroquímico a través de la membrana plasmática.**



(a) La bomba de sodio-potasio es una proteína transportadora que requiere energía del ATP. En cada ciclo completo de bombeo, la energía de una molécula de ATP se utiliza para exportar tres iones de sodio (Na^+) e importar dos iones de potasio (K^+).



1 Tres Na^+ se unen a la proteína transportadora.

2 El grupo fosfato se transfiere a partir de ATP a la proteína transportadora.

3 La fosforilación provoca un cambio de forma de la proteína transportadora, liberando 3 Na^+ fuera de la célula.

4 2 K^+ se unen a la proteína transportadora.

5 El fosfato se libera.

6 El fosfato liberado permite que la proteína transportadora regrese a su forma original. Dos iones K^+ se liberan dentro de la célula.

(b) Siga los pasos que ilustran un modelo de transporte activo mediante la bomba de sodio-potasio.

FIGURA 5-17 ***Animada*** **Un modelo para el ciclo de bombeo de la bomba de sodio-potasio**

ción de protones entre el exterior y el interior de la célula. El exterior de las células está cargado positivamente con respecto a la parte interior de la membrana plasmática. La energía almacenada en estos gradientes electroquímicos se puede utilizar para muchos tipos de trabajo celular.

Otras bombas de protones se utilizan en forma "inversa" para sintetizar ATP. Las bacterias, las mitocondrias y los cloroplastos utilizan la energía de los alimentos o la luz del Sol para establecer gradientes de concentración de protones (que se examinan en los capítulos 8 y 9). Cuando los protones se difunden a través de los portadores de protones de una región de alta concentración de protones a una de baja concentración, el ATP es sintetizado. Estos gradientes electroquímicos forman la base para los sistemas de conversión de energía más importantes en prácticamente todas las células.

Las bombas de iones tienen otras funciones importantes. Por ejemplo, tienen un papel decisivo en la capacidad de una célula animal para igualar las presiones osmóticas de su citoplasma y su entorno externo. Si una célula animal no controla su presión osmótica interna, su contenido se hace relativamente hipertónico al exterior. El agua entra por ósmosis, causando que la célula se hinche y posiblemente estalle (vea la figura 5-13c). Mediante el control de la distribución de iones a través de la membrana, la célula controla indirectamente el movimiento del agua, porque cuando los iones son bombeados fuera de la célula, el agua sale por ósmosis.

Las proteínas transportadoras pueden transportar uno o dos solutos

Puede haber observado que algunas proteínas de transporte, como las bombas de protones, transportan un tipo de sustancia en una sola dirección. Estas proteínas transportadoras se conocen como **uniportadores**. Otras proteínas transportadoras, las **simportadoras**, mueven dos tipos de sustancias en una misma dirección. Por ejemplo, una proteína transportadora específica lleva sodio y glucosa al interior de la célula. Todavía otras proteínas transportadoras, las **antiportadoras**, acarrean dos sustancias en direcciones opuestas. Las bombas de sodio-potasio trasladan iones de sodio fuera de la célula y los iones de potasio dentro de la célula. Ambas simportadoras y antiportadoras cotransportan solutos.

Los sistemas de cotransporte proporcionan energía indirectamente para el transporte activo

Un **sistema de cotransporte** mueve solutos a través de una membrana por **transporte activo indirecto**. Dos solutos son trasladados al mismo tiempo. El movimiento de un soluto a favor de su gradiente de concentración proporciona energía para el traslado de algunos otros solutos hasta su gradiente de concentración. Sin embargo, se necesita una fuente de energía como el ATP para alimentar la bomba que produce el gradiente de concentración.

Las bombas de sodio-potasio (y otras bombas) generan gradientes de concentración electroquímicos. El sodio se bombea fuera de la célula y luego se difunde de nuevo moviéndose hacia abajo de su gradiente de concentración. Este proceso genera suficiente energía para el transporte activo de otras sustancias esenciales. En estos sistemas, una proteína transportadora *cotransporta* un soluto *en contra* de su gradiente de concentración, mientras que los iones sodio, potasio e hidrógeno se mueven hacia *abajo* de su gradiente. La energía del ATP produce el gradiente de iones. Entonces la energía de este gradiente impulsa el transporte activo de una sustancia requerida, tal como glucosa, en contra de su gradiente.

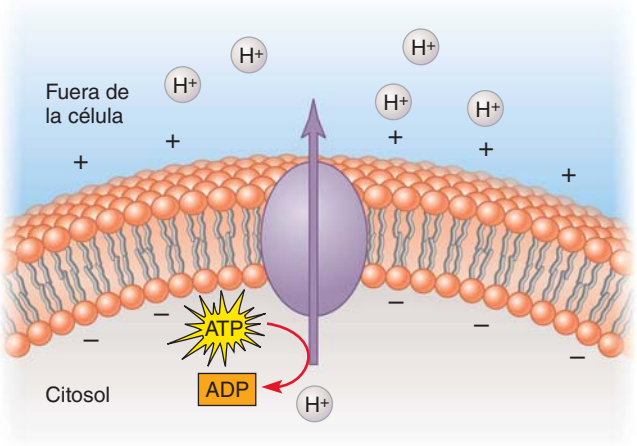


FIGURA 5-18 **Modelo de una bomba de protones**
Las bombas de protones utilizan la energía del ATP para transportar los protones (iones de hidrógeno) a través de las membranas. Se puede utilizar la energía del gradiente electroquímico establecido para otros procesos.

Se ha visto cómo se puede mover la glucosa dentro de la célula por difusión facilitada. La glucosa también se puede cotransportar en la célula. La concentración de sodio dentro de la célula se mantiene baja por el requerimiento del ATP por las bombas de sodio-potasio que trasladan activamente iones de sodio fuera de la célula. En el cotransporte de la glucosa, una proteína transportadora acarrea tanto sodio como glucosa (**FIGURA 5-19**). Como el sodio se mueve en la célula a lo largo de su gradiente de concentración, la proteína transportadora captura la energía liberada y la utiliza para acarrear la glucosa en la célula. Así, este sistema de transporte activo indirecto para la glucosa es "impulsado" por el cotransporte de sodio.

Repaso

- ¿Cuál es la fuente de energía para el transporte activo?
- ¿Cuál es la fuente de energía para el cotransporte?

5.6 EXOCITOSIS Y ENDOCITOSIS

OBJETIVO DE APRENDIZAJE

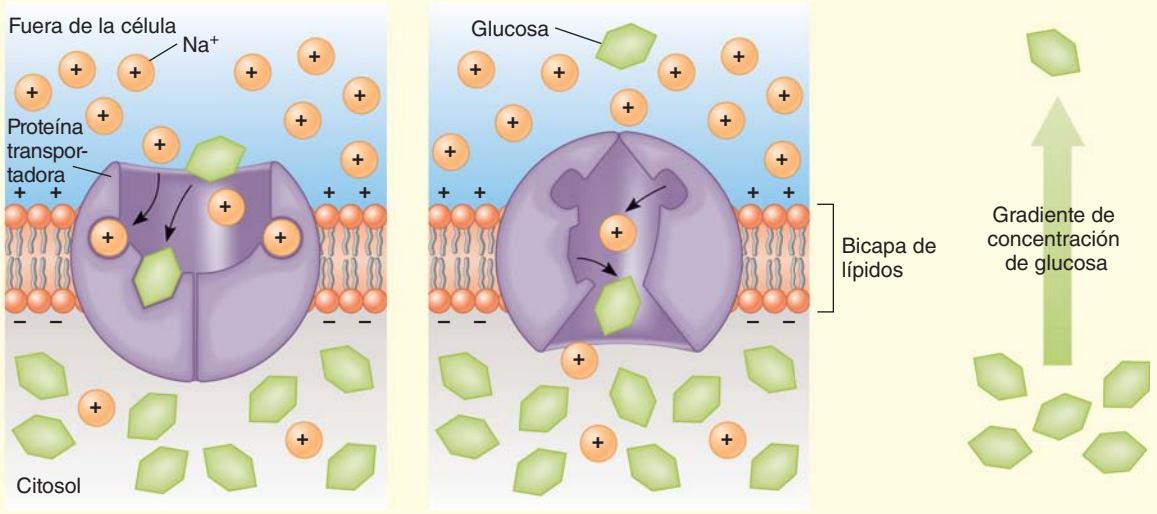
10 Comparar los mecanismos de transporte de exocitosis y endocitosis.

Las moléculas individuales y los iones pasan a través de la membrana plasmática por difusión simple y facilitada así como por transporte activo mediado por el transportador. Algunos de los materiales más grandes, como moléculas de gran tamaño, las partículas de alimentos, o incluso células pequeñas, también se mueven dentro o fuera de las células. Son trasladados por exocitosis y endocitosis. Al igual que el transporte activo, estos procesos requieren un gasto de energía directamente de la célula.

En la exocitosis, las vesículas exportan grandes moléculas

En la **exocitosis**, una célula expulsa productos de desecho, o productos de secreción como las hormonas, mediante la fusión de una vesícula con

PUNTO CLAVE **Una proteína transportadora mueve los iones de sodio por su gradiente de concentración y utiliza esa energía para cotransportar moléculas de glucosa en contra de su gradiente de concentración.**

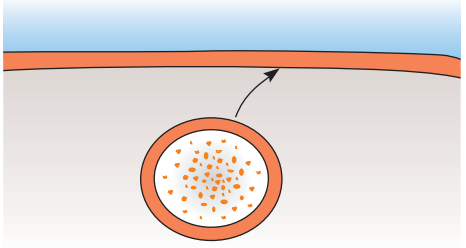


1 Los iones de sodio y glucosa se unen a la proteína transportadora.

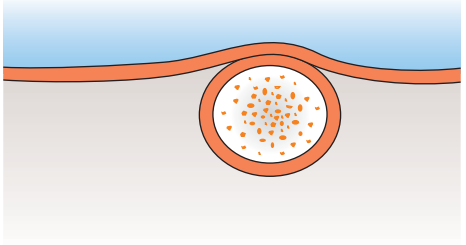
2 La proteína transportadora cambia de forma y libera iones de sodio y glucosa en el interior de la célula.

FIGURA 5-19 Un modelo para el cotransporte de iones de glucosa y sodio

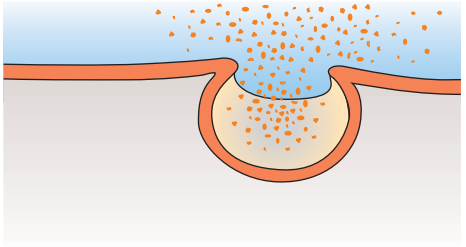
Observe que esta proteína transportadora es una simportadora.



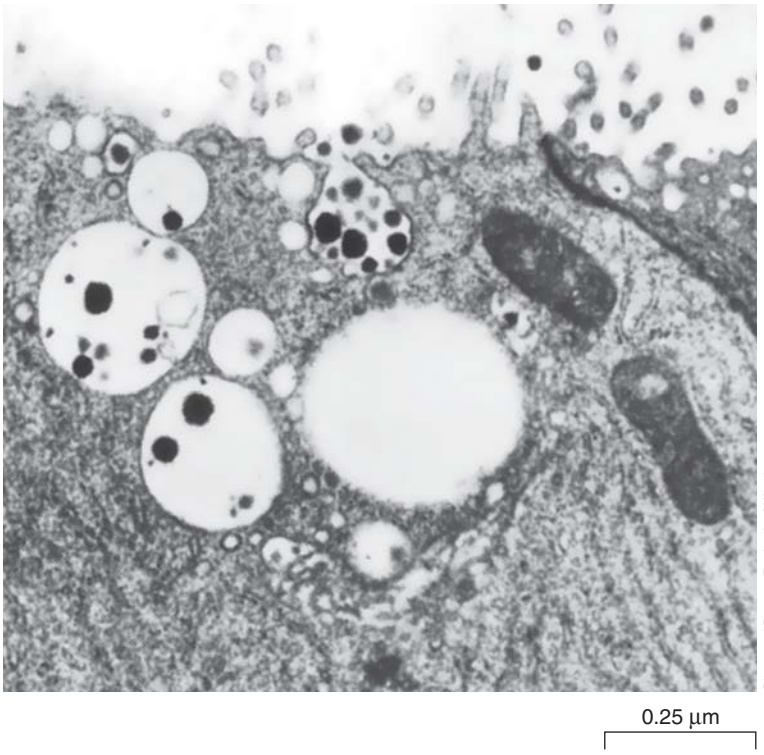
1 La vesícula se aproxima a la membrana plasmática,



2 se fusiona con ella, y



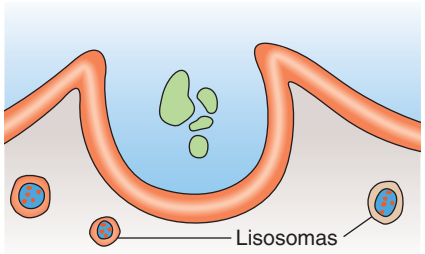
3 libera su contenido fuera de la célula.



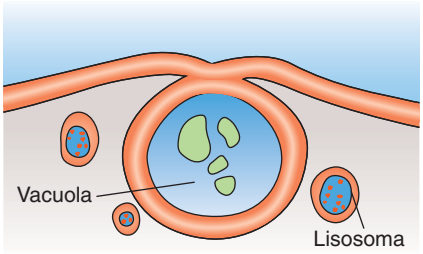
Bloom and Fawcett Textbook of Histology

FIGURA 5-20 Exocitosis

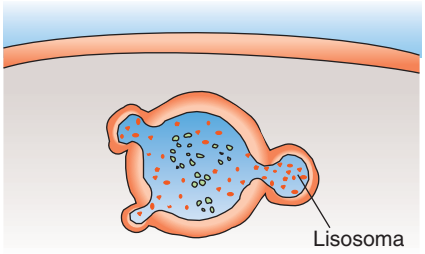
La MET muestra la exocitosis de los componentes proteínicos de la leche por una célula de la glándula mamaria.



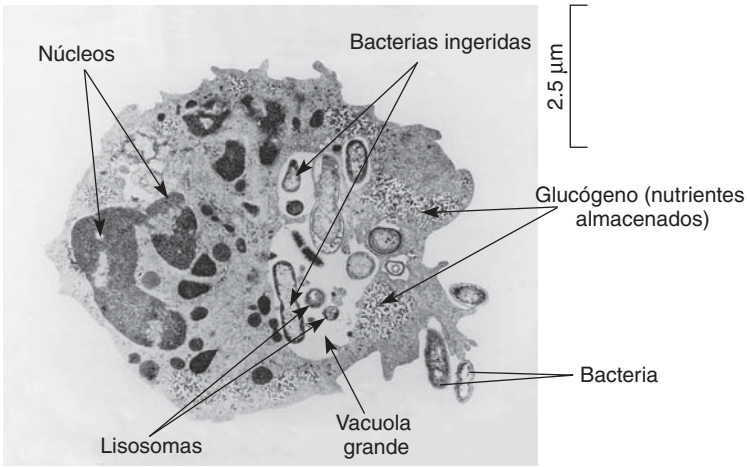
1 Los pliegues de la membrana plasmática rodean las partículas a ser ingeridas, formando una pequeña vacuola a su alrededor.



2 Después la vacuola se desprende dentro de la célula.



3 Los lisosomas se fusionan con la vacuola y vierten potentes enzimas hidrolíticas sobre el material ingerido.



Bloom and Fawcett Textbook of Histology

FIGURA 5-21 ***Animada*** **Fagocitosis**

En este tipo de endocitosis, una célula ingiere partículas sólidas relativamente grandes. El leucocito (un neutrófilo) que se muestra en la MET está fagocitando bacterias. Las vacuolas contienen bacterias que ya han sido ingeridas. Los lisosomas contienen enzimas digestivas que descomponen el material ingerido. Se ven otras bacterias fuera de la célula.

la membrana plasmática (**FIGURA 5-20**). Conforme el contenido de la vesícula se libera de la célula, la membrana de la vesícula secretora se integra a la membrana plasmática. Éste es el mecanismo principal por el cual la membrana plasmática aumenta de tamaño.

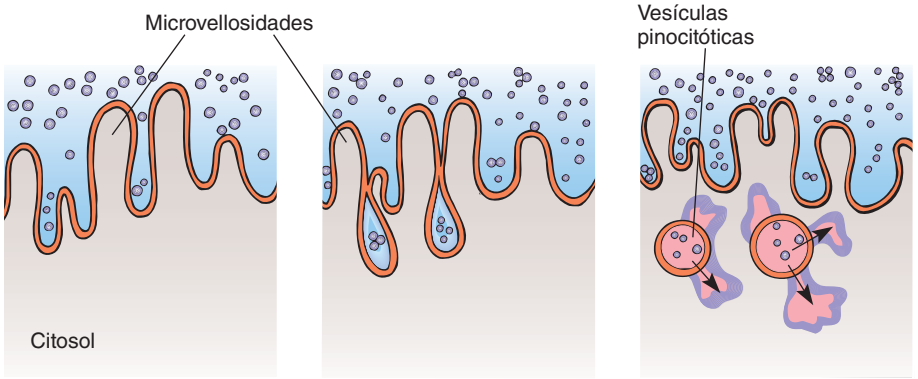
En la endocitosis, la célula importa materiales

En la **endocitosis**, los materiales son incorporados en la célula. Varios tipos de mecanismos de endocitosis operan en los sistemas biológicos, incluyendo la fagocitosis, pinocitosis y la endocitosis mediada por un receptor.

En la **fagocitosis** (literalmente, "células comiendo"), la célula ingiere partículas grandes de sólidos como alimento o bacterias (**FIGURA 5-21**). Algunos protistas ingieren alimentos por fagocitosis. Diferentes tipos de células de vertebrados, incluidos ciertos leucocitos, ingieren bacterias y otras partículas por fagocitosis. Durante la ingestión, los pliegues de la membrana plasmática encierran la célula o partícula. Cuando la membrana rodea la partícula, se fusiona en el punto de contacto, formando una vacuola. La vacuola puede entonces fusionarse con los lisosomas, que degradan el material ingerido.

En la **pinocitosis** ("células bebiendo"), la célula toma los materiales disueltos (**FIGURA 5-22**). Pequeñas gotas de fluido son atrapadas por los pliegues de la membrana plasmática, atrapándolas dentro del citosol en forma de vesículas pequeñas. Conforme el contenido del fluido de estas vesículas se transfiere en forma lenta en el citosol, las vesículas se vuelven progresivamente más pequeñas.

En un tercer tipo de endocitosis, **endocitosis mediada por receptores**, moléculas específicas se combinan con las proteínas del receptor en la membrana plasmática. La endocitosis mediada por receptores es el mecanismo principal por el cual las células eucariotas toman macromoléculas. Como ejemplo, echemos un vistazo a la forma en que las células de mamíferos toman el colesterol de la sangre. Las células utilizan el colesterol como un componente de las membranas celulares y como un precursor de hormonas esteroideas. El colesterol se transporta en la san-



1 Pequeñas gotas de fluido son atrapados por los pliegues de la membrana plasmática.

2 Éstas se desprenden dentro del citosol como pequeñas vesículas llenas de fluido.

3 El contenido de estas vesículas es entonces transferido lentamente al citosol.

FIGURA 5-22 **Pinocitosis, o "células bebiendo"**

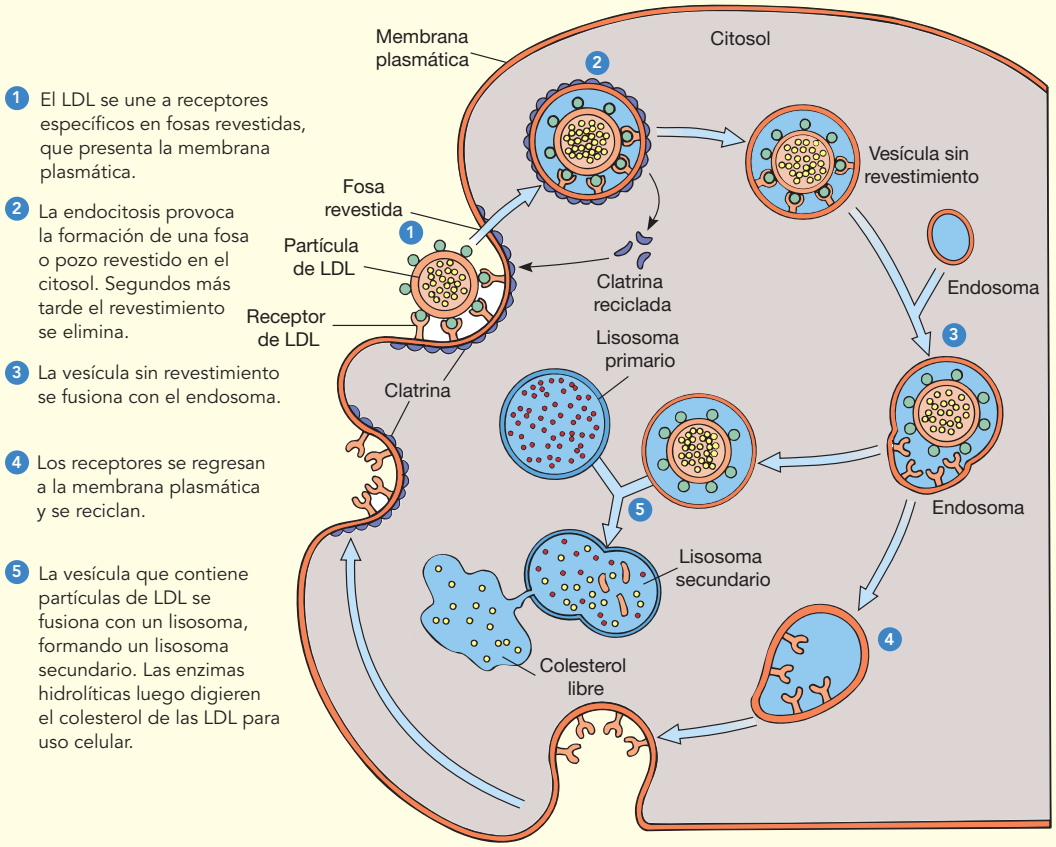
gre como parte de unas partículas llamadas *lipoproteínas de baja densidad* (*LDL*, conocido popularmente como "colesterol malo").

En estudios realizados por Michael Brown y Joseph Goldstein del Centro de Ciencias de la Salud de la Universidad de Texas se detallaron muchas de las vías de la endocitosis mediada por receptor sobre el receptor de LDL. Estos investigadores fueron galardonados con el Premio Nobel de Fisiología o Medicina en 1985 por su trabajo pionero. Sus descubrimientos tienen importantes implicaciones médicas porque el colesterol que queda en la sangre en lugar de entrar en las células se puede depositar en las paredes arteriales, lo que aumenta el riesgo de enfermedad cardiovascular.

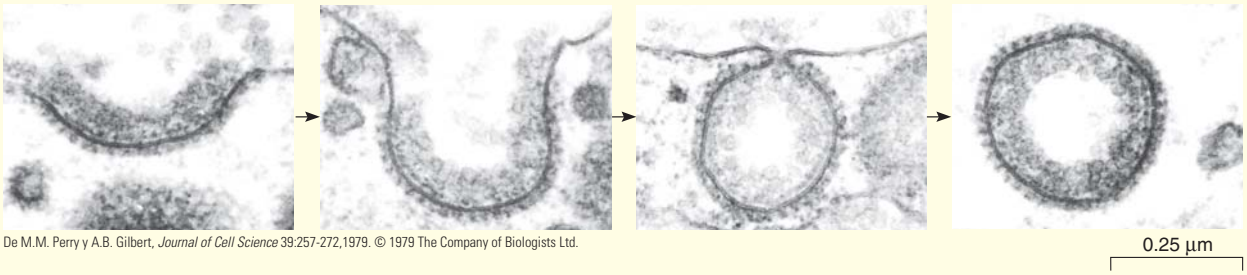
Cuando se necesita colesterol, la célula utiliza receptores de LDL. Los receptores están concentrados en depresiones o *fosas revestidas*, regiones deprimidas en la superficie citoplásmica de la membrana plasmática. Cada fosa está revestida por una capa de una proteína, llamada *clatrina*, que se encuentra justo debajo de la membrana plasmática. Una molécula que se une específicamente a un receptor se llama **ligando**. En este caso, el LDL es el ligando. Después de que el LDL se une con un receptor, la fosa revestida forma una *vesícula revestida* por endocitosis.

La **FIGURA 5-23** muestra la captación de una partícula de LDL. Segundos después la vesícula se mueve hacia el citoplasma, se disocia el revestimiento, dejando una vesícula sin revestimiento. Las vesículas se

PUNTO CLAVE **En la endocitosis mediada por receptor, las macromoléculas específicas se unen a las proteínas receptoras, acumuladas en fosas revestidas, y entran en la célula en vesículas recubiertas de clatrina.**



(a) Captación de partículas de lipoproteínas de baja densidad (LDL), que transportan el colesterol en la sangre.



De M.M. Perry y A.B. Gilbert, *Journal of Cell Science* 39:257-272,1979. © 1979 The Company of Biologists Ltd.

(b) Esta serie de MET muestra la formación de una vesícula revestida a partir de una depresión o fosa revestida.

FIGURA 5-23 ***Animada*** **Endocitosis mediada por receptor**

fusionan con pequeños compartimentos llamados *endosomas*. El LDL y los receptores de LDL se separan y los receptores son transportados a la membrana plasmática, donde se reciclan. La LDL se transfiere a un lisosoma, donde se descompone. El colesterol se libera en el citosol para que la célula lo use. A continuación se presenta un resumen simplificado de endocitosis mediada por receptor:

> las moléculas ligando se unen a los receptores en las fosas o pozos revestidos de la membrana plasmática ⟶ se forman vesículas revestidas por endocitosis ⟶ el revestimiento se desprende de la vesícula ⟶ la vesícula sin revestimiento se fusiona con el endosoma ⟶ los ligandos se separan de los receptores separados que son reciclados; los endosomas se fusionan con lisosomas primarios, formando lisosomas secundarios ⟶ el contenido del lisosoma secundario se digiere y se libera en el citosol.

El reciclaje de los receptores de LDL a la membrana plasmática a través de las vesículas provoca un problema común a todas las células que utilizan mecanismos de endocitosis y exocitosis: la membrana plasmática cambia de tamaño conforme las vesículas brotan o se fusionan con ésta. Un tipo de células fagocíticas conocidas como un *macrófago*, por ejemplo, ingiere el equivalente a su membrana plasmática completa en aproximadamente 30 minutos, lo que requiere una cantidad equivalente de reciclaje o síntesis de una nueva membrana para que la célula mantenga su área superficial. Por otro lado, las células que están constantemente implicadas en la secreción deben devolver una cantidad equivalente de la membrana al interior de la celda por cada vesícula que se fusiona con la membrana plasmática, si no, la superficie de la célula continuaría expandiéndose aun cuando el crecimiento de la misma célula puede estar detenido.

Repaso

- ¿En qué son similares la exocitosis y la endocitosis?
- ¿En qué se diferencian los procesos de fagocitosis y pinocitosis?
- ¿Cuál es la secuencia de eventos de la endocitosis mediada por receptores?

5.7 UNIONES CELULARES

OBJETIVO DE APRENDIZAJE

11 Comparar las estructuras y funciones de las uniones de anclaje, uniones estrechas, uniones en hendidura y los plasmodesmos.

Las células en estrecho contacto entre sí desarrollan típicamente uniones intercelulares especializadas. Estas estructuras pueden permitir que las células vecinas formen conexiones fuertes entre sí, impedir el paso de materiales, o establecer una comunicación rápida entre las células adyacentes. Existen varios tipos de uniones que conectan las células animales, como las uniones de anclaje, uniones estrechas y uniones en hendidura. Las células vegetales están conectadas por los plasmodesmos.

Las uniones de anclaje conectan las células de una lámina epitelial

Las células epiteliales adyacentes, como las que se encuentran en la capa externa de la piel de los mamíferos, están tan estrechamente unidas entre sí por **uniones de anclaje** que se necesitarían intensas fuerzas mecánicas para separarlas. Las cadherinas, las proteínas transmembrana que se muestran en la fotografía de apertura del capítulo, son componentes importantes de las uniones de anclaje. Estas uniones no impiden el paso de materiales entre las células adyacentes. Dos tipos comunes de uniones de anclaje son los desmosomas y las uniones adherentes.

Los **desmosomas** son puntos de unión entre las células (**FIGURA 5-24**). Mantienen juntas a las células en un momento dado como un remache o un punto de soldadura. Los desmosomas permiten que las células formen láminas fuertes, y que las sustancias continúen pasando libremente a través de los espacios entre las membranas plasmáticas. Cada desmosoma se compone de regiones de material denso asociado con los lados citosólicos de las dos membranas plasmáticas, además de filamentos proteínicos que cruzan el estrecho espacio intercelular entre

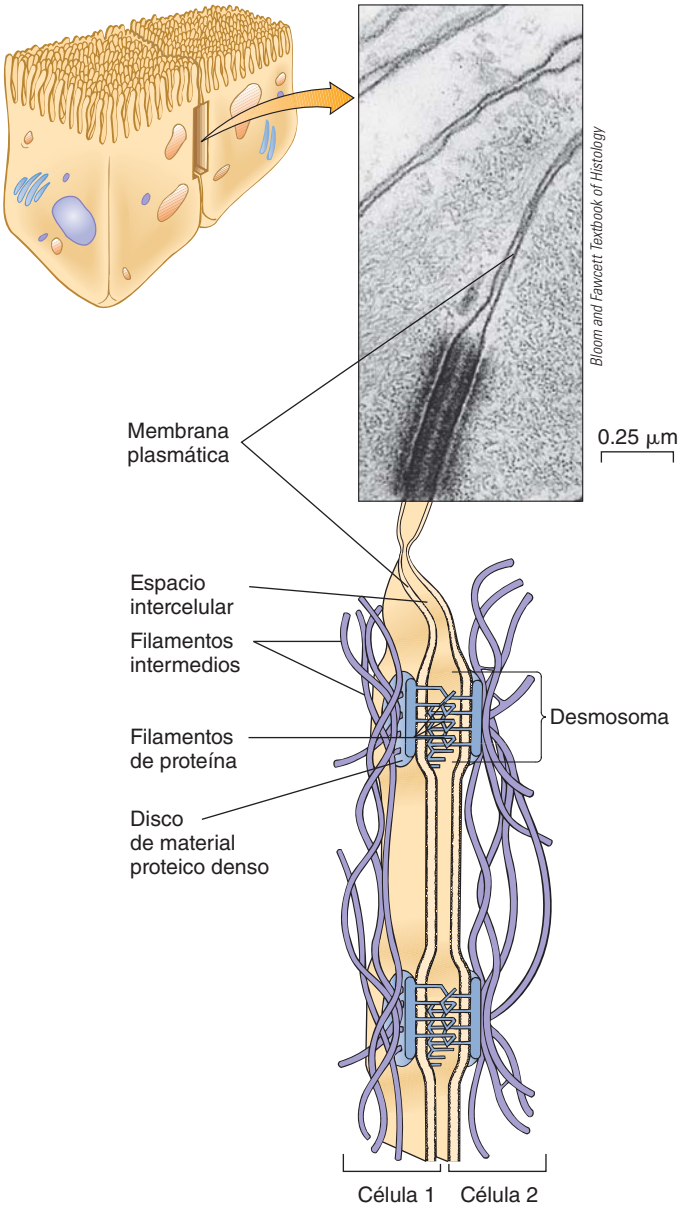


FIGURA 5-24 Desmosomas
La densa estructura en la MET es un desmosoma. Cada desmosoma consiste en un par de discos semejantes a botones que asocian las membranas plasmáticas de células adyacentes, además de filamentos de proteína intercelular que conecta los discos entre sí. Los filamentos intermedios de las células adyacentes se unen a los discos y de esta manera se conectan a los otros desmosomas.

ellas. Los desmosomas están anclados a los sistemas de filamentos intermedios dentro de la célula. Así, se conectan las redes de filamentos intermedios de las células adyacentes. Como resultado, las tensiones mecánicas se distribuyen por todo el tejido.

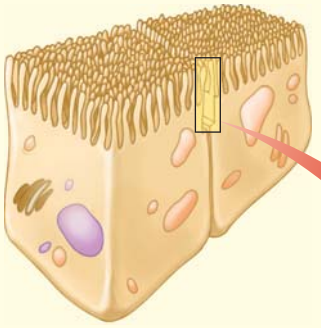
Las **uniones adherentes** son como pegamentos que mantienen a las células juntas. Las cadherinas forman una banda continua de adherencia alrededor de cada célula, uniendo a la célula con las células vecinas. Estas uniones conectan a los microfilamentos del citoesqueleto. Las cadherinas de uniones adherentes son un camino potencial para que las señales procedentes del ambiente exterior se transmitan al citoplasma.

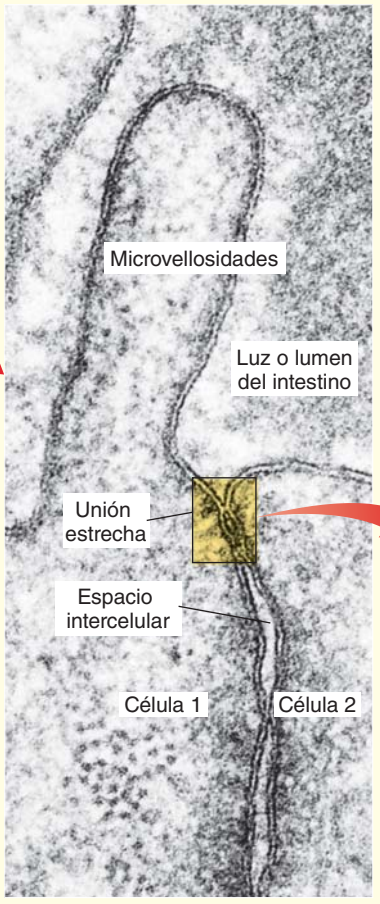
Las uniones estrechas sellan los espacios intercelulares entre algunas células animales

Las **uniones estrechas** u ocluyentes literalmente son áreas entre las membranas de células adyacentes conectadas estrechamente. Estas conexiones están tan apretadas que no queda espacio entre las células y las sustancias no pueden filtrarse entre ellas. Las MET de uniones estrechas muestran la región de unión de las membranas plasmáticas de las dos células presentan uniones estrechas por proteínas en contacto real entre sí. Sin embargo, como se muestra en la **FIGURA 5-25**, las uniones estrechas están situadas de forma intermitente. Las membranas plasmáticas de las dos células no se fusionan en toda su superficie.

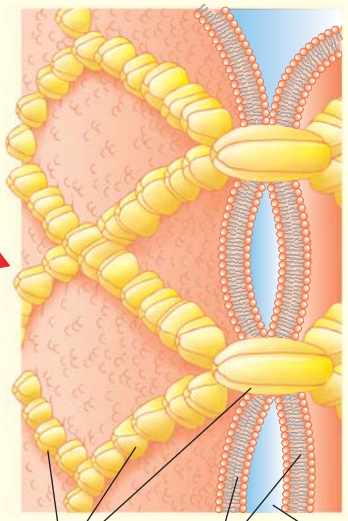
Las células conectadas por uniones estrechas sellan las cavidades del cuerpo. Por ejemplo, las uniones estrechas entre las células que recubren el intestino impiden que las sustancias en el intestino pasen entre las células y entren directamente en la sangre. La capa de células entonces actúa como una barrera selectiva. Las sustancias alimenticias se deben transportar a través de las membranas plasmáticas y *a través* de las células intestinales antes de entrar en la sangre. Esta conformación ayuda a evitar que las toxinas y otros materiales no deseados entren en la sangre y también impide que los nutrientes se escapen del intestino. Las uniones

PUNTO CLAVE **Las uniones estrechas impiden el paso de materiales a través de los espacios entre las células.**





(a) Esta MET muestra puntos de fusión entre las membranas plasmáticas de células adyacentes que recubren el intestino. La unión estrecha se destaca en el recuadro.



(b) Una unión estrecha está formada por la conexión entre las cadenas de proteínas de las células adyacentes. Estas proteínas sellan el espacio intercelular, impidiendo el paso de materiales a través de los espacios entre las células.

FIGURA 5-25 ***Animada*** Uniones estrechas

estrechas también están presentes en las células de los delgados capilares del cerebro. Forman la *barrera hematoencefálica* que impide que muchas sustancias de la sangre pasen al cerebro.

Las uniones en hendidura permiten la transferencia de pequeñas moléculas y iones

Una **unión en hendidura** o gap une estrechamente los espacios que hay entre las células con desmosomas como si fueran un puente (**FIGURA 5-26**). Las uniones en hendidura también se diferencian en que son uniones comunicantes. Además de conectar las membranas plasmáticas también tienen canales que conectan el citoplasma de células adyacentes.

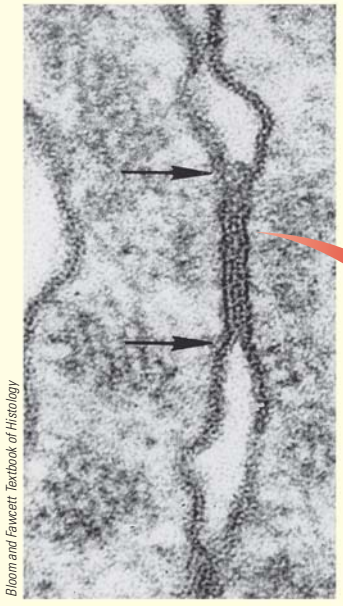
Las uniones en hendidura se componen de *conexina*, una proteína integral de la membrana. Grupos de seis moléculas de conexina se agrupan para formar un cilindro que se extiende alrededor de la membrana plasmática. Los cilindros de conexina sobre las células adyacentes quedan firmemente unidos. Los dos cilindros forman un canal, aproximadamente de 1.5 nm de diámetro. Pequeñas moléculas inorgánicas (como los iones) y algunas moléculas reguladoras (como el AMP cíclico, que se ilustra en la figura 3-25) pasan a través de los canales, pero se excluyen las moléculas más grandes. Cuando se inyecta alguna sustancia marcadora en una de las células de un grupo de células conectadas mediante uniones en hendidura, el marcador pasa rápidamente a las células adyacentes pero no entra en el espacio entre las células.

Las uniones en hendidura proporcionan una comunicación química y eléctrica rápida entre las células. Las células controlan el paso de materiales a través de las uniones en hendidura, abriendo y cerrando los canales (vea la figura 5-26d). Las células en el páncreas, por ejemplo, están unidas por uniones en hendidura de tal manera que si uno de un grupo de células es estimulado para secretar insulina, la señal se pasa a través de las uniones de las otras células en el grupo. Este mecanismo garantiza una respuesta coordinada a la señal inicial. Las uniones en hendidura le permiten a algunas células nerviosas acoplarse eléctricamente. Las células del músculo cardiaco están unidas por uniones en hendidura que permiten el flujo de iones necesarios para sincronizar las contracciones del corazón.

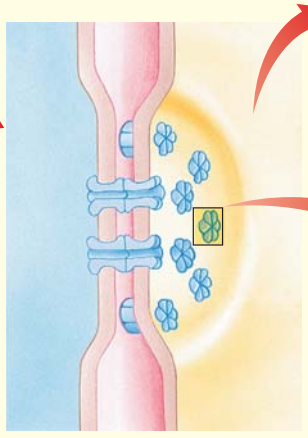
Los plasmodesmos le permiten a ciertas moléculas y iones moverse entre las células vegetales

Debido a que las células vegetales tienen paredes, no necesitan la fuerza de los desmosomas. Las células vegetales tienen conexiones que son funcionalmente equivalentes a las uniones en hendidura de algunas células animales. Los **plasmodesmos** son canales de 20 a 40 nm de ancho que

PUNTO CLAVE **Las uniones en hendidura permiten la transferencia de moléculas pequeñas y iones entre las células adyacentes.**

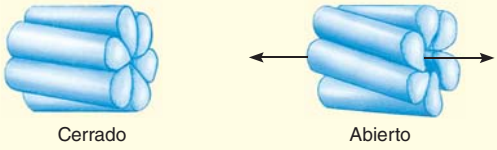


(a) Una MET de una unión de hendidura.



(b) Las dos membranas plasmáticas contienen cilindros compuestos de seis moléculas de conexinas. Dos cilindros opuestos de las membranas se unen para formar un canal que conecta los compartimentos citoplasmáticos de las dos células.

(c) Una réplica de criofractura de la cara-P de una unión en hendidura entre dos células de ovario de un ratón. Cada partícula corresponde a un cilindro de conexina.



(d) Este modelo muestra cómo el poro de la unión en hendidura puede abrirse y cerrarse.

FIGURA 5-26 ***Animada*** **Uniones en hendidura**

El modelo de una unión en hendidura que se muestra en (**b**) se basa en el microscopio electrónico y datos de rayos X de difracción.

pasan a través de las células vegetales, conectando el citoplasma de células vecinas (**FIGURA 5-27**). Las membranas plasmáticas de las células adyacentes son continuas entre sí a través de los plasmodesmos. La mayoría de los plasmodesmos contienen una estructura estrecha cilíndrica, llamado **desmotúbulo**, que recorre el canal y se conecta al RE liso de las dos células adyacentes.

Los plasmodesmos generalmente permiten que pasen las moléculas y los iones, pero no los orgánulos, a través de las aberturas de célula a célula. El movimiento de los iones a través de los plasmodesmos permite un tipo muy lento de señalización eléctrica en las plantas. Considerando que los canales de uniones tienen un diámetro fijo, las células de las plantas pueden dilatar los canales de plasmodesmos. Ciertas proteínas y el ARN pueden pasar a través de los plasmodesmos. Algunos virus de las plantas propagan infecciones porque pasan a través de estas uniones.

Repaso

- ¿En qué son funcionalmente semejantes los desmosomas y las uniones estrechas? ¿En qué se diferencian?
- ¿Cuál es la justificación para considerar que las uniones en hendidura y los plasmodesmos sean funcionalmente semejantes? ¿Cómo se diferencian desde el punto de vista estructural?

PUNTO CLAVE **La mayoría de las células vegetales tienen plasmodesmos que las conectan con el citoplasma de las células adyacentes.**

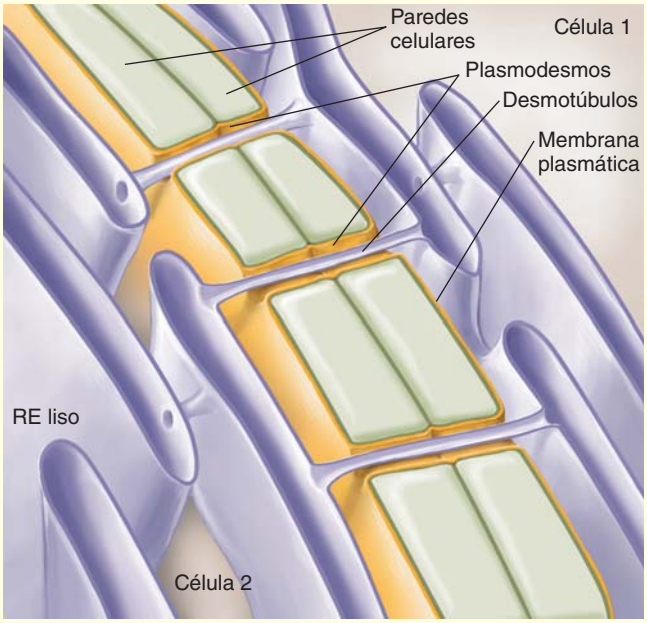


FIGURA 5-27 Plasmodesmos
Los canales citoplasmáticos a través de las paredes celulares de las células vegetales adyacentes permiten el paso de agua, iones y moléculas pequeñas. Los canales están alineados con las membranas plasmáticas fusionadas de las dos células adyacentes.

RESUMEN: ENFOQUE EN LOS OBJETIVOS DE APRENDIZAJE

5.1 *(página 107)*

1 Evaluar la importancia de las membranas para la homeostasis de la célula, enfatizando sus diversas funciones.

- La **membrana plasmática** físicamente separa el interior de la célula del medio extracelular, recibe información acerca de los cambios en el medio ambiente, regula el paso de materiales dentro y fuera de la célula, y se comunica con otras células.
- Las membranas biológicas forman compartimentos dentro de las células eucariotas que permiten una variedad de funciones separadas. Las membranas participan en y sirven como superficies para las reacciones bioquímicas.

2 Describir el modelo de mosaico fluido de la estructura de la membrana celular.

- De acuerdo con el **modelo de mosaico fluido**, las membranas consisten en una bicapa fluida de fosfolípidos en la que se incrustan una variedad de proteínas. Las moléculas de fosfolípidos son **anfipáticas**: tienen regiones hidrófobas e hidrófilas. Las cabezas hidrófilas de los fosfolípidos están en las dos superficies de la bicapa, y sus cadenas hidrófobas de ácidos grasos se encuentran en el interior.

3 Relacionar las propiedades de la bicapa de lípidos con las propiedades y funciones de la membrana celular.

- En casi todas las membranas biológicas, los lípidos de la bicapa están en un estado fluido o líquido-cristalino, que le permiten a las moléculas de lípidos moverse rápidamente en el plano de la membrana. Las proteínas también se mueven dentro de la membrana.
- Las bicapas de lípidos son flexibles y autosellantes y pueden fusionarse con otras membranas. Estas propiedades le permiten a la célula transportar materiales de una región de la célula a otra; los materiales son trasladados en vesículas que brotan de una membrana celular y después se fusionan con alguna otra membrana.

4 Describir las formas en que las proteínas de membrana se asocian con la bicapa de lípidos.

- Las **proteínas integrales de la membrana** están incrustadas en la bicapa con sus superficies hidrófilas expuestas al entorno acuoso y sus superficies hidrófobas en contacto con el interior hidrófobo de la bicapa. Las **proteínas transmembrana** son proteínas integrales que atraviesan completamente el espesor de la membrana.
- Las **proteínas periféricas de la membrana** se asocian con la superficie de la bicapa, normalmente se unen a las regiones expuestas de proteínas integrales, y se separan con facilidad sin perturbar la estructura de membrana.

5.2 *(página 114)*

5 Resumir las funciones de las proteínas de membrana.

- Las proteínas de membrana anclan las células, transportan materiales, actúan como enzimas o receptores, reconocen a otras células y se comunican con ellas, y unen estructuralmente a las células.

5.3 *(página 115)*

6 Describir la importancia de las membranas con permeabilidad selectiva o semipermeables y comparar las funciones de las proteínas transportadoras y las proteínas de canal.

- Las membranas biológicas son **membranas semipermeables**: permiten el paso de algunas sustancias, pero no de otras. Regulando el paso de

moléculas que entran y salen de la célula y sus compartimentos, la célula controla su volumen y la composición interna de iones y moléculas.

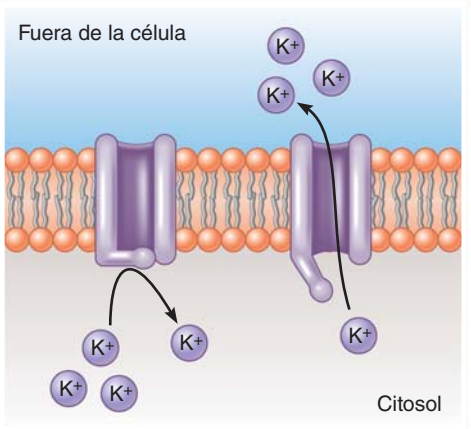
- Las **proteínas de transporte** de la membrana facilitan el paso de ciertos iones y moléculas través de las membranas biológicas. Las **proteínas transportadoras** son un tipo de proteínas de transporte que soportan una serie de cambios conformacionales puesto que se unen y transportan un soluto específico. Los **transportadores ABC** son las proteínas transportadoras que utilizan la energía del ATP para llevar solutos.
- Las **proteínas de canal** son proteínas de transporte que forman conductos por medio de los cuales el agua y ciertos iones viajan a través de la membrana. Las **porinas** son proteínas de canal que forman poros relativamente grandes a través de la membrana para permitir el paso de agua y solutos determinados.

CENGAGENOW™ **Aprenda más acerca de la membrana plasmática y proteínas de membrana haciendo clic sobre las figuras en CengageNOW.**

5.4 *(página 116)*

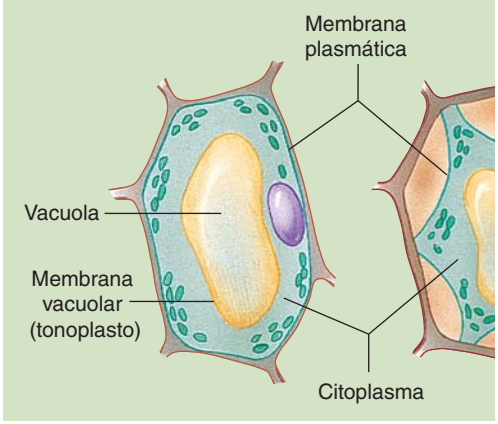
7 Comparar la difusión simple con la difusión facilitada.

- La **difusión** es el movimiento neto de una sustancia a favor de su **gradiente de concentración** desde una región de mayor concentración a una de menor concentración. La difusión y la ósmosis son procesos físicos que no necesitan consumir energía metabólica directamente de la célula.
- En la **difusión simple** a través de una membrana biológica, las moléculas del soluto o iones se mueven directamente a través de la membrana a favor de su gradiente de concentración. La **difusión facilitada** utiliza proteínas específicas de transporte para mover solutos a través de una membrana. Como en la difusión simple, el movimiento neto es siempre de una región de mayor a una región de menor concentración de soluto. La difusión facilitada no puede trabajar en contra de un gradiente de concentración.



8 Definir *ósmosis* y resolver problemas sencillos relacionados con la ósmosis, por ejemplo, predecir si las células se hinchan o se encogen bajo distintas condiciones osmóticas.

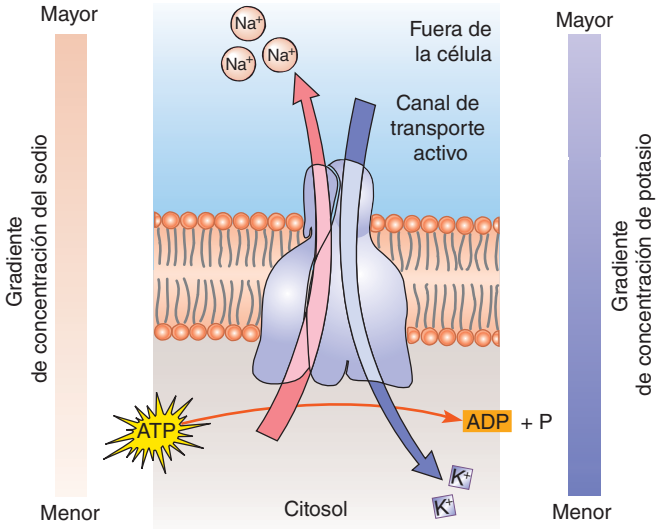
- La **ósmosis** es un tipo de difusión en la cual las moléculas de agua pasan a través de una membrana semipermeable de una región con una concentración efectiva de agua mayor a una región donde su concentración efectiva es menor.
- La concentración de sustancias disueltas (solutos) en una disolución determina su **presión osmótica**. Las células regulan sus presiones osmóticas internas para evitar encogimiento o estallido.
- Una disolución **isotónica** tiene una concentración igual de solutos en comparación a la de otro líquido, por ejemplo, el fluido dentro de la célula.
- Cuando una célula se coloca en una disolución **hipertónica**, o aquella que tiene un soluto con mayor concentración que la de la célula, ésta pierde agua en su entorno; las células vegetales sufren **plasmólisis**, un proceso en el que la membrana plasmática se separa de la pared celular.
- Cuando las células se colocan en una disolución **hipotónica**, esto es la que tiene una menor concentración de soluto que la concentración de soluto de la célula, el agua entra en las células y hace que se hinche.
- Las células vegetales soportan la alta presión hidrostática interna debido a que sus paredes celulares les impide la expansión y explosión. El agua se mueve en las células vegetales por ósmosis y llena las vacuolas centrales. Las células se hinchan, formando la **presión de turgencia** contra las paredes celulares de soporte.



5.5 *(página 121)*

9 Describir el transporte activo, incluido el cotransporte.

- En el **transporte activo**, la célula gasta energía metabólica para mover los iones o moléculas a través de una membrana, contra un gradiente de concentración. Por ejemplo, la **bomba de sodio-potasio** utiliza ATP para bombear iones de sodio fuera de la célula y iones de potasio dentro de la célula.



- En el **cotransporte**, también llamado **transporte activo indirecto**, dos solutos son trasladados al mismo tiempo. Una bomba de ATP accionada mantiene un gradiente de concentración. Entonces una proteína transportadora cotransporta dos solutos. Se traslada un soluto bajo su gradiente de concentración y utiliza la energía liberada para mover otro soluto en contra de su gradiente de concentración.

5.6 *(página 123)*

10 Comparar los mecanismos de transporte de exocitosis y endocitosis.

- La célula gasta energía metabólica para realizar la exocitosis y la endocitosis. En la **exocitosis**, la célula expulsa productos de desecho o secreta sustancias como moco por fusión de vesículas con la membrana plasmática. Este proceso aumenta la superficie de la membrana plasmática.

- En la **endocitosis**, materiales como partículas de alimentos se mueven en la célula. Una parte de la membrana plasmática envuelve el material, introduciéndolo en una vesícula o vacuola que se libera dentro de la célula. Este proceso disminuye el área superficial de la membrana plasmática.
- Tres tipos de endocitosis son fagocitosis, pinocitosis, y la endocitosis mediada por receptores.
- En la **fagocitosis**, la membrana plasmática encierra una partícula grande como una bacteria, forma una vacuola alrededor de ella, y luego se mueve alrededor de la célula. En la **pinocitosis**, la célula toma los materiales disueltos para formar vesículas pequeñas alrededor de las gotitas de líquido atrapadas por pliegues de la membrana plasmática.
- En la **endocitosis mediada por receptores**, los receptores específicos que se encuentran en depresiones o fosas revestidas a lo largo de la membrana plasmática se unen a **moléculas ligando**. Estas fosas, revestidas por la proteína clatrina, forma vesículas revestidas, por endocitosis. Las vesículas se fusionan con los lisosomas, y sus contenidos se digieren y se liberan en el citosol.

CENGAGENOW™ **Aprenda más acerca del transporte de membrana haciendo clic sobre las figuras en CengageNOW.**

5.7 *(página 127)*

11 Comparar las estructuras y funciones de las uniones de anclaje, uniones estrechas, uniones en hendidura y los plasmodesmos.

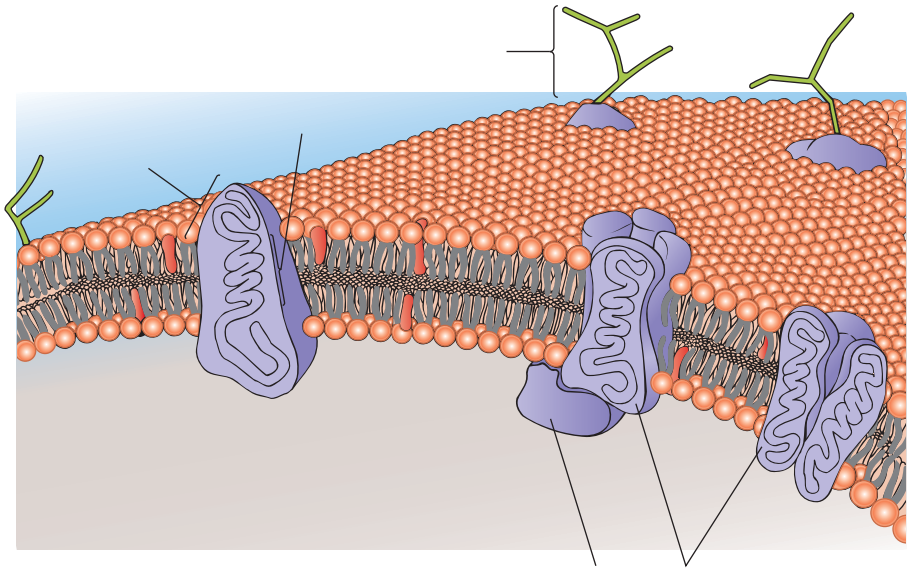
- Las células en estrecho contacto entre sí pueden formar uniones intercelulares. Las **uniones de anclaje** incluyen desmosomas y uniones adherentes; se encuentran entre las células que forman una lámina de tejido. Los **desmosomas** son como puntos de soldadura de las células adyacentes animales. Las **uniones adherentes** están formadas por **cadherinas**, **proteínas transmembrana** que mantienen pegadas a las células.
- Las **uniones estrechas** sellan las membranas de las células animales adyacentes, evitando que las sustancias se muevan a través de los espacios entre las células.
- Las **uniones en hendidura** están compuestas de la proteína conexina, forman canales que permiten la comunicación entre el citoplasma de las células animales adyacentes.
- Los **plasmodesmos** son canales que conectan las células vegetales adyacentes. Las aberturas en las paredes celulares le permiten a las membranas plasmáticas y al citosol ser continuos; ciertas moléculas y iones pueden pasar de una celda a otra.

EVALÚE SU COMPRENSIÓN

1. De acuerdo con el modelo de mosaico fluido, las membranas consisten en (a) un sándwich lípido-proteína (b) principalmente fosfolípidos con ácidos nucleicos dispersos (c) una bicapa de fosfolípidos fluida en la que están incrustadas las proteínas(d) una bicapa de fosfolípidos fluida en la que están incrustados los carbohidratos (e) una bicapa de proteínas que se comporta como un cristal líquido
2. Las proteínas transmembrana (a) son proteínas periféricas (b) son proteínas receptoras (c) se extienden completamente a través de la membrana (d) se extienden a lo largo de la superficie de la membrana (e) se secretan desde la célula
3. ¿Cuál de los siguientes no es una función de la membrana plasmática? (a) transporta materiales (b) ayuda estructuralmente en el enlace de las células (c) tiene receptores que transmiten señales d) ancla la célula a la matriz extracelular (e) fabrica proteínas
4. Los transportadores ABC (a) utilizan la energía de hidrólisis de ATP para el traslado de ciertos iones y azúcares (b) son importantes en la difusión facilitada de ciertos iones (c) son un pequeño grupo de proteínas de canal (d) se encuentran principalmente en las membranas celulares de la planta (e) permiten la difusión pasiva a través de sus canales
5. Cuando las células vegetales están en un medio hipotónico (a) experimentan plasmólisis (b) aumentan su presión de turgencia (c) se marchitan (d) disminuyen la pinocitosis (e) ceden agua al ambiente.
6. Un técnico de laboratorio por accidente pone eritrocitos en una disolución hipertónica. ¿Qué sucede? (a) experimentan plasmólisis (b) aumentan su presión de turgencia (c) se hinchan (d) bombean solutos hacia fuera (e) se deshidratan y se encogen
7. ¿Cuál de los siguientes procesos requiere que la célula consuma energía metabólica directamente (por ejemplo, del ATP)? (a) ósmosis (b) difusión facilitada (c) todas las formas de transporte mediadas por un transportador d) transporte activo (e) la difusión simple.
8. Los gradientes electroquímicos (a) accionan la difusión simple (b) se estabilizan con pinocitosis (c) son necesarios para el transporte por acuaporinas (d) son estabilizados con gradientes de concentración (e) son resultado tanto de una diferencia de carga eléctrica como de la concentración de un diferencia entre los dos lados de la membrana
9. En cotransporte (transporte activo indirecto) (a) un uniportador mueve un soluto a través de una membrana en contra de su gradiente de concentración (b) el movimiento de un soluto a favor de su gradiente de concentración proporciona la energía para el traslado de algunos otros solutos hasta que logre su gradiente de concentración (c) una proteína del canal de iones se mueve por difusión facilitada (d) la ósmosis impulsa el movimiento de iones en contra de su gradiente de concentración (e) el sodio se traslada directamente en una dirección, y el potasio es indirectamente transportado en la misma dirección.
10. Una célula toma materiales disueltos formando vesículas pequeñas alrededor de las gotitas de fluido atrapadas por pliegues de la membrana plasmática. Este proceso es (a) un transporte activo indirecto (b) pinocitosis (c) endocitosis mediada por receptor (d) exocitosis (e) difusión facilitada.
11. Las uniones de anclaje que mantienen a las células juntas en un punto como un punto de soldadura no son (a) uniones estrechas (b) uniones de adherencia (c) desmosomas (d) uniones en hendidura (e) plasmodesmos

12. Las uniones que permiten la transferencia de agua, iones y moléculas entre las células vegetales adyacentes son (a) uniones estrechas (b) uniones de adherencia (c) desmosomas (d) uniones en hendidura (e) plasmodesmos

13. Marque la membrana celular. Consulte la figura 5-6 para comprobar sus respuestas



PENSAMIENTO CRÍTICO

1. ¿Por qué no pueden los iones y moléculas polares grandes difundirse a través de la membrana plasmática? ¿Sería ventajoso para la célula si se pudiera? Explique.

2. Describa una manera en que un gradiente iónico se puede establecer y mantener.

3. La mayoría de las células vegetales adyacentes están conectadas por plasmodesmos, mientras que sólo ciertas células animales adyacentes se asocian a través de uniones en hendidura. ¿Qué podría explicar de esta diferencia?

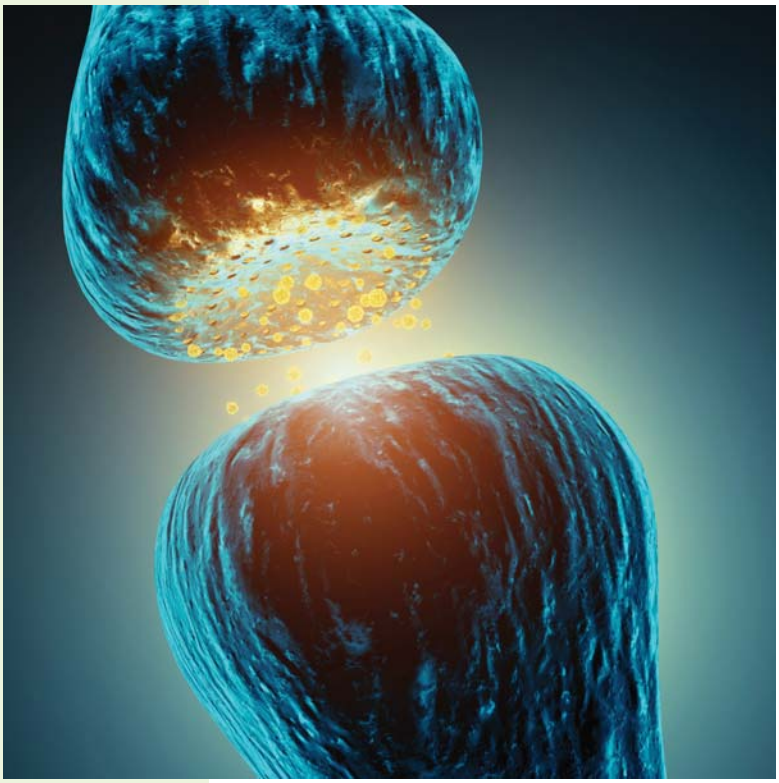
4. **VÍNCULO CON LA EVOLUCIÓN.** Hipótesis: la evolución de las membranas biológicas fue un paso esencial en el origen de la vida. Dé argumentos que apoyen (o cambien) esta hipótesis.

5. **VÍNCULO CON LA EVOLUCIÓN.** Se han encontrado proteínas de transporte en todas las membranas biológicas. ¿Qué hipótesis se podría plantear con respecto a si estas moléculas se desarrollaron antes o después en la historia de las células? Argumente en favor de su hipótesis.

6. **CIENCIA, TECNOLOGÍA Y SOCIEDAD.** Los biólogos saben bastante acerca de los componentes que forman las paredes celulares de las plantas, pero no tienen datos suficientes para modelar los componentes de la pared celular como un sistema. ¿Estaría usted a favor de invertir los fondos del gobierno en la investigación y la tecnología que permitiría a los investigadores poder modelar la pared celular? ¿Por qué sí o por qué no? ¿Sería diferente su respuesta si considera que una mejor comprensión de la pared celular podría permitir a los biólogos manipular el crecimiento de las plantas, la maduración de la fruta y la textura de ciertos alimentos?

CENGAGENOW™ **Preguntas adicionales están disponibles en CengageNOW en www.cengage.com/login.**

6 Comunicación celular



© Nobeastsofierce/Dreamstime

Comunicación célula a célula. Concepto de transmisión sináptica. Ilustración 3D

CONCEPTOS CLAVE

6.1 Las células se comunican entre sí mediante la señalización, proceso complejo que implica la producción de moléculas de señalización, recepción de la señal, transducción de señal, y una respuesta.

6.2 Las células se señalizan entre sí empleando compuestos químicos como los neurotransmisores, hormonas, y otras moléculas de señalización.

6.3 Una molécula de señalización se une a una molécula receptora que se encuentra sobre la superficie de la célula diana, o dentro de ella.

6.4 En la transducción de una señal, la célula convierte una señal extracelular en una señal intracelular que genera algún cambio en la célula (la respuesta) y la retransmite.

6.5 La célula responde a las señales abriendo o cerrando canales iónicos; alterando la actividad enzimática, que conduce a cambios metabólicos y a otras alteraciones en la actividad celular; y activando o inhibiendo genes específicos.

6.6 Las semejanzas en la comunicación celular entre diversos organismos sugiere que las moléculas y los mecanismos utilizados en la transferencia de información son producto de una larga evolución.

Para mantener la homeostasis, las células de un organismo multicelular deben comunicarse entre sí continuamente. Diferentes mecanismos para transmitir información entre las células, tejidos y órganos, incluyendo la señalización eléctrica y muchos tipos de señalización química han evolucionado. Los organismos también se comunican con otros miembros de su especie mediante la secreción de señales químicas. Por ejemplo, las bacterias liberan señales químicas que se difunden entre las bacterias cercanas. Conforme crece la población de bacterias, aumenta la concentración de esta señal química. A través de un proceso conocido como *percepción de quórum*, las bacterias detectan cuando se alcanza cierta concentración crítica de una molécula de señalización. La bacteria responde activando un proceso biológico específico. Por ejemplo, pueden formar una **biopelícula**, una comunidad de microorganismos adheridos a una superficie sólida. La formación de una biopelícula requiere de la actividad coordinada de numerosas bacterias.

Durante miles de millones de años, los elaborados sistemas de señalización celular han evolucionado. Los organismos de diferentes especies, y aún de distintos reinos y dominios, se comunican entre sí. Por ejemplo, las señales químicas liberadas por las bacterias pueden ser interceptadas por otros organismos. Durante su ciclo de vida, el alga marina verde *Enteromorpha* produce esporas que se adhieren temporalmente a una superficie. Estas esporas captan la señal química liberada en las biopelículas que forman las bacterias. En respuesta a la señal química, las esporas se mueven

hacia la biopelícula y se adhieren a bacterias individuales que forman parte de la superficie de la biopelícula (vea la fotografía de apertura de este capítulo).

Miles de reacciones químicas están implicadas en la elaboración de la respuesta a las moléculas de señalización y en la coordinación de la comunicación entre las moléculas que se necesitan para mantener la homeostasis. Muchos investigadores trabajan a nivel molecular para entender cómo las proteínas reciben mensajes y retransmiten señales. Están aprendiendo cómo las proteínas actúan como interruptores moleculares, activando y desactivando moléculas en complejas rutas de señalización.

Algunos biólogos celulares están aplicando el enfoque de la biología de sistemas para comprender las intrincadas interacciones dinámicas que ocurren en la comunicación celular. Biólogos, bioquímicos, físicos y científicos de muchas otras disciplinas trabajan conjuntamente para entender cómo interactúan los elaborados sistemas de señalización dentro de la célula para mantener la homeostasis. Están estudiando cómo se transfiere la información entre las células a niveles de tejidos y de órganos, así como a través del organismo. Las fallas de señalización en las células y entre ellas pueden provocar diversas enfermedades, incluyendo cáncer y diabetes.

En el capítulo 1, se introdujeron tres temas básicos en biología. Uno de ellos, la transmisión de información, es el principal objetivo de este capítulo. Por ello, se analiza cómo las células envían y reciben señales. Se considera cómo la información cruza la membrana plasmática y se transmite a través de los sistemas de señalización. Se describen algunas de las respuestas elaboradas por las células. Por último, se analiza la evolución de la comunicación celular. Una mayor y mejor comprensión de los mecanismos de comunicación celular puede sugerir nuevas estrategias para prevenir y tratar enfermedades.

6.1 COMUNICACIÓN CELULAR: RESUMEN GENERAL

OBJETIVO DE APRENDIZAJE

1 Describir los cuatro principales procesos esenciales en la comunicación celular.

Cuando la comida es escasa las células ameboides del moho mucilaginoso *Dictyostelium* secretan el compuesto **monofosfato de adenosina cíclico (AMPc)**. Este compuesto químico se difunde en el entorno de la celula y se une a los *receptores* de superficie de células cercanas. Los receptores activados envían señales al interior de las células que originan su desplazamiento hacia el AMPc. Cientos de células del moho mucilaginoso celular se juntan para establecer una colonia multicelular de consistencia viscosa (**FIGURA 6-1**; también vea la figura 26-20). (Cuando las condiciones son favorables, las células de la colonia forman un tallo con esporas en la parte superior; al ser liberadas, cada espora da origen a una célula ameboide).

Aunque las plantas no se mueven de un lugar a otro, se comunican entre sí. Por ejemplo, los árboles de arce enfermos envían señales químicas con el viento que son recibidas por los árboles cercanos sanos o no infectados. Las células de los árboles sanos responden incrementando sus defensas químicas para ser más resistentes a los organismos causantes de la enfermedad. Las plantas también envían señales a los insectos. Cuando las plantas de tabaco son atacadas por insectos herbívoros, éstas liberan químicos volátiles. En respuesta a esas señales, los insectos disminuyen la

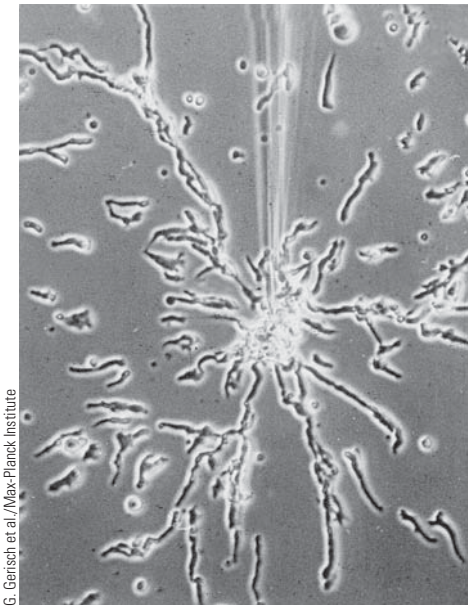


FIGURA 6-1 Señalización celular en mohos mucilaginosos
Cuando el alimento es escaso, las células ameboides del moho de lodo, *Dictyostelium*, secretan el compuesto químico **AMP** cíclico (**AMPc**). El moho mucilaginoso es el resultado de su agregación, como respuesta a esta señal química. La convergencia de cientos de individuos que se acercan entre sí da lugar a la formación de una colonia multicelular.

puesta de huevecillos, reduciéndose el número de insectos que se alimentan de las plantas. Los insectos depredadores que comen huevos de insectos herbívoros también responden a las señales de la planta comiéndose más huevecillos de dichos insectos. Así, la selección natural ha generado señales vegetales que los insectos herbívoros detectan y evitan, pero que los insectos carnívoros detectan y se acercan. Este sistema de transferencia de información ayuda a proteger a las plantas de los insectos herbívoros.

Para sobrevivir, los organismos deben recibir señales del ambiente exterior y responder a ellas de manera efectiva. Para poder crecer, desarrollarse, y funcionar, las células de un organismo multicelular también deben comunicarse entre sí. En las plantas y animales, las *hormonas* y otras moléculas regulatorias sirven como importantes señales químicas entre varias células y órganos. En los animales, las neuronas (células nerviosas) transmiten información eléctrica y química.

El término **señalización celular** se refiere a los mecanismos empleados por las células para comunicarse entre sí. Si las células tienen cercanía física mutua, entonces una molécula de señalización de una célula puede combinarse con un *receptor* (macromolécula que se une con las moléculas de señalización) en otra célula. Muy frecuentemente, las células se comunican enviando señales químicas a determinada distancia. Como se analizará, la señalización celular debe ser regulada con precisión. En general implica una secuencia de cuatro procesos principales (**FIGURA 6-2**), que se resumen enseguida, pero se analizarán en detalle en las siguientes secciones de este capítulo.

1. **Una célula debe enviar una señal.** En la señalización química, una célula debe sintetizar y liberar moléculas de señalización. Por ejemplo, células especializadas del páncreas en los vertebrados, secretan la hormona insulina. Si las **células diana** (aquellas que pueden responder a la señal), no están cerca, entonces la señal debe ser transportada hasta ellas. El sistema circulatorio transporta insulina a través del cuerpo hasta las células diana. Entonces, las células diana

deben recibir, transmitir y responder a la información señalizada.

2. **Recepción de la señal.** Es el proceso de recibir una señal entrante. Los **receptores** son macromoléculas de proteínas o glicoproteínas que se unen a las moléculas de señalización. Muchos tipos de moléculas de señalización realmente no entran a las células diana, adhiriéndose a receptores específicos de la superficie de la célula diana. La insulina, por ejemplo, se une a receptores de insulina, que son un tipo de receptores transmembrana.
3. **Transducción de señal.** Es el proceso mediante el cual una célula convierte una señal extracelular a una señal intracelular y la transmite, originando una respuesta celular. La transducción de señal típica implica una cadena de moléculas que transmiten información. Cuando la insulina se une a un receptor de insulina, la señal se transmite a través de distintas rutas o vías de señalización.
4. **Respuesta celular a la señal.** La molécula final en la ruta de señalización convierte la señal en una respuesta que altera algún proceso celular. Por ejemplo, como se analizará en el capítulo 49, la insulina estimula a las células a tomar glucosa de la sangre. Esta respuesta disminuye la concentración de glucosa en la sangre. La insulina también ayuda a regular la grasa y el metabolismo proteínico. Muchas moléculas de señalización estimulan la apertura o cierre de canales iónicos en la membrana plasmática. Existen otras moléculas de señalización que activan o inhiben genes específicos en el núcleo. Estas respuestas pueden producir cambios en la división celular y en otros aspectos del desarrollo celular. Después de que una molécula de señalización ha hecho su trabajo, se debe parar su acción, así durante el proceso de señalización, ciertos mecanismos operan para *finalizar la señal*.

PUNTO CLAVE Cuando una molécula de señalización se une a una molécula receptora sobre una célula diana, el receptor activa una ruta de transducción de señal, originando alguna respuesta en la célula.

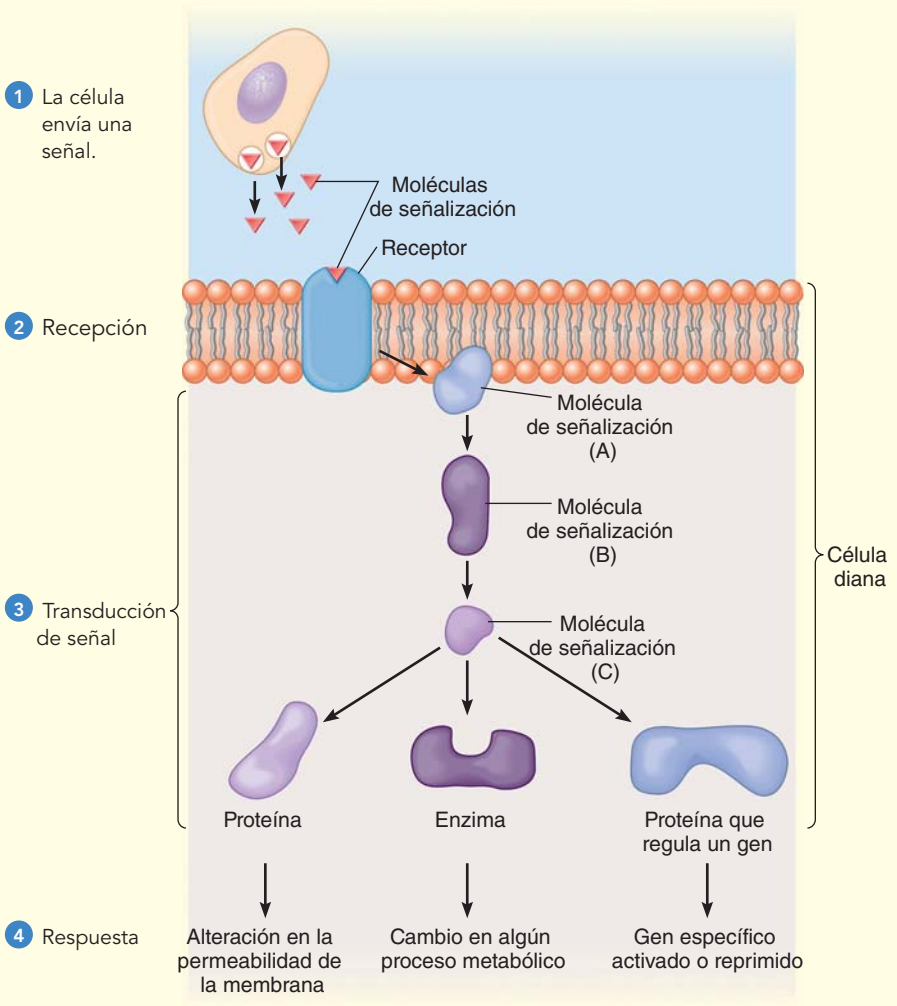


FIGURA 6-2 ***Animada*** Resumen general de señalización celular

Repaso

- ¿Qué secuencia de eventos ocurren en la señalización celular? Describa cada proceso.

6.2 ENVÍO DE SEÑALES

OBJETIVO DE APRENDIZAJE

2 Comparar tres tipos de moléculas de señalización: neurotransmisores, hormonas y reguladores locales.

Las células se comunican en diversas formas, incluyendo la más directa, a través de uniones celulares, mediante señales eléctricas, contacto temporal célula a célula, y señales químicas. Del capítulo 5 recuerde que en las células animales las uniones estrechas permiten una rápida comunicación eléctrica y química entre células adyacentes. Por ejemplo, las uniones en hendidura entre las células del músculo cardiaco de la pared del corazón permiten un flujo rápido de iones, necesario para una contracción sincronizada. Los plasmodesmos entre células vegetales adyacentes también permiten que las moléculas de señalización se transmitan con rapidez de una célula a otra.

Las células que no están interconectadas directamente también se comunican entre sí. En los animales, algunas neuronas se comunican mediante señales eléctricas. Sin embargo, la mayoría de las neuronas se señalizan entre sí liberando compuestos químicos llamados **neurotransmisores** (**FIGURA 6-3a**). Las moléculas neurotransmisoras se difunden a través de la *sinapsis*, minúsculas uniones entre neuronas. Se han identificado más de 60 neurotransmisores diferentes, como acetil-

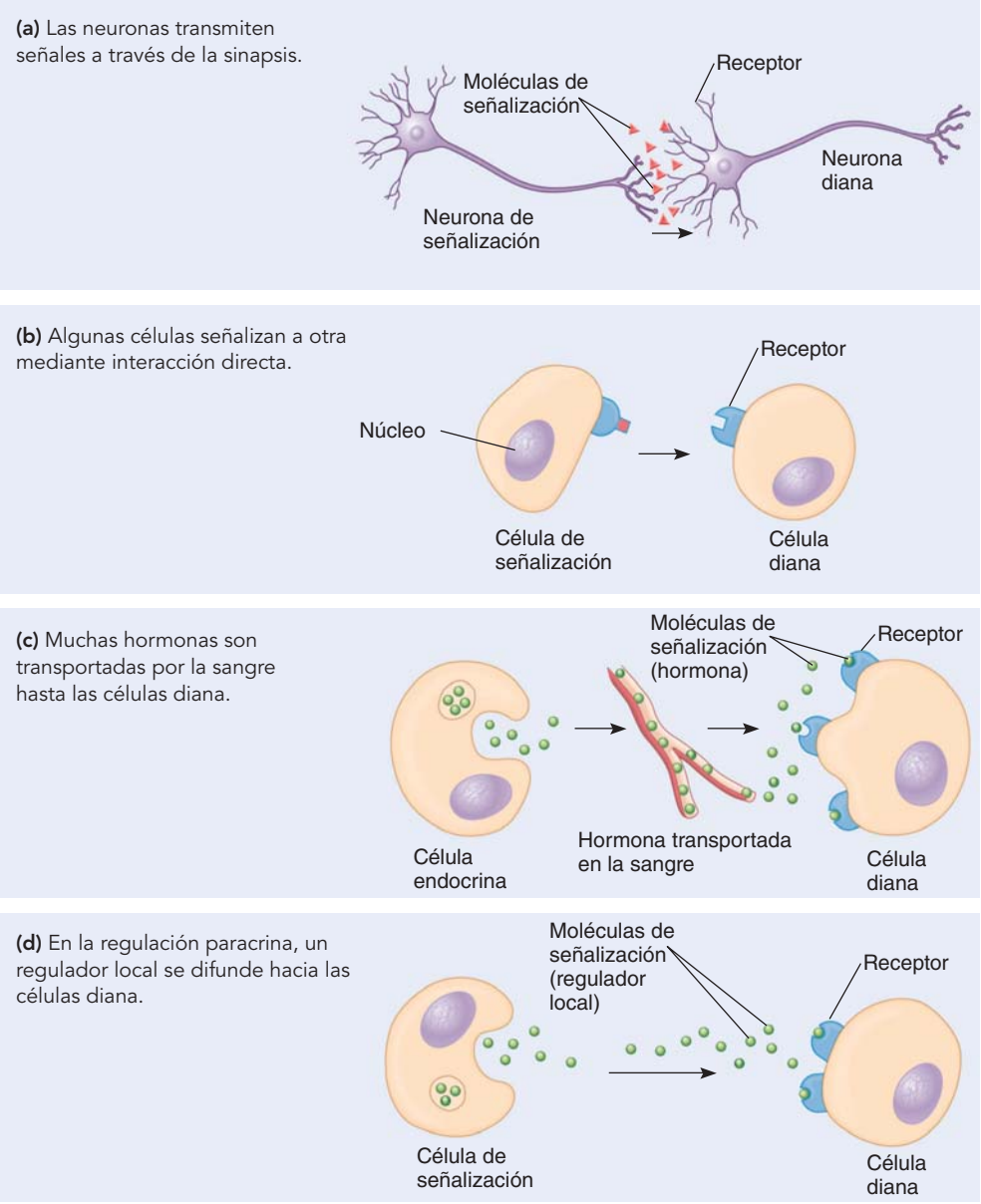


FIGURA 6-3 Algunos tipos de señalización celular
Diferentes tipos de células pueden comunicarse en distintas formas.

colina, norepinefrina, dopamina, serotonina, y diversos aminoácidos y péptidos.

Las células sintetizan muchos tipos distintos de señales químicas y las liberan en diversas formas. En los animales, ciertas células del sistema inmunológico producen compuestos químicos específicos que se difunden sobre la superficie celular. Esas células reconocen las señales químicas y se comunican entre sí mediante contacto directo (**FIGURA 6-3b**).

En las plantas y animales existen células especializadas que producen moléculas de señalización llamadas **hormonas**. Las hormonas pueden ser sintetizadas por células vecinas o por órganos o tejidos especializados, a alguna distancia de las células diana. En los animales, muchas hormonas son producidas por **glándulas endocrinas**. Esas glándulas carecen de ductos; secretan sus hormonas en el fluido intersticial circundante. Normalmente, las hormonas se difunden en los capilares y se transportan por la sangre a las células diana (**FIGURA 6-3c**).

Algunas células producen reguladores locales que señalizan células próximas. Un **regulador local** es una molécula de señalización que se difunde a través del **fluido intersticial**, el fluido que rodea a las células, y actúa sobre las células próximas. A este tipo de acción se le llama **regulación paracrina** (**FIGURA 6-3d**). Algunos reguladores locales son considerados como hormonas. Los reguladores locales incluyen mediadores químicos locales como factores de crecimiento, histamina, óxido nítrico, y prostaglandinas. Hay más de 50 **factores de crecimiento**, comúnmente péptidos, que estimulan la división celular y el desarrollo normal en tipos específicos de células.

La **histamina** es un regulador local que se almacena en ciertas células del sistema inmunológico y que se libera en respuesta a reacciones alérgicas, heridas o infecciones. La histamina provoca la dilatación de los vasos sanguíneos y una mayor permeabilidad de los capilares. El **óxido nítrico** (**NO**), otro regulador local, es un gas producido por muchos tipos de células, incluyendo células vegetales y animales. El óxido nítrico liberado por las células del revestimiento de los vasos sanguíneos relaja el músculo liso en las paredes de éstos. Lo que resulta en la dilatación de los vasos sanguíneos, y así desciende la presión arterial.

Las **prostaglandinas** son hormonas locales y reguladores paracrinos. Las prostaglandinas modifican los niveles de AMPc e interactúan con otras moléculas de señalización para regular actividades metabólicas. Por ejemplo, algunas prostaglandinas estimulan la contracción del músculo liso.

Repaso

- ¿Qué son los neurotransmisores?
- ¿Cómo ocurre el transporte típico de las hormonas hasta las células diana?
- ¿Qué es la regulación paracrina?

6.3 RECEPCIÓN DE SEÑALES

OBJETIVOS DE APRENDIZAJE

3 Identificar los mecanismos que hacen que la recepción sea un proceso altamente específico.

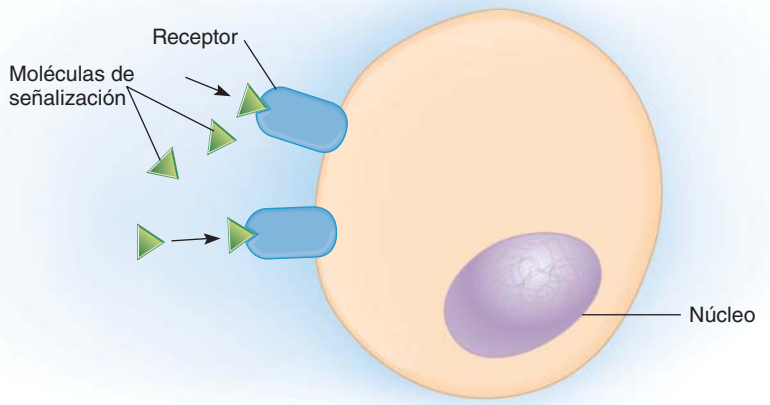
4 Comparar en forma concisa los receptores ligados a canales iónicos, receptores acoplados a proteínas G, receptores asociados a enzimas y receptores intracelulares.

En el fluido intersticial están presentes cientos de diferentes tipos de moléculas de señalización, dicho fluido corresponde al del tejido que rodea a las células en un organismo multicelular. ¿Cómo saben las células cuáles mensajes son para ellas? La respuesta es que cada tipo de célula está genéticamente programada para recibir y responder a tipos específicos de señales. La respuesta de la célula a las señales que recibe depende de la programación de síntesis que tenga para receptores específicos.

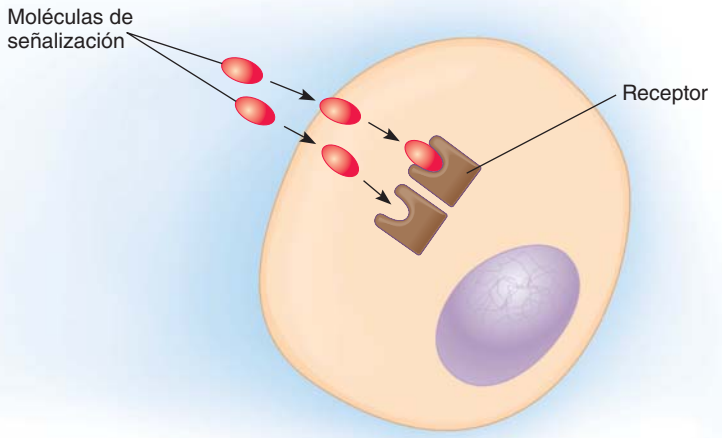
Una molécula de señalización, como la insulina, que se une a un receptor específico actúa como un **ligando**. Un ligando es una molécula, distinta a una enzima, que se une específicamente a una macromolécula (por lo común una proteína), para formar un complejo ligando-macromolécula. El complejo dispara una respuesta biológica. La mayoría de los ligandos son moléculas hidrofílicas que se unen a receptores proteínicos sobre la superficie de células diana (**FIGURA 6-4a**).

Algunas moléculas de señalización son muy pequeñas o suficientemente hidrófobas para moverse a través de la membrana plasmática y entrar a la célula (**FIGURA 6-4b**). Esas moléculas de señalización se unen a receptores intracelulares. La recepción ocurre cuando una molécula de señalización se une a una proteína receptora específica en la superficie de, o dentro de, una célula diana. La molécula de señalización activa al receptor.

Un receptor de superficie celular generalmente tiene al menos tres dominios. Del capítulo 3 recuerde que en bioquímica, el término *dominio* se refiere a una región estructural y funcional de una proteína. El dominio externo es un lugar de interacción para una molécula de señalización. Un segundo dominio se extiende a través de la membrana plasmática, y un tercer dominio es una "cola" que se extiende en el citoplasma. La cola transmite la señal a una molécula dentro de la célula.



(a) Las moléculas de señalización hidiófilas se unen a receptores en la membrana plasmática.



(b) Las moléculas de señalización hidrófobas cruzan la membrana plasmática y se unen con receptores en el interior de la célula.

FIGURA 6-4 Superficie celular y receptores intracelulares
Las moléculas de señalización hidrófilas (solubles en agua) no pueden pasar a través de la membrana plasmática. Se unen a receptores de superficie celular. Las moléculas de señalización hidrófobas (solubles en lípidos) cruzan la membrana plasmática y se unen con receptores que hay en el citosol o en el núcleo.

La recepción es altamente selectiva. Cada tipo de receptor tiene una forma específica. El sitio de unión del receptor es semejante a una cerradura, y las moléculas de señalización equivalen a diferentes llaves. Sólo la molécula de señalización que encaje en un receptor específico puede influir en la maquinaria metabólica de la célula. Los receptores son importantes para determinar la especificidad de la comunicación celular.

Diferentes tipos de células pueden producir distintos tipos de receptores. Cualquier célula elabora muchos receptores diferentes. Aún más, una célula puede sintetizar variados tipos de receptores en distintas etapas de su ciclo de vida o en respuesta a diferentes condiciones. Otra consideración es que la misma señal puede tener distintos significados para diversas células diana.

Algunos receptores están especializados en responder a señales que no son químicas. Por ejemplo, en el ojo de un vertebrado, un receptor llamado **rodopsina** se activa con la luz, y hace parte de una ruta de transducción de señales que permite la visión en la penumbra. Las plantas y algunas algas tienen **fitocromos**, una familia de pigmentos azul-verde proteínicos que son activados por la luz roja. La activación puede generar cambios, como el florecimiento. Las plantas, algunas algas, y al menos algunos animales tienen **criptocromos**, pigmentos que absorben luz azul. Los criptocromos desempeñan un papel en ritmos biológicos.

Las células regulan la recepción

Un importante mecanismo utilizado por las células para regular la recepción consiste en aumentar o disminuir el número de cada tipo de receptor. Dependiendo de las necesidades de la célula, los receptores son sintetizados o degradados. Por ejemplo, cuando la concentración de la hormona insulina es muy alta durante un largo período, entonces las células disminuyen la cantidad de sus receptores de insulina. Este proceso se conoce como **regulación decreciente de receptores**. En el caso de la insulina, la regulación decreciente de receptores suprime la sensibilidad de las células diana a la hormona. La insulina estimula a las células para

que tomen glucosa mediante difusión, así la regulación decreciente de receptores disminuye la capacidad de las células para tomar glucosa. Es frecuente que la regulación decreciente de receptores implique el transporte de receptores a los lisosomas, en donde son destruidos.

La **regulación creciente de receptores** ocurre en respuesta a bajas concentraciones hormonales. Un mayor número de receptores son sintetizados, y también aumenta su número sobre la membrana plasmática haciendo más probable que la señal sea recibida por un receptor sobre la célula. Así la regulación creciente de receptores *amplifica* el efecto de las moléculas de señalización sobre la célula. Las regulaciones decreciente y creciente de receptores en parte son controladas mediante señales a los genes que las codifican para los receptores.

En la superficie celular hay tres tipos de receptores

Los principales tipos de receptores de superficie celular son los receptores ligados a canales iónicos, receptores acoplados a proteínas G y receptores asociados a enzimas.

Los receptores ligados a canales iónicos convierten señales químicas en señales eléctricas

Los **receptores ligados a canales iónicos** se encuentran en la membrana plasmática. Esos receptores, que han sido extensamente estudiados en neuronas y en células musculares, convierten señales químicas en señales eléctricas (**FIGURA 6-5a**). El propio receptor sirve como un canal.

Los receptores ligados a canales iónicos también son llamados **canales de compuerta-ligando**, lo que significa que el canal iónico se abre o se cierra en respuesta al acoplamiento de la molécula de señalización (ligando). Parte del receptor (proteína) que hace el canal establece la compuerta. El receptor responde a ciertas señales cambiando su forma, abriendo o cerrando la compuerta. Normalmente, la compuerta de un canal iónico permanece cerrada hasta que un ligando se une al receptor.

Los neurotransmisores liberados por las neuronas en el sistema nervioso son moléculas de señalización. Por ejemplo, la **acetilcolina** es un neurotransmisor que se une a un receptor de acetilcolina. Este receptor es un canal iónico de sodio de compuerta-ligando que es importante en la contracción muscular. Cuando la acetilcolina se une al receptor, el canal se abre, permitiendo que los iones de sodio entren a la célula. El influjo de iones de sodio disminuye la diferencia de carga eléctrica a través de la membrana (depolarización), lo que puede conducir a una contracción muscular. Después de un breve tiempo, el ligando se desacopla del receptor y la compuerta cierra el canal. Como se analizará en el capítulo 41, algunos canales iónicos, llamados canales activados por voltaje, se regulan mediante señales eléctricas.

Los receptores acoplados a proteínas G, encadenan moléculas de señalización a las rutas de transducción de señal

Los **receptores acoplados a proteínas G** son una gran familia de proteínas transmembranas que cruzan siete veces la membrana plasmática (**FIGURA 6-5b**). El receptor consiste en siete hélices alfa transmembrana conectadas mediante lazos o cintas que se extienden en el citosol o fuera de la célula. Los receptores acoplados a proteínas G relacionan a ciertas moléculas de señalización con varias rutas de transducción de señal dentro de la célula. La parte exterior del receptor tiene un sitio de unión para moléculas de señalización, y la parte del receptor que se extiende en el citosol tiene un lugar de unión para una **proteína G** específica.

Las proteínas G unen *nucleótidos de guanina*. Cuando una molécula de señalización se une a un receptor acoplado a proteínas G, éste cambia de forma. Este cambio permite que la proteína G se asocie con el receptor.

Los receptores acoplados a proteínas G se encuentran en todas las eucariotas. Esos receptores se unen con cientos de diferentes moléculas de señalización. Algunos de los muchos procesos críticos que dependen de los receptores acoplados a proteínas G son la visión, sentido del olfato, regulación del humor y del comportamiento, así como la regulación del sistema inmunológico. Como podría imaginarse, el entendimiento de cómo trabajan los receptores acoplados a proteínas G es médicamente importante. Aproximadamente el 60% de las prescripciones médicas en uso actúan sobre esos receptores. En mamíferos se han identificado más de 900 receptores acoplados a proteínas G, y más de 400 de dichos receptores son objetivos potenciales en la producción farmacéutica.

Los receptores asociados a enzimas funcionan directamente como enzimas o están asociados a enzimas

Los **receptores asociados a enzimas** son proteínas transmembrana con un sitio de unión para moléculas de señalización fuera de la célula y un componente enzimático interno a la célula. Del capítulo 3 recuerde que las *enzimas* catalizan reacciones químicas específicas; la mayoría de las enzimas son proteínas. Algunos receptores asociados a enzimas no tienen un componente enzimático pero sí un sitio de enlace para una enzima. Se han identificado varios grupos de receptores asociados a enzimas.

Las proteínas llamadas *tirosina quinasa* constituyen el mayor grupo de receptores asociados a enzimas. Una **quinasa** es una enzima que transfiere el grupo fosfato terminal de ATP a un *sustrato* (la sustancia específica sobre la que actúa la enzima). A este proceso se le denomina **fosforilación**. Una **tirosina quinasa** es una enzima que cataliza la transferencia de grupos fosfatos de ATP a una *tirosina* específica que es parte de una proteína. (La tirosina es un aminoácido). La parte del receptor asociada con la enzima tirosina quinasa es el dominio que se extiende dentro del citosol. Los receptores tirosina quinasa ligan a ciertas hormonas, incluyendo la insulina y los *factores de crecimiento*, como el factor de crecimiento del nervio. Esos receptores regulan muchos procesos celulares y son importantes en el desarrollo.

Antes de que la tirosina quinasa pueda fosforilar a una proteína de señalización en la célula, primero se debe activar. Cuando las moléculas de señalización se unen a dos receptores tirosina quinasa, éstos se mueven más cerca entre sí en la membrana plasmática y se juntan, formando un *dímero*. Ocurre un cambio conformacional (cambio en forma), lo que permite a la parte tirosina quinasa de cada receptor agregar un fosfato de una molécula ATP a ciertas tirosinas sobre el otro miembro del dímero (**FIGURA 6-5c**). Una vez activadas, las enzimas tirosina quinasa pueden fosforilar las proteínas de señalización dentro de la célula (se analiza en la próxima sección).

Muchos receptores de superficie celular en las plantas son receptores asociados a enzimas. Los **brasinosteroides (BR)**, un grupo de hormonas esteroides vegetales, regulan muchos procesos en las plantas, como la división celular, la elongación celular, y el florecimiento (se analiza en el capítulo 38). A diferencia de las hormonas esteroideas animales, que comúnmente se ligan con receptores intracelulares, los BR se unen con un receptor quinasa proteínico en la membrana plasmática. Más que en la tirosina, los aminoácidos son fosforilados en los receptores quinasa proteínicos vegetales, serina y treonina.

El gas **etileno** es una hormona vegetal que regula una variedad de procesos, incluyendo la germinación de semillas y la maduración de los frutos. El etileno también es importante en las respuestas de la planta a factores de esfuerzo. El receptor etileno tiene dos componentes. Cada componente tiene un dominio que es una enzima, una histidina quinasa,

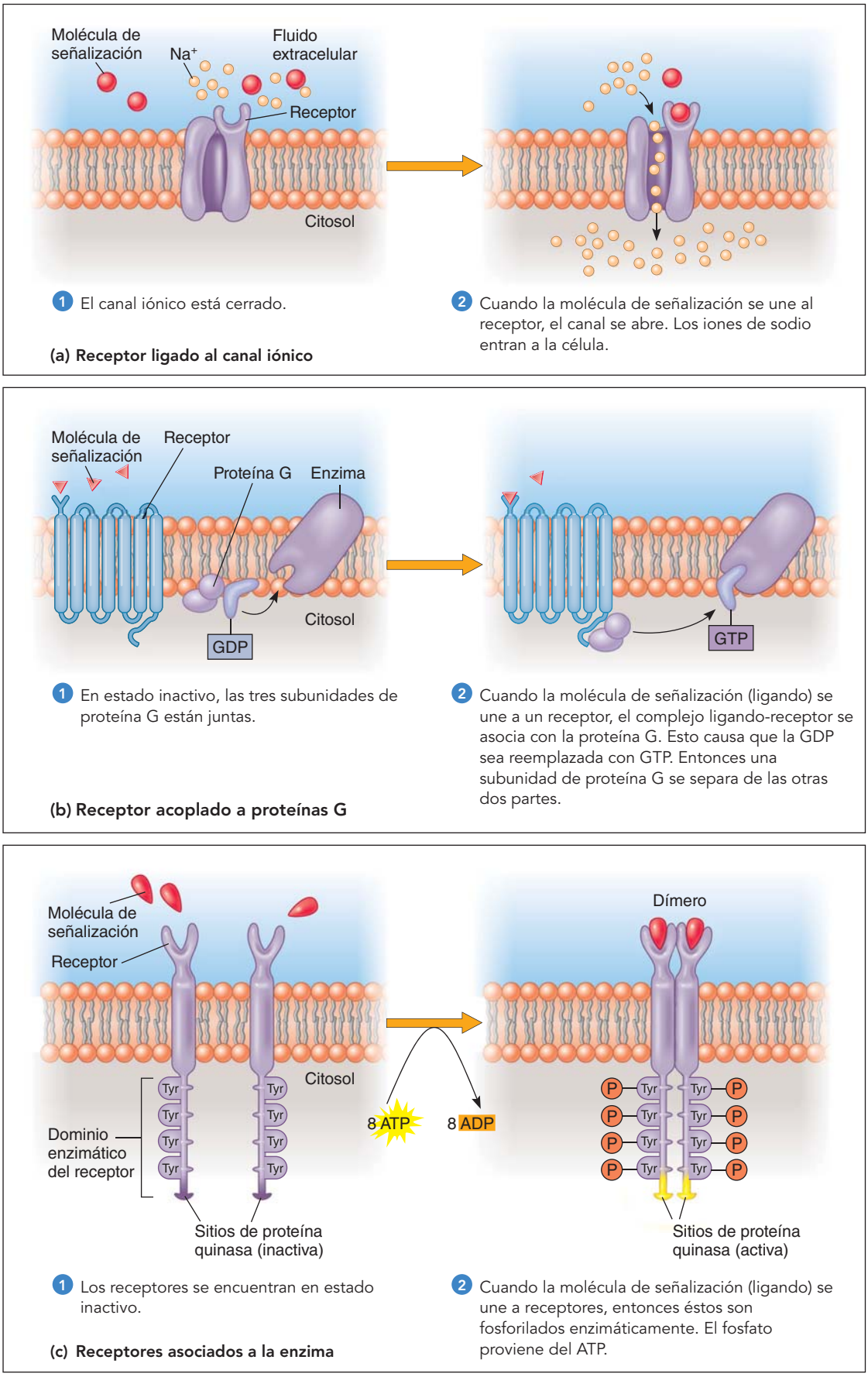


FIGURA 6-5 Tres tipos de receptores de superficie celular

que se extiende dentro de la célula. Los receptores con dominios histidina quinasa también están presentes en células bacteriales y de levadura.

Algunos receptores se localizan dentro de la célula

Ciertos receptores se encuentran en el citosol o en el núcleo. La mayoría de esos **receptores intracelulares** son **factores de transcripción**, proteínas que regulan la expresión de genes específicos. Las moléculas de señalización que se unen a receptores intracelulares son pequeñas e hidrófobas y pueden difundirse cruzando las membranas de las células diana (vea la figura 6-4b).

En las células animales, la mayoría de las hormonas esteroideas, como la hormona de la muda en insectos *ecdisona* y el *cortisol* en vertebrados, entran a las células diana y se combinan con moléculas receptoras en el *citosol*. Las vitaminas A y D y el óxido nítrico también se unen con receptores intracelulares. Después de la unión, el complejo ligando-receptor se mueve hacia el interior del núcleo. Las *hormonas tiroideas* (que no son esteroideas) se unen a receptores ya asociados al ADN dentro del núcleo.

Repaso

- ¿Cómo "sabe" un receptor a qué moléculas de señalización debe acoplarse?
- ¿Bajo qué condiciones podría ocurrir una regulación creciente de receptores? ¿Y una regulación decreciente de receptores?
- ¿Cuáles son los tres principales tipos de receptores de superficie celular? (Describa brevemente a cada uno de ellos).

6.4 TRANSDUCCIÓN DE SEÑAL

OBJETIVOS DE APRENDIZAJE

5 Comparar las acciones de los principales tipos de receptores en la transducción de señal.

6 Trazar la secuencia de eventos en la transducción de señal para cada uno de los siguientes segundos mensajeros: AMP cíclico, trifosfato de inositol, diacilglicerol e iones de calcio.

Como ya se ha estudiado, muchas moléculas reguladoras transmiten información al interior de la célula sin cruzar físicamente la membrana plasmática. En vez de esto, activan proteínas de membrana que a su vez se encargan de *transducir* la señal. El primer componente en una ruta de transducción de señal es comúnmente el receptor, que puede ser una proteína transmembrana con un dominio expuesto sobre la superficie extracelular. Cada tipo de receptor activa una ruta de transducción de señal diferente.

En una ruta de señalización típica, una molécula de señalización se une con un receptor de superficie celular y lo activa cambiando la forma de la cola del receptor que se extiende en el citoplasma. Entonces la señal se puede transmitir mediante una secuencia de proteínas que son moléculas de señalización intracelulares. Usualmente, las proteínas en esta cadena son proteínas quinasa. La cadena de moléculas de señalización en la célula que transmite una señal constituye una **ruta de señalización** o **cascada de señalización**. Durante la transducción de señal, la señal original es amplificada.

Solamente en las células de mamíferos, se han identificado más de 3000 proteínas de señalización. El mal funcionamiento de las rutas de transducción de señal se ha asociado con graves enfermedades, como cáncer, dolencias cardiacas, diabetes y enfermedades autoinmunes.

Las moléculas de señalización pueden actuar como interruptores moleculares

Cada componente en una ruta de señalización actúa como un "interruptor" molecular, que puede estar en un estado activo ("on") o puede encontrarse en un estado inactivo ("off"). Cuando una molécula de señalización intracelular recibe una señal, se activa (se enciende). Entonces ocurre otro proceso que la desactiva (se apaga). En una ruta de señalización, cada molécula activada debe ser desactivada para que así pueda transmitirse una nueva señal. Es común que los interruptores moleculares sean regulados agregando o quitando grupos fosfatos.

Cada vez que una molécula de señalización se une a un receptor, se enciende una ruta de señalización. Conforme la señal se transmite a cada proteína quinasa de la cadena, la proteína es fosforilada. Recuerde que en la fosforilación, una enzima transfiere grupos fosfatos de una molécula a otra. Mientras se transfiere el fosfato, la señal pasa de la proteína quinasa 1 a la proteína quinasa 2, luego a la proteína quinasa 3, y así de manera sucesiva descendiendo por la cadena (**FIGURA 6-6**). Normalmente la fosforilación activa una proteína quinasa, no obstante que en algunos casos la fosforilación inhibe la actividad de la proteína quinasa. Si en una ruta de señalización, una serie de moléculas de proteína quinasa son fosforiladas, entonces a dicha vía se llama **cascada de proteína quinasa**. La última proteína quinasa en la cascada activa la proteína diana mediante fosforilación. La proteína diana altera algún proceso en la célula.

Después de que la señal pasa de la proteína quinasa 1 a la proteína quinasa 2, entonces la proteína quinasa 1 debe ser desactivada. Cada molécula debe estar disponible para transmitir una nueva señal. Una **fosfatasa** es una enzima que cataliza la eliminación de un grupo fosfato mediante hidrólisis; al proceso se le llama *desfosforilación*. Las proteínas fosfatasa ayudan a regular las cascadas de proteínas quinasa. La célula contiene cientos de diferentes proteínas quinasa, pero también contiene muchos tipos de proteínas fosfatasa. La rápida eliminación de grupos fosfatos mediante proteínas fosfatasa es un importante mecanismo regulador de las cascadas de proteínas quinasa. Esta regulación garantiza que esas rutas de señalización operen sólo en respuesta a la unión de una molécula de señalización con un receptor.

Los receptores acoplados a canal iónico abren o cierran canales

Las compuertas de muchos canales iónicos permanecen cerradas hasta que un ligando se una al receptor. Por ejemplo, cuando el neurotransmisor acetilcolina se une a un receptor acetilcolina (que es un receptor ligado a un canal iónico), el canal se abre, permitiendo que los iones de sodio entren a la célula (vea la figura 6-5a). Dependiendo del tipo de célula, el influjo de iones de sodio puede resultar en la transmisión de un impulso nervioso o en una contracción muscular.

El **ácido gamma aminobutírico (GABA)** es un neurotransmisor que se une a receptores GABA. Una clase de receptores GABA consiste en canales iónicos de cloruro de ligando-compuertas. Cuando un GABA se une al receptor, el canal se abre. Los iones de cloruro, que están cargados negativamente, de modo rápido salen o entran a la neurona, dependiendo de las condiciones (gradiente electroquímico) en la célula. Comúnmente, los iones de cloruro salen de la célula, lo que inhibe la transmisión de impulsos nerviosos. Así, el GABA *inhibe* la señalización neural. Los barbitúricos y los fármacos benzodiacepinas como el Valium se unen a receptores GABA. Cuando esto ocurre, se requieren menores cantidades de GABA para abrir los canales de cloruro e inhibir los impulsos nerviosos. Esta acción da un efecto tranquilizante. (No todos los receptores GABA son en *sí mismos* canales iónicos; algunos son receptores

PUNTO CLAVE **Muchas rutas de señalización son cascadas de proteínas quinasa en las que cada proteína quinasa se activa al agregar un grupo fosfato.**

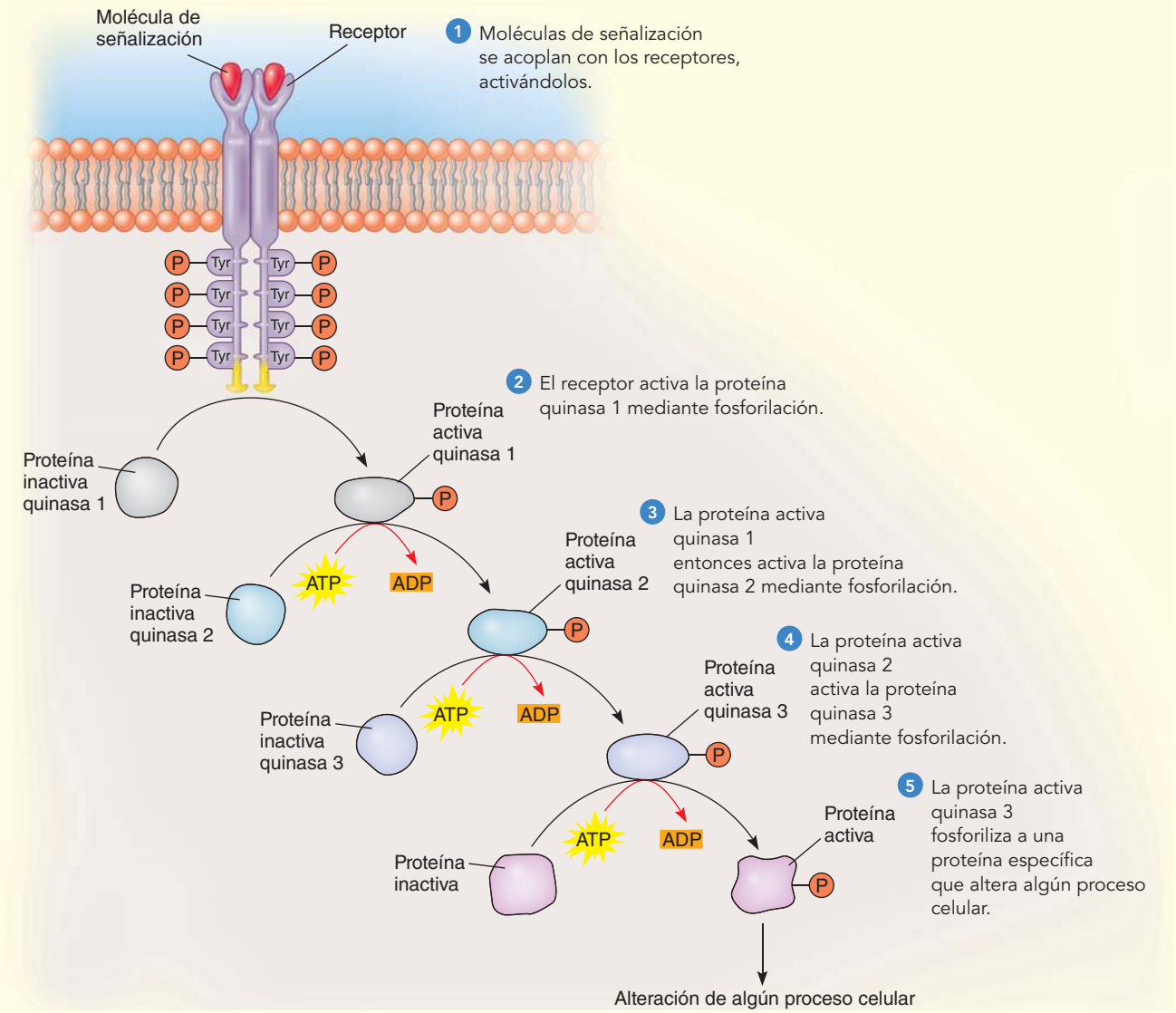


FIGURA 6-6 Una cascada de fosforilación

Cuando el receptor se activa, cada proteína quinasa en la ruta de señalización activa a la siguiente proteína quinasa en la ruta, mediante fosforilación. El grupo fosfato proviene del ATP. Usualmente, la adición de un grupo fosfato cambia la forma de la molécula. La activación de la última proteína en la cadena altera algún proceso celular o enciende (o apaga) genes específicos. (*P* representa un fosfato). Observe que el número de proteínas quinasa varía de una ruta a otra.

acoplados a proteínas G o receptores asociados a enzimas que disparan una serie de reacciones que originan la activación de otras proteínas que sirven como canales iónicos).

Los receptores acoplados a proteínas G inician la transducción de señal

Como se analizó en la última sección, los receptores acoplados a proteínas G activan proteínas G, un grupo de proteínas reguladoras de importancia en muchas rutas de transducción de señal. Esas proteínas se encuentran en levaduras, protistas, plantas y animales, y están implicadas en la acción de algunas hormonas vegetales y de muchas hormonas animales. Algunas proteínas G regulan canales en la membrana plasmática, permitiendo que los iones entren a la célula o salgan de ella. Otras proteínas G participan en la percepción visual y olfativa. En 1994, Alfred G. Gilman de la Universidad de Texas y Martin Rodbell del Instituto Nacional de Ciencias de Salud Ambiental de Estados Unidos fueron galardonados con el Premio Nobel en Fisiología o Medicina por su investigación fundamental sobre proteínas G.

En su estado inactivo, la proteína G consiste en tres subunidades que se han unido (vea la figura 6-5b). Una subunidad está acoplada a una molécula de **difosfato de guanosina (GDP)**, una molécula similar al ADP pero teniendo como base la guanina en lugar de la adenina. Cuando una molécula de señalización se une con el receptor, el GDP se

libera y se reemplaza por el **trifosfato de guanosina (GTP)**, un nucleótido que, semejante al ATP, funciona en intercambios de energía.

La subunidad de la proteína G que está unida al GTP se separa de las otras dos subunidades. La subunidad de proteína G acoplada al GTP es una GTPasa, una enzima que cataliza la hidrólisis de GTP a GDP. Esta acción, un proceso que libera energía, desactiva a la proteína G. Ahora en su estado inactivo, la subunidad de proteína G se reúne con las otras dos subunidades.

Cuando está activada, una proteína G inicia la transducción de señal uniéndose con una proteína específica en la célula. En algunos casos, las proteínas G activan *directamente* las enzimas que catalizan cambios en ciertas proteínas. Esos cambios producen alteraciones en el funcionamiento celular. Más comúnmente, la molécula de señalización sirve como el **primer mensajero**, y la información se retransmite por medio de la proteína G a un segundo mensajero.

Los segundos mensajeros son agentes de señalización intracelulares

Los **segundos mensajeros** son iones o pequeñas moléculas que transmiten señales al interior de la célula. En mamíferos se han identificado más de 15 segundos mensajeros. Cuando los receptores son activados, los segundos mensajeros son producidos en grandes cantidades. Los segundos mensajeros rápidamente se difunden a través de la célula (o membrana), transmitiendo la señal. Así, los segundos mensajeros amplifican la señal.

Los segundos mensajeros transfieren la señal vía otras proteínas de señalización o proteínas diana. Usualmente la señal pasa por una cadena de proteínas y otras moléculas. La última molécula en la secuencia activa la respuesta final. Los segundos mensajeros no son enzimas, más bien son algunas enzimas específicas reguladoras, como las proteínas quinasa. Otras se unen a canales iónicos, abriéndolos o cerrándolos.

El AMP cíclico es un segundo mensajero

La mayoría de las proteínas G lanzan una señal entre el receptor y un segundo mensajero. En muchas cascadas de señalización en procariotas y en células animales, el segundo mensajero es AMP cíclico (AMPc) (**FIGURA 6-7**). En la década de 1960, el investigador Earl Sutherland identificó al AMPc como un segundo mensajero, y fue galardonado con el Premio Nobel en Fisiología o Medicina 1971 por su trabajo fundamental.

Cuando la proteína G sufre un cambio conformacional (cambio en forma), se liga y activa a la **adenilil ciclasa**, una enzima en el lado citoplásmico de la membrana plasmática. Al tipo de proteína G que activa la adenilil ciclasa se le conoce como proteína G estimulatoria, o G_s. (Algunas proteínas G, que se denotan como G_i, inhiben enzimas). Observe que la proteína G acopla el complejo ligando-receptor a la acción de la adenilil ciclasa (vea la figura 6-7).

Cuando está activada, la adenilil ciclasa cataliza la producción de AMPc a partir de ATP (**FIGURA 6-8**). Acoplando el complejo molécula de señalización-receptor a una enzima que genera una señal, las proteínas G amplifican los efectos de las moléculas de señalización y rápidamente se producen muchas moléculas segundos mensajeros. La ruta es regulada, en parte, por la **fosfodiesterasa**, una enzima que convierte el AMPc a monofosfato de adenosina (AMP). Esta acción es un interruptor de apagado que rápidamente desactiva el AMPc cuando el receptor queda inactivo.

PUNTO CLAVE **El AMP cíclico (AMPc), un segundo mensajero, transmite una señal desde la membrana plasmática a las proteínas en el citosol.**

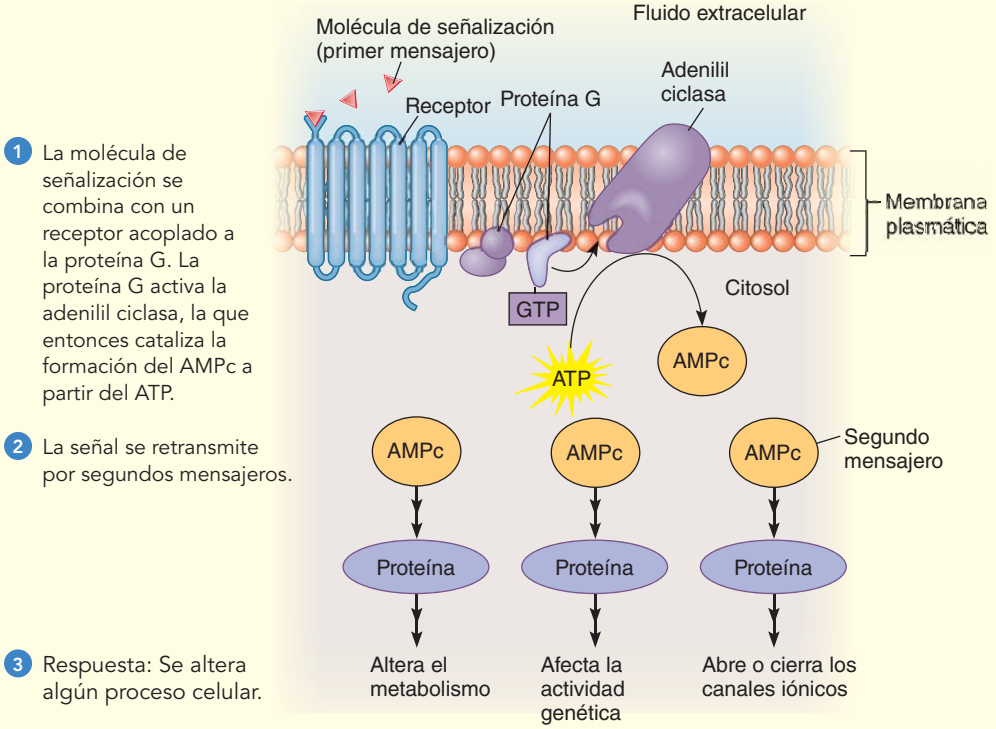


FIGURA 6-7 Retransmisión de la señal por un segundo mensajero: Una vista general

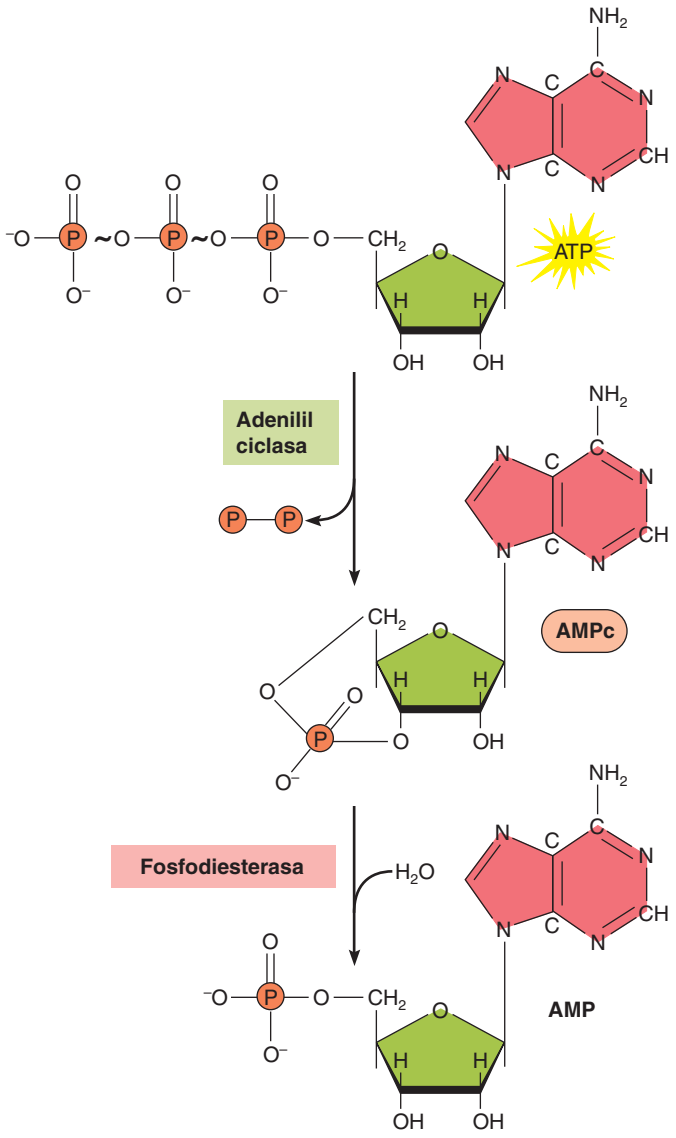


FIGURA 6-8 Síntesis y desactivación del AMP cíclico

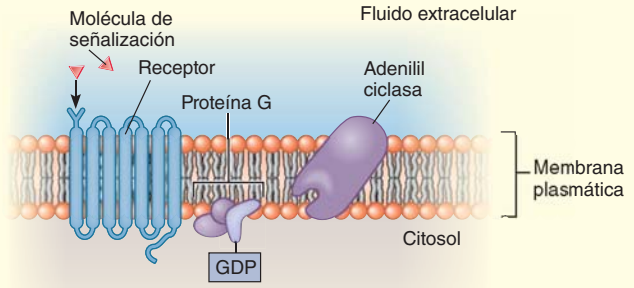
El AMP cíclico (AMPc) es un segundo mensajero producido a partir del ATP. La enzima adenilil ciclasa cataliza la reacción. El AMP cíclico se desactiva mediante la enzima fosfodiesterasa, que lo convierte a monofosfato de adenosina (AMP).

Vea la **FIGURA 6-9** que ilustra con más detalle la secuencia de eventos en una ruta de señalización que implica la proteína G y el AMP cíclico, y éste activa ciertas enzimas proteína quinasa, particularmente un grupo llamado **proteína quinasa A**. Recuerde que las proteínas quinasa adicionan grupos fosfato a las proteínas diana. Cuando una proteína es fosforilada, se altera su función y dispara una cadena de reacciones que originan alguna respuesta en la célula, como un cambio metabólico.

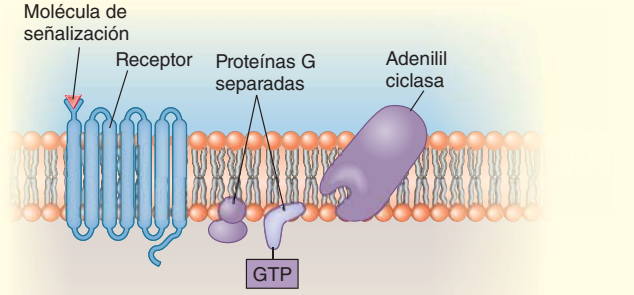
Los **sustratos**, las sustancias bajo la acción de la enzima, para proteínas quinasa son diferentes en varios tipos de células. En consecuencia, el efecto de la enzima varía dependiendo del sustrato. Por ejemplo, en las células musculares esqueléticas, la proteína quinasa A activa enzimas que descomponen el glucógeno a glucosa, dando así energía a las células musculares. En ciertas neuronas en el cerebro, la

PUNTO CLAVE

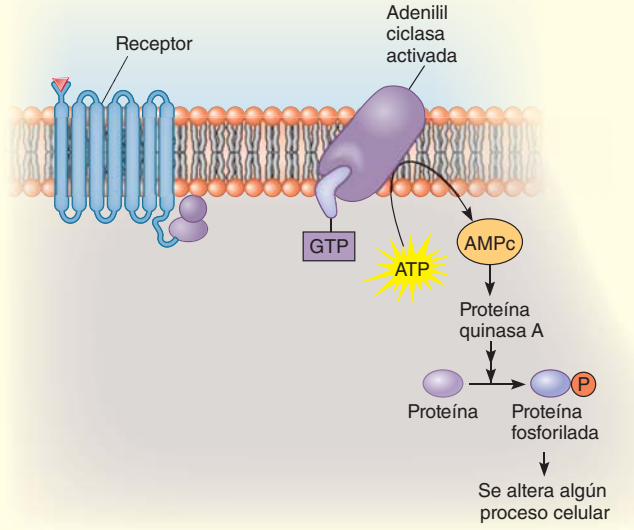
Cuando una molécula de señalización se une a un receptor acoplado a proteínas G, se activa una proteína G; se produce el AMP cíclico que a su vez activa una ruta de señalización, que conduce a un cambio en algún proceso celular.



1 La molécula de señalización se une a un receptor acoplado a proteínas G en la membrana plasmática.



2 El complejo molécula de señalización-receptor activa la proteína G. El GDP se reemplaza por GTP.



3 La proteína G activa la adenilil ciclasa, que a su vez cataliza la síntesis del AMP cíclico. El AMPc activa la proteína quinasa A, que fosforiliza proteínas específicas, originando alguna respuesta celular.

FIGURA 6-9 Transducción de señal que implica a una proteína G y al AMP cíclico

misma enzima activa el sistema de recompensa regulando la acción del neurotransmisor dopamina.

Puede resumirse la secuencia de eventos iniciando con el amarre de la molécula de señalización al receptor y conduciendo a un cambio en alguna función celular:

molécula de señalización (primer mensajero) se une al receptor acoplado a proteína G ⟶ activa la proteína G ⟶ activa la adenilil ciclasa ⟶ cataliza la formación de AMPc (segundo mensajero) ⟶ activa la proteína quinasa ⟶ proteínas fosforiladas ⟶ respuesta celular.

Algunas proteínas G utilizan fosfolípidos como segundos mensajeros

Ciertos complejos de señalización molécula-receptor activan una proteína G que a su vez activa la enzima **fosfolipasa C** asociada a la membrana (**FIGURA 6-10**). Esta enzima rompe un fosfolípido de membrana, PIP_2(fosfotidilinositol-4,5-bifosfato), en dos productos, **inositol trifosfato (IP_3)** y **diacilglicerol (DAG)**. Ambos actúan como segundos mensajeros.

El DAG permanece en la membrana plasmática, en donde al combinarse con iones de calcio, activa enzimas **proteína quinasa C.** Dependiendo del tipo de célula y de la proteína quinasa C específica, la respuesta de la célula puede incluir crecimiento, un cambio en el pH ce-

PUNTO CLAVE **Cuando se activa por una proteína G, la fosfolipasa C rompe el fosfolípido PIP_2, produciendo los segundos mensajeros DAG e IP_3.**

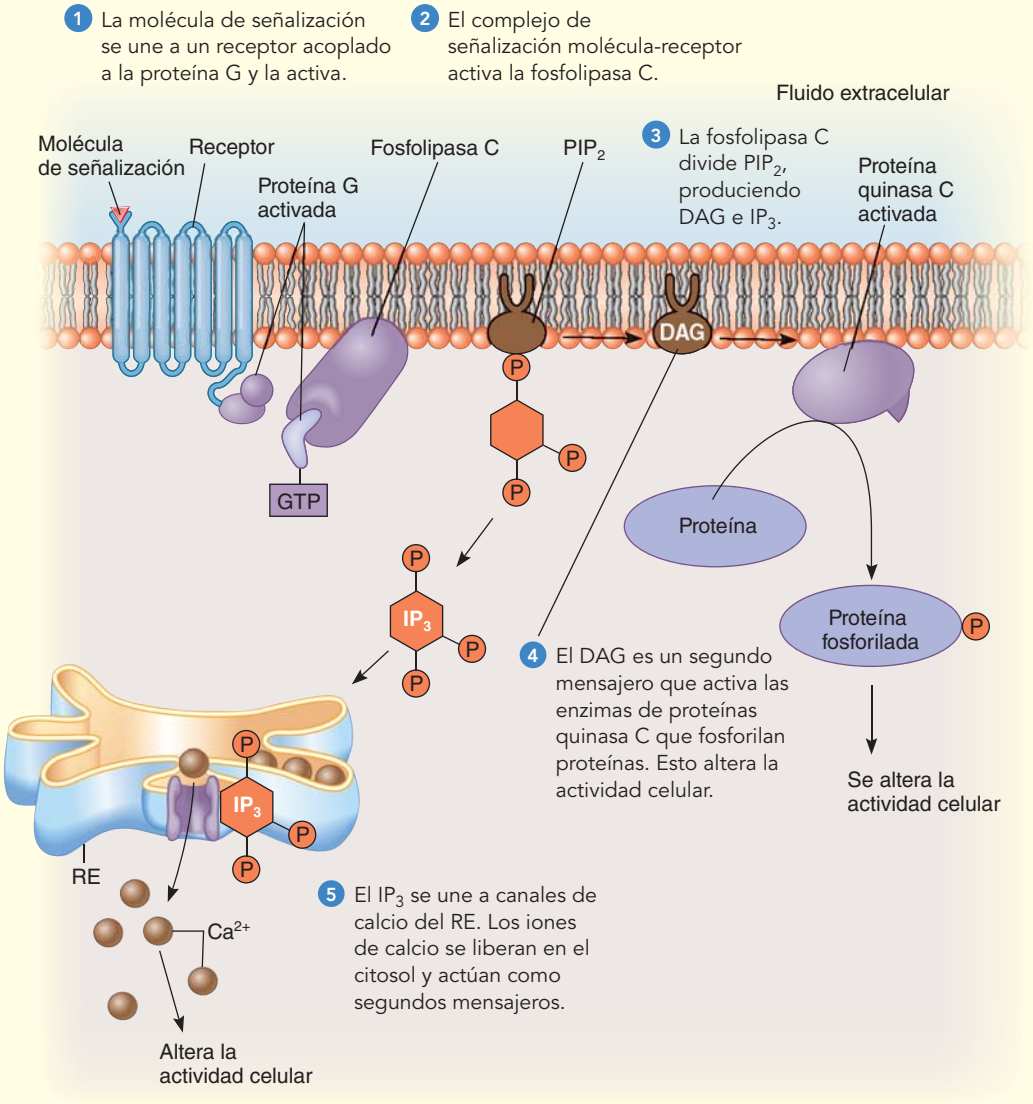


FIGURA 6-10 Productos fosfolípidos como segundos mensajeros

Una proteína G activada a su vez activa la fosfolipasa C. Esta enzima rompe el PIP_2, produciendo dos segundos mensajeros: IP_3 y DAG. El IP_3 se une a canales de calcio en el retículo endoplásmico (RE); los iones de calcio se liberan en el citosol y actúan como segundos mensajeros. El DAG activa la proteína quinasa C, una familia de enzimas que activa rutas de señalización mediante fosforilación de proteínas; los iones de calcio son necesarios para la activación de proteínas quinasa C.

lular, o regulación de ciertos canales iónicos. La proteína quinasa C estimula la contracción del músculo liso en el sistema digestivo y en otros órganos del cuerpo.

IP_3 es miembro de una familia de mensajeros de inositol fosfato, algunos de los cuales pueden donar grupos fosfato a las proteínas. El IP_3 se une a canales de calcio en el retículo endoplásmico (RE), originando su apertura y la liberación de iones de calcio en el citosol. Se puede resumir esta secuencia de eventos de esta manera:

La molécula de señalización se une al receptor acoplado a proteínas G ⟶ se activa la proteína G ⟶ se activa la fosfolipasa ⟶ se divide el PIP_2 ⟶ inositol trifosfato (IP_3) + diacilglicerol (DAG)

DAG ⟶ activa enzimas proteína quinasa ⟶ fosforilación de proteínas ⟶ alguna respuesta celular

IP_3 ⟶ se une a canales de calcio en RE ⟶ iones de calcio liberados en el citosol ⟶ alguna respuesta celular

Los iones de calcio son importantes mensajeros

Los iones de calcio (Ca^{2+}) tienen importantes funciones en muchos procesos celulares, incluyendo desmontaje microtubular, contracción muscular, coagulación sanguínea, secreción, y activación de ciertas células en el sistema inmunológico. Los iones de calcio son críticos en señalización neural, incluyendo las rutas implicadas en el aprendizaje. Esos iones también son esenciales en la fertilización de un huevo y en el inicio del desarrollo.

Normalmente, las bombas iónicas en la membrana plasmática mantienen una baja concentración iónica de calcio en el citosol comparada con su concentración en el fluido extracelular. Los iones de calcio también son almacenados en el retículo endoplásmico. Cuando las compuertas de Ca^{2+} se abren en la membrana plasmática o en el retículo endoplásmico, entonces se eleva la concentración de Ca^{2+} en el citosol.

Los iones de calcio pueden actuar solos, pero normalmente ejercen sus efectos uniéndose a ciertas proteínas. La **calmodulina**, encontrada en todas las células eucariotas, es un importante Ca^{2+} ligado a una proteína. Cuando se unen cuatro Ca^{2+} a una molécula de calmodulina, la molécula cambia de forma y entonces puede activar a ciertas enzimas. La calmodulina se combina con un número de diferentes enzimas, incluyendo proteínas quinasa y proteínas fosfatasas, y se altera su actividad. Varios tipos de células tienen distintas proteínas unidas a la calmodulina. La respuesta de una célula diana depende de las proteínas que estén presentes. La calmodulina es importante en la regulación de muchos procesos clave incluyendo el metabolismo, contracción muscular, memoria, inflamación y apoptosis.

Muchos receptores acoplados a enzima activan proteínas quinasa para rutas de señalización

Recuerde que muchos receptores acoplados a enzima son tirosinas quinasa, enzimas que realizan fosforilación del aminoácido tirosina en proteínas (vea la figura 6-6). Cuando una molécula de señalización, tal como un factor de crecimiento, se une a un receptor acoplado a enzima, los sitios sobre el receptor son fosforilados. La adición de los fosfatos activa la parte enzimática del receptor. Una vez activadas, las enzimas tirosina quinasa pueden fosforilar proteínas de señalización en las células. Proteínas diana específicas reconocen las tirosinas fosforiladas entre las moléculas del receptor tirosina quinasa. Esas proteínas de señalización se unen a sitios fosforilados sobre las moléculas del receptor. Entonces las proteínas de señalización son fosforiladas y pueden activar rutas de señalización específicas.

Recuerde que en muchas rutas de transducción de señal, las proteínas quinasa forman cascadas de señalización en las cuales las proteínas quinasa son fosforiladas una tras otra (vea la figura 6-6). Aún cuando el aminoácido fosforilado en el receptor es tirosina, los aminoácidos fosforilados en las proteínas quinasa en las rutas de señalización pueden ser serina o treonina, más que tirosina. Cada reacción en una cadena depende de la precedente. La activación de la última proteína en la cadena

PUNTO CLAVE **Muchos receptores intracelulares son factores de transcripción; cuando se activan, activan o reprimen genes específicos.**

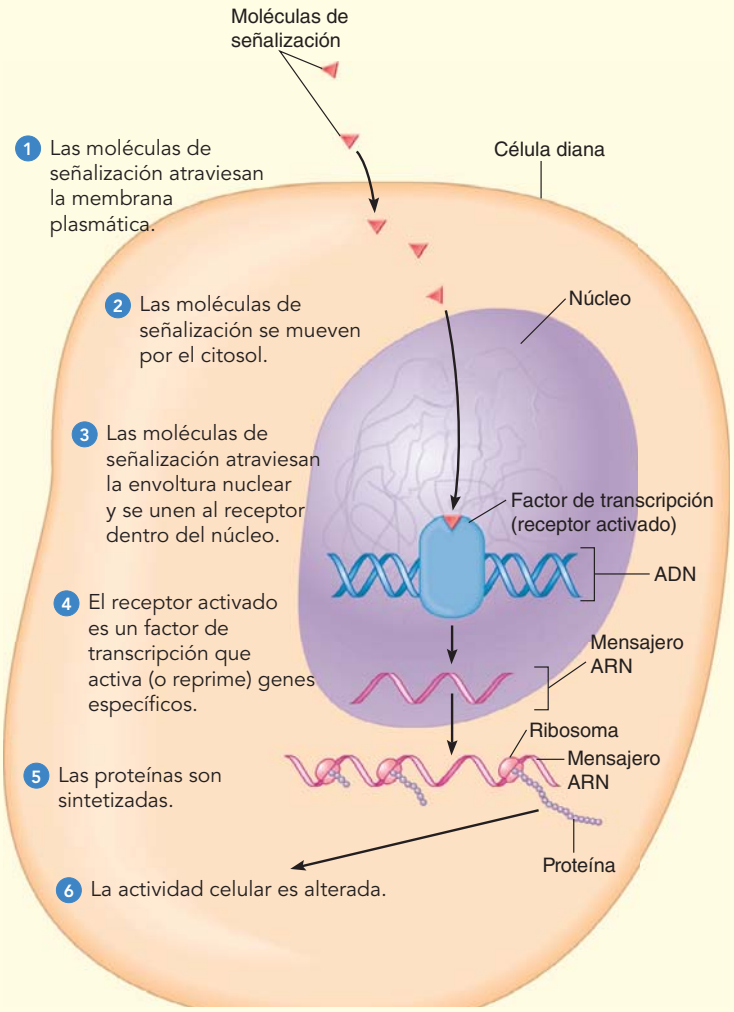


FIGURA 6-11 Receptores intracelulares

causa una respuesta celular específica. Algún proceso celular es alterado.

Muchos receptores intracelulares activados son factores de transcripción

Algunas moléculas de señalización hidrófobas se difunden a través de las membranas de las células diana y se ligan con receptores intracelulares en el citosol o en el núcleo. Por ejemplo, los receptores cortisol se localizan en el citosol. (El cortisol es una hormona esteroidea producida en las glándulas suprarrenales; en la figura 3-15b se muestra su estructura). Las hormonas tiroideas pasan al núcleo y se unen con receptores acoplados al ADN nuclear. Muchos receptores intracelulares son factores de transcripción que regulan la expresión de genes específicos. Cuando una molécula de señalización se une a un receptor, éste se activa. El complejo ligando-receptor se une a una región específica de ADN y activa o reprime genes específicos (**FIGURA 6-11**).

La activación de genes puede ocurrir rápidamente (en unos 30 minutos). Se produce el ARN mensajero y lleva el código para síntesis de una proteína particular en el citoplasma. En combinación con los ribosomas, el ARN mensajero fabrica proteínas específicas que pueden alterar la actividad celular.

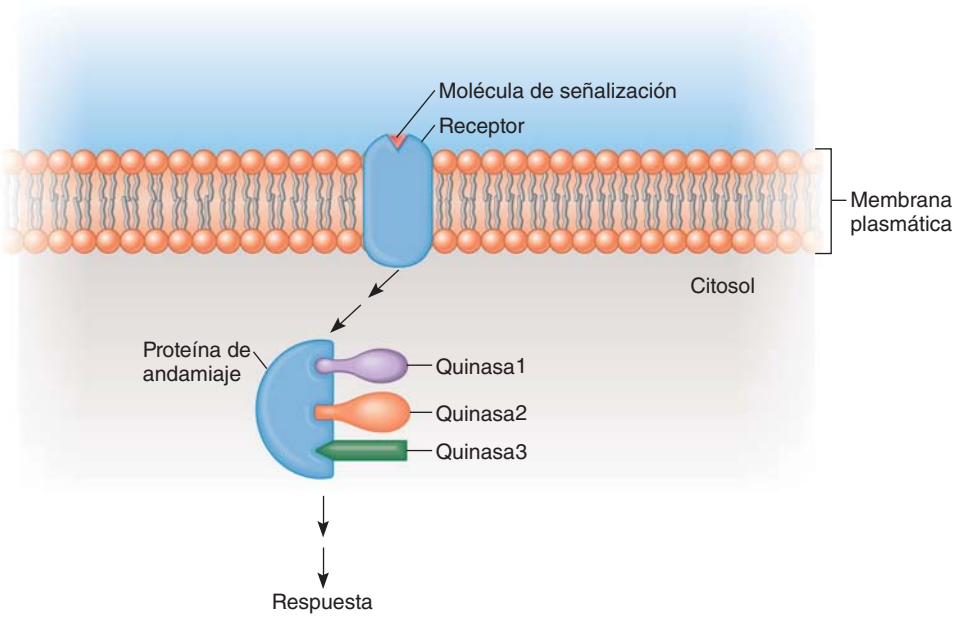


FIGURA 6-12 Proteína de andamiaje
Las proteínas de andamiaje organizan grupos de moléculas de señalización en un complejo de señalización, logrando que la transducción de señal sea más rápida, más precisa y más eficiente.

Las proteínas de andamiaje aumentan la eficiencia

La transducción de señal es un proceso rápido y preciso. Las enzimas deben estar organizadas para estar disponibles conforme se necesiten en las rutas de señalización. Las **proteínas de andamiaje** organizan grupos de moléculas de señalización intracelulares en estructuras de señalización (**FIGURA 6-12**). Esas proteínas posicionan enzimas cercanas a las proteínas que éstas regulan, aumentando así la probabilidad de una reacción exitosa entre sí. Al mismo tiempo, las proteínas de andamiaje disminuyen la posibilidad de que las enzimas sean capturadas hacia otras rutas de señalización. Esas proteínas organizadoras guían las interacciones entre moléculas, reduciendo interferencias entre las diferentes rutas. Así, las proteínas de andamiaje garantizan que las señales sean transmitidas con exactitud, rápida y eficientemente.

En muchas rutas se han identificado proteínas de andamiaje, y en diversos organismos se han encontrado proteínas de andamiaje semejantes. Las levaduras y los mamíferos tienen proteínas de andamiaje que unen quinasas en rutas de MAP quinasa (se analizan en la próxima sección).

Las señales pueden ser transmitidas en varias direcciones

Las **integrinas**, proteínas transmembrana que conectan la célula a la matriz intracelular, transducen señales en dos direcciones. Transportan señales desde el exterior de la célula hacia el interior celular y también transmiten información del interior de la célula hacia la matriz extracelular.

Los biólogos celulares han demostrado que cuando ciertas moléculas de señalización se unen a las integrinas en la membrana plasmática, se activan rutas de transducción de señal específicas. Es muy interesante observar que los factores de crecimiento y ciertas moléculas de la matriz extracelular pueden modular mensajes entre sí. Las integrinas también responden a la información recibida desde el interior celular. Esta *señalización interior-exterior* afecta cómo las integrinas selectivas están con respecto a las moléculas a las que se unirán y qué tan fuerte es el enlace a ellas.

Repaso

- ¿Cómo se convierte una señal extracelular a una señal intracelular en la transducción de señal? Dé un ejemplo específico.
- ¿Cuál es la acción del AMP cíclico? ¿Del DAG?
- ¿Cuáles son las funciones de las proteínas de andamiaje?

6.5 RESPUESTAS A LAS SEÑALES

OBJETIVOS DE APRENDIZAJE

7 Describir tres tipos de respuestas que las células realizan ante las moléculas de señalización.

8 Comparar la amplificación de señal con la terminación de señal.

Como ya se aprendió, las moléculas de señalización activan rutas de transducción de señal que originan respuestas específicas en la célula. La mayoría de esas respuestas están en tres categorías: canales iónicos abiertos o cerrados; actividad enzimática alterada, cambios metabólicos y otros efectos; y puede iniciarse o interrumpirse la actividad de un gen específico. Varios mecanismos y rutas interactúan para producir acciones específicas que son responsables de la estructura y funcionamiento de la célula. Son responsables de la actividad metabólica, movimiento,

crecimiento, división celular, desarrollo y de la posterior transferencia de información.

En los animales, las neuronas liberan neurotransmisores que excitan o inhiben a otras neuronas o células musculares al afectar los canales iónicos. Por ejemplo, cuando la acetilcolina se liga con un receptor sobre una neurona diana, se abre un canal iónico que permite el paso de iones de sodio y de potasio. El cambio resultante en la permeabilidad iónica puede activar la neurona para que transmita un impulso nervioso. La serotonina y algunos otros neurotransmisores trabajan indirectamente vía proteínas G y el AMP cíclico. En esta cadena de eventos, el AMPc activa una quinasa que fosforiliza una proteína la cual cierra los canales iónicos de potasio. Esta acción origina la transmisión de un impulso nervioso. Algunas proteínas G abren o cierran directamente canales iónicos.

Algunos receptores afectan directamente la actividad enzimática, mientras que otros inician las rutas de transducción de señal en las cuales las enzimas son alteradas por componentes de las rutas. Cuando el cuerpo tiene infección bacterial, se liberan ciertos péptidos. Los neutrófilos, un tipo de leucocito, tienen receptores de superficie celular que detectan a esos péptidos. Cuando los péptidos bacteriales se ligan a un receptor neutrófilo, las enzimas son activadas y originan un montaje de microfilamentos (filamentos de actina) y de microtúbulos. Las contracciones de los microfilamentos en el extremo lejano del neutrófilo empujan al citoplasma. Esta acción le permite al neutrófilo moverse hacia las bacterias invasoras para destruirlas. Los microtúbulos y una variedad de proteínas, incluso la proteína contráctil miosina, parecen ser necesarios para este movimiento.

Algunas moléculas de señalización afectan la actividad genética. Por ejemplo, algunas moléculas de señalización activan genes que conducen a la fabricación de proteínas importantes en el crecimiento y en la división celular. En plantas y animales, las hormonas esteroideas regulan el desarrollo mediante cambios en la expresión de genes específicos. En las células animales, algunas hormonas esteroideas se ligan a receptores nucleares y directamente regulan la expresión de genes diana específicos. En células vegetales, las hormonas esteroideas se unen a receptores de superficie celular. Entonces la señal se transmite a través de una cadena de moléculas, que finalmente produce cambios en la expresión genética. Las hormonas vegetales se analizarán en detalle en el capítulo 38, y las hormonas animales se analizarán en el capítulo 49.

Las rutas Ras implican a los receptores tirosina quinasa y a las proteínas G

Algunos receptores tirosina quinasa activan proteínas G. Por ejemplo, cuando los factores de crecimiento se ligan a receptores tirosina quinasa, entonces se activan las **proteínas Ras**. Las proteínas Ras son un grupo de pequeñas proteínas G que, al igual que otras proteínas G, son activas cuando se unen al GTP. Las proteínas Ras son interruptores moleculares que regulan redes de señalización dentro de la célula. Cuando existe activación, Ras dispara una cascada de reacciones llamada la ruta Ras. En esta ruta, una tirosina en proteínas quinasa específicas es la fosforilada, conduciendo a respuestas celulares críticas.

Las rutas Ras son importantes en la expresión genética, división celular, movimiento celular, diferenciación celular, adhesión celular, desarrollo embrionario y apoptosis. Por ejemplo, para iniciar la síntesis de ADN, los fibroblastos (un tipo de célula de tejido conectivo) requieren la presencia de dos factores de crecimiento, factor de crecimiento epidérmico y factor de crecimiento derivado de plaquetas. En un estudio, los investigadores inyectaron fibroblastos con anticuerpos que desactivaron a las proteínas Ras al unirse a ellos. Los fibroblastos no sintetizaron ADN en respuesta a los factores de crecimiento. Los datos de éste y de experimentos similares condujeron a la conclusión de que las proteínas Ras son importantes en la transducción de señal implicando factores de crecimiento.

Los genes *Ras* codifican a las proteínas Ras. Ciertas mutaciones en los genes Ras resultan en proteínas Ras mutantes que se ligan al GTP sin poder hidrolizarlo. Las proteínas Ras mutantes quedan atoradas en el estado "encendido", provocando una división celular sin regulación. Esta condición está asociada con varios tipos de cáncer humano. En efecto, las mutaciones en los genes Ras se han identificado en aproximadamente un tercio de todos los cánceres humanos. Para tratar el cáncer, se están inventando fármacos que inhiben a los receptores tirosina quinasa específicos y rutas Ras.

Una ruta Ras que ha sido extensamente estudiada es la **ruta MAP quinasa**, también conocida como la **ruta ERK**; *MAP* es un acrónimo para "mitogen-activated protein" (proteína activada por mitógenos) (los mitógenos inducen mitosis, la división nuclear asociada con la división celular eucariota). *ERK* es un acrónimo para "extracellular signal-regulated kinases" (señal extracelular regulada por quinasas). Se han descrito varios grupos distintos de quinasas MAP. La ruta ilustrada en la **FIGURA 6-13** muestra tres principales proteínas quinasa: Raf, Mek y ERK. Las proteínas en la ruta MAP realizan fosforilación a una proteína nuclear que se combina con otras proteínas para formar un factor de transcripción. Cuando se activan genes específicos, entonces se sintetizan las proteínas necesarias para el crecimiento celular, división celular y diferenciación celular (especialización). La cascada MAP quinasa es la principal ruta de señalización para la división y diferenciación celular. Como se ilustra en la **FIGURA 6-14**, en los mamíferos las proteínas de señalización ERK 1 y ERK 2 son importantes en la fertilidad.

La respuesta a una señal es amplificada

Usualmente, las moléculas de señalización están presentes en muy bajas concentraciones, sin embargo, son profundos sus efectos sobre la célula. Esto es posible porque la señal es *amplificada*, conforme se retransmita a través de una ruta de señalización. Por ejemplo, puede examinarse cómo la acción de una molécula de señalización como la hormona epinefrina es magnificada conforme la señal pasa por una serie de proteínas dentro de la célula. La epinefrina es liberada por las glándulas suprarrenales en respuesta a un peligro o al estrés. Entre sus muchas acciones, la epinefrina incrementa el ritmo cardiaco, el flujo sanguíneo al músculo esquelético y la concentración de glucosa en la sangre.

La epinefrina se une a un receptor acoplado a proteínas G, provocando que el receptor cambie de forma y active una proteína G. Una sola molécula de una hormona como la epinefrina puede activar a muchas proteínas G. Cada proteína G activa una molécula de adenilil ciclasa y entonces retorna a su estado inactivo. Antes de quedar inactiva, cada adenilil ciclasa puede catalizar la producción de numerosas moléculas del AMPc (**FIGURA 6-15**). Entonces, cada molécula del AMPc puede activar a muchas moléculas de una proteína quinasa particular. Esa proteína quinasa puede fosforilar a muchas moléculas de la siguiente quinasa en la ruta y así sucesivamente ir descendiendo por la cascada.

Como un resultado de la **amplificación de señal**, una sola molécula de señalización puede originar cambios en millones de moléculas al extremo de una cascada de señalización. La respuesta es mucho más grande que el caso en que las moléculas de señalización actuaran aisladamente. Este proceso de magnificar la acción de una molécula de señalización explica cómo sólo unas cuantas moléculas de señalización pueden ocasionar fuertes respuestas en la célula.

PUNTO CLAVE **Cuando los factores de crecimiento se ligan a sus receptores, se activa la proteína G Ras; Ras activa una ruta de señalización MAP quinasa, originando la activación (o represión) de genes específicos, y finalmente a la actividad proteínica que afecta a algunos procesos celulares.**

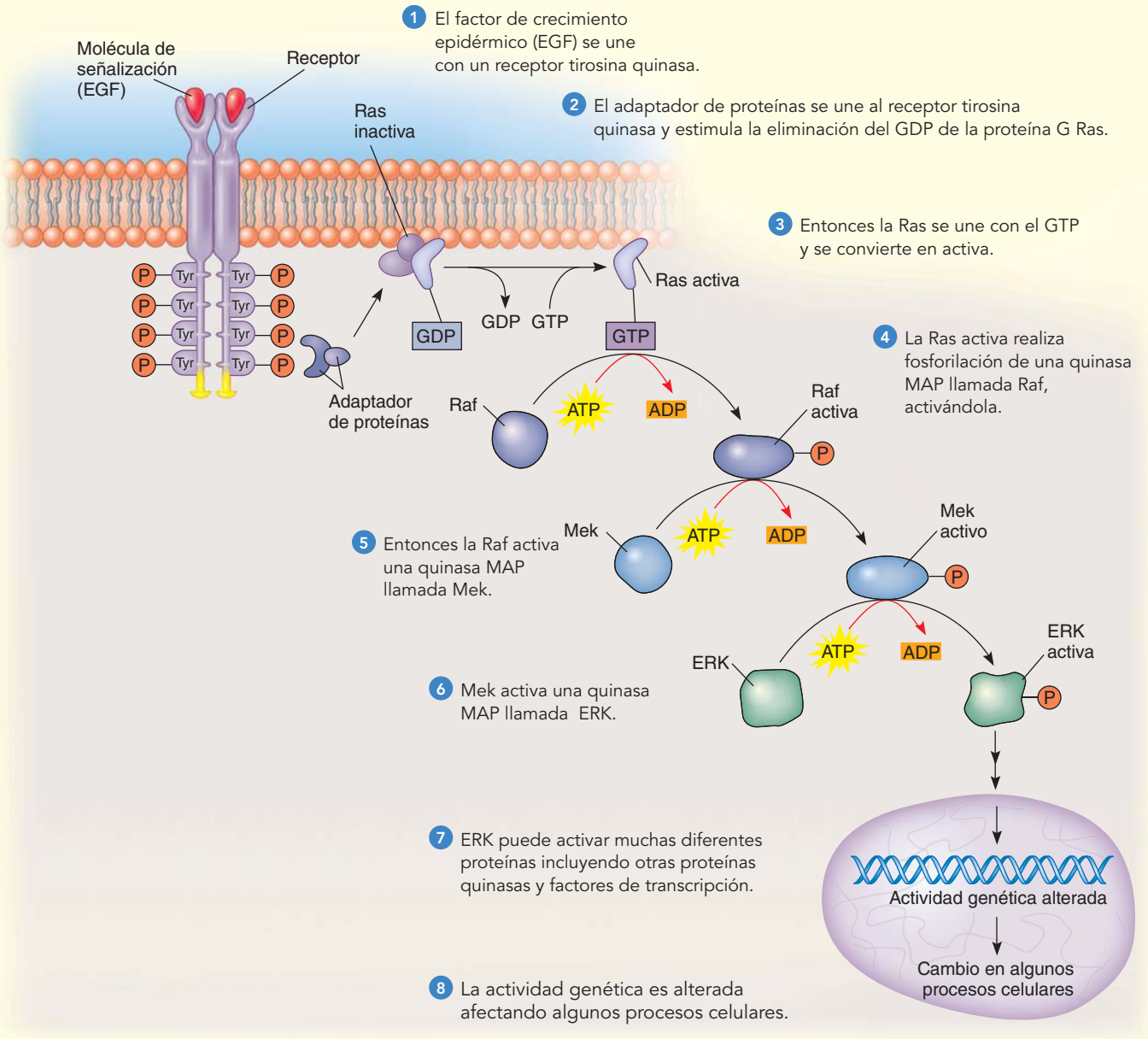


FIGURA 6-13 Una muy simplificada ruta de señalización Ras/MAP quinasa

En la ruta que aquí se ilustra, el factor de crecimiento epidérmico (EGF) se une con un receptor tirosina quinasa, produciendo la activación de la pequeña proteína G Ras. Entonces, la Ras activa una ruta de señalización MAP-quinasa. En la ruta, una serie de MAP quinasas se activan mediante fosforilación. La MAP quinasa final puede regular varios factores de transcripción, lo que conduce a cambios en la expresión genética que afectan los procesos celulares.

Las señales deben terminar

Una vez que la señal ha realizado su función, entonces debe finalizar. La **terminación de señal** regresa al receptor, y a cada uno de los componentes de la ruta de transducción de señal, a sus estados inactivos. Esta acción permite que la magnitud de la respuesta refleje la intensidad de la señal. Las moléculas en el sistema también deben estar listas para responder a nuevas señales.

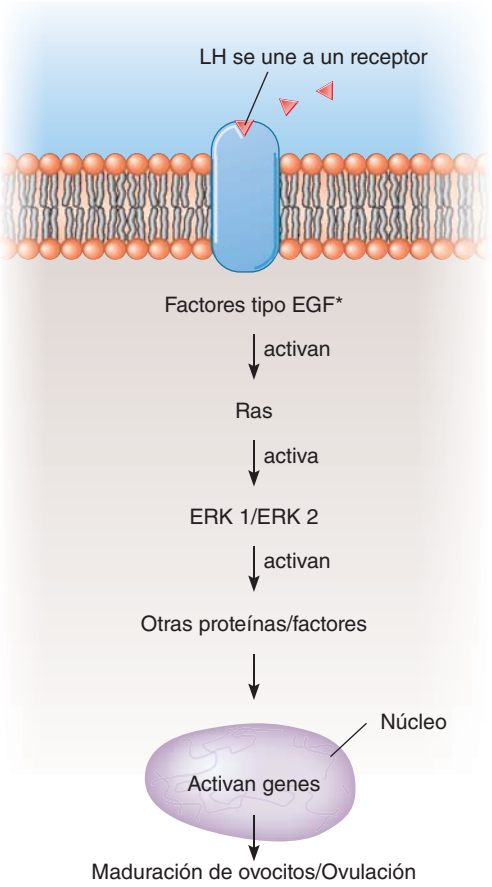
Se ha observado que después de que se activa una proteína G, una subunidad de la proteína G, una GTPasa, cataliza la hidrólisis de GTP a GDP. Esta acción inactiva a la proteína G. En la ruta del AMP cíclico, cualquier aumento en la concentración de AMPc es temporal. El AMP cíclico se desactiva rápidamente mediante una fosfodiesterasa, que lo convierte a monofosfato de adenosina (AMP). Así, la concentración de AMPc depende tanto de la actividad de la adenilil ciclasa, que lo produce, como de la fosfodiesterasa, que lo degrada (vea la figura 6-8).

EXPERIMENTO CLAVE

PREGUNTA: ¿Las moléculas de señalización ERK 1 y ERK 2 tienen funciones clave en las rutas de señalización conduciendo a la maduración de ovocitos (huevos) y a la ovulación (liberación de un huevo maduro en el ovario) en mamíferos?

HIPÓTESIS: Las moléculas de señalización ERK 1 y ERK 2 son moléculas diana clave, de la señal enviada por la hormona reproductiva, hormona luteinizante (LH), y así mismo son importantes en la maduración de ovocitos y en la ovulación en mamíferos.

EXPERIMENTO: Los investigadores produjeron una línea de ratones que eran deficientes en ERK 1 y ERK 2. Efectuaron análisis bioquímicos sobre las rutas de señalización activadas por la LH. También examinaron los ovarios de los ratones.



RESULTADOS Y CONCLUSIONES: En ratones deficientes en ERK 1 y ERK 2, se interrumpió la ruta de señalización de la LH. Como un resultado, los genes que regulan la maduración de los ovocitos y la ovulación no fueron activados. Los ovocitos no lograron madurar y ovular, y los ratones también presentaron desórdenes reproductivos asociados con cambios en los niveles de hormonas reproductivas.

Las ERK 1 y ERK 2 son moléculas clave en una ruta de señalización que regula la reproducción en los ratones. Esos resultados pueden llevar a un mejor entendimiento de ciertos desórdenes en ovarios que provocan infertilidad en los humanos.

*EGF = factor de crecimiento epidérmico

Fuente: Fan, H. Y. et al. *Science*, vol. 324, 938-941, 2009.

FIGURA 6-14 Identificación de moléculas clave en una ruta de señalización que regula la reproducción en mamíferos

Recuerde que en muchas rutas de señalización, cada proteína quinasa emplea fosforilación para activar la siguiente proteína quinasa en la cadena; entonces una fosfatasa la desactiva eliminando el grupo fosfato.

Una falla en la finalización de señales puede conducir a graves consecuencias. Por ejemplo, la bacteria que provoca el cólera se ingiere cuando la gente bebe agua contaminada. El cólera prevalece en áreas donde el agua está contaminada con heces humanas. La bacteria del cólera libera una toxina que activa proteínas G en las células epiteliales del revestimiento intestinal. La toxina químicamente cambia la proteína G para que ya no se desactive a sí misma. Como resultado, la proteína G continúa estimulando a la adenilil ciclasa para que produzca AMPc. Entonces funcionan mal las células del revestimiento intestinal, permitiendo un gran flujo de iones de cloruro al intestino. Le siguen el agua y otros iones, lo que conduce a la severa diarrea que caracteriza al cólera. La enfermedad se trata restituyendo el fluido perdido. Si no se trata, esta disfunción de la proteína G puede causar la muerte.

Repaso

- ¿Cuáles son algunas de las respuestas celulares a las señales?
- ¿Cómo amplifican las células las señales?
- ¿Qué es la terminación de señal?

6.6 EVOLUCIÓN DE LA COMUNICACIÓN CELULAR

OBJETIVO DE APRENDIZAJE

9 Citar evidencias que sustenten la larga historia evolutiva de las moléculas de señalización celular.

En este capítulo, se ha examinado cómo las células de un organismo multicelular transmiten información entre sí, y también se han descrito algunas de las muchas rutas de transducción de señal dentro de las células. Se ha descrito el proceso de percepción del quórum y varioss ejemplos de comunicación entre miembros de una especie. Además, también se ha analizado la comunicación entre miembros de diferentes especies, como la señalización entre plantas e insectos. En este estudio, se han observado muchas similitudes en los tipos de señales empleadas y entre las moléculas que las células utilizan para transmitir señales desde la superficie celular hasta las moléculas que realizan una respuesta específica. Son muy similares algunas rutas de transducción de señal encontradas en organismos tan diversos como levaduras y animales.

Las proteínas G, las proteínas quinasa y las fosfatasas han sido muy conservadas y son parte de rutas de señalización en la mayoría de los organismos. Ciertas bacterias causantes de enfermedades tienen rutas de transducción de señal similares a las encontradas en eucariotas. Las bacterias pueden utilizar algunos de esos mecanismos de señalización para interferir con la función normal en las células eucariotas que infectan. Estas similitudes en tantas especies sugieren relaciones evolutivas.

Las similitudes en el señalamiento celular sugieren que las moléculas y los mecanismos empleados en la comunicación celular son muy antiguos. Las evidencias sugieren que la comunicación celular primero evolucionó en procariotas y continuó modificándose con el tiempo a nuevos tipos de organismos evolucionados. Sin embargo, el hecho de que algunas moléculas de señalización celular no hayan cambiado mucho en el transcurso del tiempo sugiere que la importancia de esas rutas para la supervivencia celular ha restringido cualquier cambio evolutivo que pudiera hacerlas menos efectivas. Así, esas rutas han enfrentado las

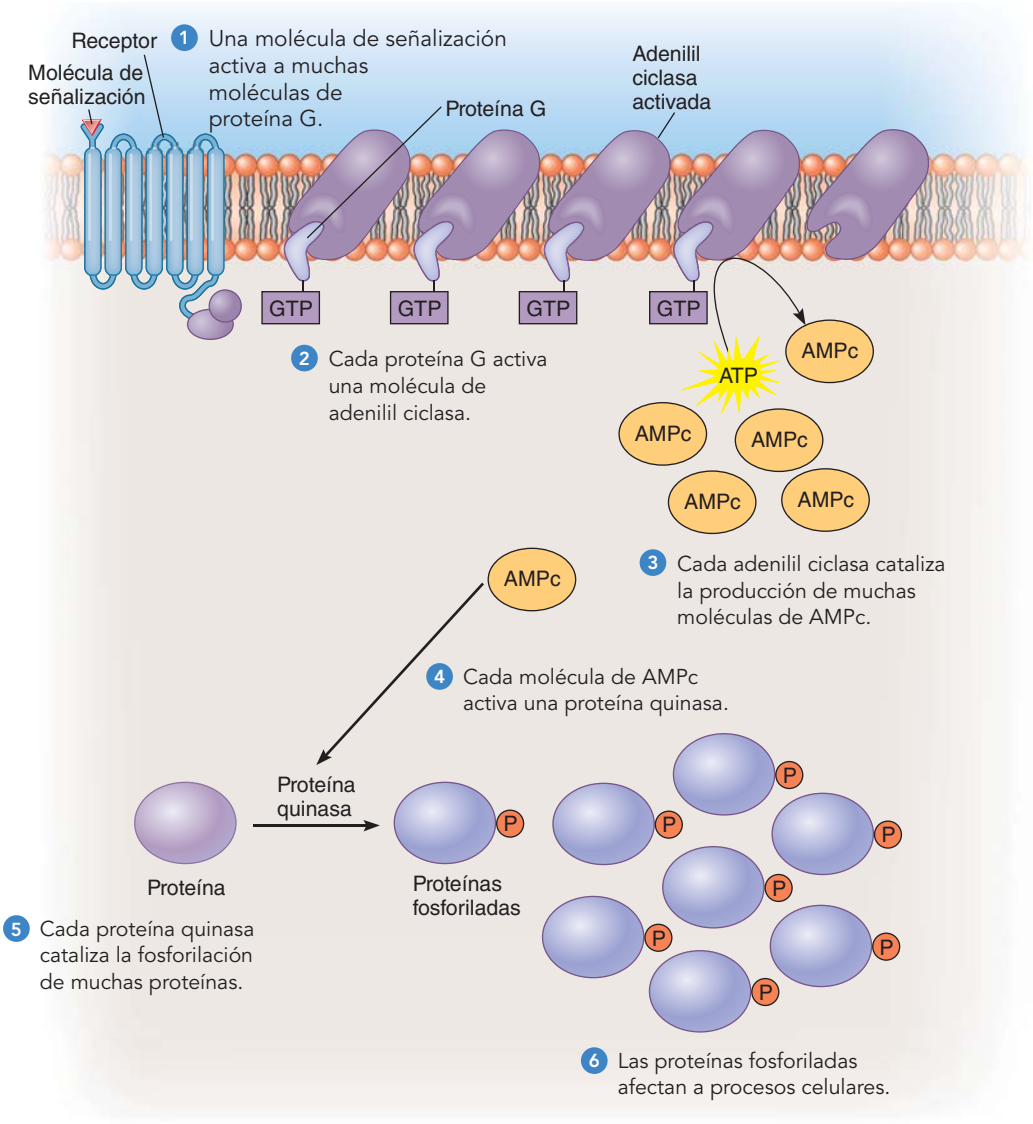


FIGURA 6-15 Amplificación de señal

La señal se amplifica en cada etapa de la ruta por lo que un receptor activado puede dar lugar a miles de productos finales (proteínas al final de la ruta). La respuesta es más grande que la que se espera para un solo receptor.

demandas de selección natural a través de millones de años de evolución.

Los coanoflagelados, protistas unicelulares que se cree son los más recientes ancestros de animales, se usan como modelos para estudiar la evolución temprana de animales. Los coanoflagelados tienen muchas proteínas también encontradas en animales. Esos minúsculos organismos tienen proteínas quinasa similares a las de los animales y se ha identificado un receptor acoplado a la proteína G. Estos descubrimientos indican que importantes proteínas necesarias para la comunicación celular en animales habían evolucionado mucho antes que la evolución de los animales. Como se analizará en capítulos posteriores, las semejanzas y diferencias en moléculas básicas, como las proteínas G, se pueden utilizar para trazar rutas evolutivas.

Repaso

- Los coanoflagelados y los animales tienen proteínas quinasa similares. ¿Qué sugiere esto respecto a sus mecanismos de señalización celular?

RESUMEN: ENFOQUE EN LOS OBJETIVOS DE APRENDIZAJE

6.1 *(página 135)*

1 Describir los cuatro principales procesos esenciales en la comunicación celular.

- Las células se comunican mediante **señalización celular**, que consiste en cuatro principales procesos: (1) síntesis, liberación y transporte de moléculas de señalización; (2) **recepción** de información por las **células diana**; (3) **transducción de señal**, el proceso en el que un receptor convierte una señal extracelular a una señal intracelular y transmite la señal, lo que conduce a una respuesta celular; y (4) **respuesta** de la célula, por ejemplo, se puede alterar algún proceso metabólico.

6.2 *(página 136)*

2 Comparar tres tipos de moléculas de señalización: neurotransmisores, hormonas y reguladores locales.

- La mayoría de las neuronas (células nerviosas) se señalizan entre sí liberando compuestos químicos llamados **neurotransmisores**.
- Las **hormonas** son mensajeros químicos en plantas y animales. En animales, son secretadas por las **glándulas endocrinas**, glándulas que no tienen conductos. La mayoría de las hormonas se difunden en capilares y son transportadas por la sangre hacia las células diana.
- Los **reguladores locales** se difunden a través del fluido intersticial y actúan sobre células próximas. A esto se le llama **regulación paracrina**. La histamina, factores de crecimiento, **prostaglandinas** (un tipo de hormona local), y **óxido nítrico** (una molécula de señalización gaseosa que pasa al interior de las células diana) son ejemplos de reguladores locales.

6.3 *(página 137)*

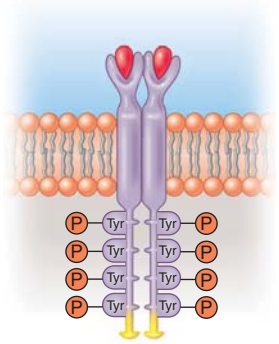
3 Identificar los mecanismos que hacen que la recepción sea un proceso altamente específico.

- Cada tipo de receptor tiene una forma específica, y solamente la molécula de señalización que encaja al receptor específico puede afectar a la célula. Una célula puede tener muchos diferentes tipos de receptores y pueden

hacer distintos receptores en diferentes etapas de su ciclo de vida o en respuesta a variadas condiciones. Distintos tipos de células pueden tener diferentes tipos de receptores.

4 Comparar en forma concisa los receptores ligados a canales iónicos, receptores acoplados a proteínas G, receptores asociados a enzimas y receptores intracelulares.

- Cuando una molécula de señalización se une a un **receptor ligado a canales iónicos**, el canal iónico se abre o, en algunos casos, se cierra.
- Los **receptores acoplados a proteínas G** son proteínas transmembrana que se extienden en el citosol o fuera de la célula. Esos receptores acoplan moléculas de señalización específicas a rutas de transducción de señal dentro de la célula. La cola del receptor que se extiende en el citosol tiene un sitio de unión para una **proteína G** específica, una proteína regulatoria que se une al GTP.
- Los **receptores asociados a enzima** son proteínas transmembrana con un sitio de unión para una molécula de señalización fuera de la célula y un sitio de unión para una enzima interior a la célula. Muchos receptores asociados a enzima son **tirosinas quinasa** en los que la enzima es parte del receptor.



- Los **receptores intracelulares** están localizados en el citosol o en el núcleo. Sus ligandos son pequeñas moléculas hidrófobas que se difunden a través de la membrana plasmática.

6.4 *(página 141)*

5 Comparar las acciones de los principales tipos de receptores en la transducción de señal.

- Los receptores ligados a canales iónicos convierten señales químicas a señales eléctricas. Las compuertas de muchos canales iónicos permanecen cerradas hasta que los ligandos se unan a ellos.
- Muchos receptores asociados a enzima son tirosinas quinasa, enzimas que realizan fosforilación de proteínas. Los receptores tirosina quinasa activan diferentes rutas de transducción de señal. En una **cascada de proteína quinasa**, cada molécula en la ruta de señalización es fosforilada por la proteína precedente en la cadena. La proteína quinasa final en la cascada activa la proteína diana mediante fosforilación. La proteína diana altera algún proceso en la célula.
- Los receptores acoplados a proteínas G activan proteínas G. Una proteína G consiste en tres subunidades. Ésta está encadenada a una molécula de **difosfato de guanosina (GDP)**, una molécula similar al ADP pero que contiene la base de guanina en lugar de adenina. Cuando un ligando se une con el receptor, el GDP se libera y se reemplaza por **trifosfato de guanosina (GTP)**. Entonces una subunidad de la proteína G se separa de las otras dos subunidades. La proteína G activada puede iniciar una ruta de transducción de señal acoplándose con una proteína específica en la célula. Algunas proteínas G directamente activan enzimas que catalizan cambios en ciertas proteínas, produciendo cambios en la función celular.
- Los receptores intracelulares están localizados en el citosol o en el núcleo. Esos receptores son **factores de transcripción** que activan o reprimen la expresión de genes específicos.

6 Trazar la secuencia de eventos en la transducción de señal para cada uno de los siguientes segundos mensajeros: AMP cíclico, trifosfato de inositol, diacilglicerol y iones de calcio.

- En muchos sistemas de señalización, las moléculas de señalización sirven como el **primer mensajero**. La información se transmite por la proteína G a un **segundo mensajero**, una molécula de señalización intracelular.
- Cuando ciertas proteínas G experimentan un cambio conformacional, se unen a la **adenilil ciclasa** y la activan, una enzima sobre el lado citoplásmico de la membrana plasmática. Adenilil ciclasa cataliza la formación del **AMP cíclico (AMPc)** a partir del ATP. El AMP cíclico es un segundo mensajero que activa ciertas enzimas proteína quinasa que efectúan la fosforilación sobre determinadas proteínas. La proteína fosforilada dispara una cadena de reacciones que conducen a alguna respuesta en la célula.
- Ciertas proteínas G activan la enzima fosfolipasa C unida a la membrana. Esta enzima rompe un lípido, PIP_2, (fosfotidilinositol-4,5-bifosfato), en dos productos, **inositol trifosfato (IP_3)** y **diacilglicerol** (**DAG**). El IP_3 es un segundo mensajero que puede donar grupos fosfato a proteínas. El IP_3 se une a canales de calcio en el retículo endoplásmico, lo que causa que los canales se abran y liberen iones de calcio en el citosol. El DAG es un segundo mensajero que activa ciertas enzimas proteína quinasa. Esas enzimas efectúan fosforilación sobre diversas proteínas objetivo.
- Los iones de calcio también pueden actuar como segundos mensajeros. Normalmente, se combinan con la proteína **calmodulina**, que a su vez afecta la actividad de las proteínas quinasa y de las proteínas fosfatasa.

6.5 *(página 147)*

7 Describir tres tipos de respuestas que las células realizan ante las moléculas de señalización.

- En respuesta a las moléculas de señalización: los canales iónicos se abren o cierran; la actividad de la enzima cambia implicando cambios metabólicos y otros efectos; y genes específicos son activados o reprimidos. Esas respuestas pueden afectar la forma de la célula, el crecimiento celular, la división celular, la diferenciación celular y el metabolismo.

8 Comparar la amplificación de señal con la terminación de señal.

- La **amplificación de señal** es el proceso de intensificar la respuesta celular a una señal conforme ésta se transmite a través de una ruta de transducción de señal. Antes de quedar inactiva, cada enzima puede catalizar la producción de numerosas moléculas producto.
- La **terminación de señal** es el proceso de desactivar al receptor y a cada componente de la ruta de transducción de señal una vez que han realizado sus funciones. La terminación de señal permite a las moléculas en el sistema responder a nuevas señales.

6.6 *(página 150)*

9 Citar evidencias que sustenten la larga historia evolutiva de las moléculas de señalización celular.

- Las moléculas importantes en la señalización celular primero evolucionaron en procariotas. Las proteínas G, proteínas quinasa y las fosfatasas han sido altamente conservadas y son parte de la mayoría de las rutas de señalización.

EVALÚE SU COMPRENSIÓN

1. Durante la transducción de señal (a) la célula convierte una señal extracelular a una señal intracelular que origina un cambio en algún proceso celular (b) una molécula de señalización activa o reprime a varios genes (c) cada enzima cataliza la producción de una molécula de producto (d) la retransmisión de la señal se regula mediante la regulación de paracrina (e) la señal se termina vía prostaglandinas

2. En la regulación de paracrina (a) las glándulas endocrinas liberan hormonas que son transportadas por la sangre (b) las señales eléctricas son transmitidas (c) los neurotransmisores señalizan factores de crecimiento (d) las prostaglandinas terminan las señales durante la transducción de señal (e) un receptor local señaliza a células cercanas

3. Cuando una molécula de señalización se une con un receptor (a) las proteínas G son desactivadas (b) se activa un tercer mensajero (c) se finaliza la señalización celular (d) se activa la señalización celular (e) el receptor es activado

4. Los receptores acoplados a proteínas G (a) desactivan proteínas G (b) activan primeros mensajeros (c) consisten en 18 hélices alfa transmembrana (d) tienen una cola que se extiende en el citosol y un sitio de unión para una proteína G (e) están localizados en el citoplasma o en el núcleo

5. Un receptor asociado a enzima (a) es una proteína membrana integral (b) no sería encontrado en superficies celulares vegetales (c) forma un dímero con otro receptor asociado a enzima cuando un ligando se une a éste (d) usualmente es una molécula de adenilil ciclasa (e) normalmente activa canales iónicos

6. Las proteínas G (a) transmiten un mensaje de un receptor activado hacia una enzima que activa a un segundo mensajero (b) son moléculas de GTP (c) terminan la señalización celular (d) directamente activan proteínas quinasa (e) funcionan como primeros mensajeros

7. ¿Cuál es la secuencia correcta? 1. proteína quinasa activada 2. adenilil ciclasa activado 3. AMPc producido 4. proteínas fosforiladas 5. proteína G activada (a) 1, 2, 3, 5, 4 (b) 5, 3, 2, 1, 4 (c) 5, 2, 3, 4, 1 (d) 5, 2, 3, 1, 4 (e) 2 , 3, 1, 4, 5

8. ¿Cuál es la secuencia correcta? 1. fosfolipasa activada 2. proteína G activada 3. rompimiento de PIP_2 4. proteínas fosforiladas 5. DAG producido (a) 1, 2, 5, 3, 4 (b) 2, 1, 3, 5, 4 (c) 4, 2, 3, 1, 5 (d) 5, 2, 3, 1, 4 (e) 2, 3, 5, 4, 1

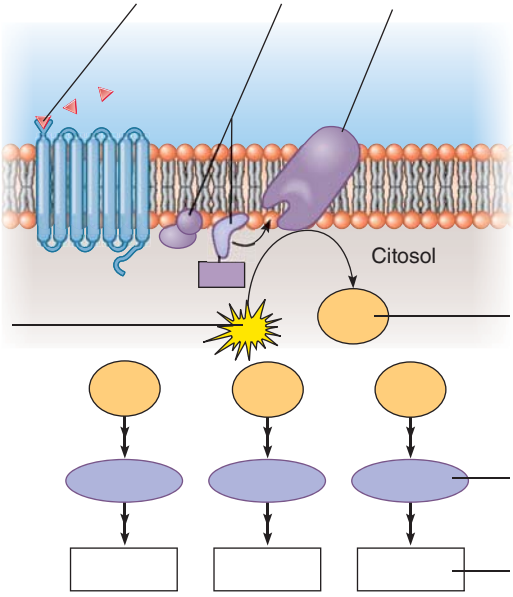
9. Los iones de calcio (a) pueden actuar como segundos mensajeros (b) dividen la calmodulina (c) se mantienen en más alta concentración en el citosol que en el fluido extracelular (d) son producidos en el RE mediante proteínas quinasa y proteínas fosfatasas (e) usualmente terminan las cascadas de señalización

10. Cuando la hormona del crecimiento se une a un receptor asociado a enzima (a) las proteínas G forman una cascada de moléculas y son fosforiladas (b) la parte enzimática del receptor es desfosforilada (c) el receptor es activado y fosforiliza las proteínas de señalización en la célula (d) es abierto un canal iónico (e) de inmediato se envía una señal al núcleo y genes específicos son activados o inhibidos

11. Las proteínas de andamiaje (a) liberan quinasas y fosfatasas en el fluido extracelular (b) aumentan la probabilidad de que una enzima se pueda utilizar en diferentes rutas (c) aumentan la exactitud pero hacen lentas las cascadas de señalización (d) organizan grupos de moléculas de señalización intracelulares en estructuras de señalización (e) son factores de transcripción encontrados principalmente en células vegetales

12. Cada molécula de adenilil ciclasa produce muchas moléculas de AMPc. Esto es un ejemplo de (a) regulación creciente de receptor (b) regulación por incremento del receptor (c) amplificación de señal (d) andamiaje (e) similitudes producidas por la evolución

13. En el diagrama marque las siguientes estructuras: primer mensajero, proteína G, ATP, AMPc (segundo mensajero), proteína, respuesta celular. (Vea la figura 6-7 para verificar las respuestas)



PENSAMIENTO CRÍTICO

1. En muchos casos, la ruta de la molécula de señalización para finalizar la respuesta en la célula implica complejas cascadas de señalización. Dé un ejemplo de un complejo sistema de señalización, y explique por qué la complejidad puede ser ventajosa.

2. En el genoma humano se han identificado más de 500 genes que codifican para proteínas quinasa. ¿Qué implica esto respecto a las proteínas quinasa? Explique su respuesta.

3. **VINCULO CON LA EVOLUCIÓN.** La señalización celular en células vegetales y animales es similar en algunos aspectos pero diferente en otros. Ofrezca una o más hipótesis para esas similitudes y diferencias, y cite ejemplos específicos.

4. **VINCULO CON LA EVOLUCIÓN.** Algunos de los mismos receptores acoplados a proteínas G y rutas de transducción de señal se han encontrado en plantas y animales, identificándolos en hongos y algas. ¿Esto qué sugiere respecto a la evolución de esas moléculas? ¿Qué sugiere sobre esas moléculas y rutas?

5. **CIENCIA, TECNOLOGÍA Y SOCIEDAD.** Se han asociado proteínas Ras mutantes con muchos tipos de cáncer humano. Cientos de millones de dólares se han requerido para la investigación básica y el desarrollo de cada nuevo fármaco. Como ciudadano, ¿está dispuesto a apoyar el financiamiento para el desarrollo de nuevos medicamentos para tratar el cáncer mediante la investigación patrocinada por el gobierno? ¿Por qué sí y por qué no? Si la respuesta es no, ¿qué alternativas propone?

CENGAGENOW™ **Preguntas adicionales están disponibles en CengageNOW en www.cengage.com/login.**

7 Energía y metabolismo

Karen Sw/Corbis

Panda gigante (*Ailuropoda melanoleuca*). La energía química producida mediante fotosíntesis y almacenada en las hojas del bambú se transfiere al panda cuando las come.

CONCEPTOS CLAVE

7.1 Energía, la capacidad para realizar trabajo, puede ser energía cinética (energía de movimiento) o energía potencial (energía debida a la posición o al estado).

7.2 La energía no puede crearse o destruirse (primera ley de la termodinámica), pero la cantidad total de energía disponible para efectuar trabajo en un sistema cerrado disminuye con el tiempo (segunda ley de la termodinámica). Los organismos cumplen las leyes de la termodinámica porque, como sistemas abiertos, éstos utilizan la energía que obtienen para realizar trabajo.

7.3 En las células, los procesos que liberan energía (exergónicos) y los procesos que requieren energía (endergónicos) son una unidad.

7.4 El ATP desempeña un papel central en el metabolismo energético celular porque conecta a las reacciones exergónicas y endergónicas. El ATP transfiere energía al mover un grupo fosfato.

7.5 La transferencia de electrones en reacciones redox es otra forma en que las células transfieren energía.

7.6 Como catalizadores biológicos, las enzimas aumentan la rapidez de reacciones químicas específicas. La actividad de una enzima está influenciada por la temperatura, el pH, la presencia de cofactores, e inhibidores y(o) activadores.

Todos los seres vivos requieren energía para realizar los procesos vitales. Puede parecer obvio que las células necesiten energía para crecer y reproducirse, pero aún células que no crecen requieren energía para mantenerse a sí mismas. Las células tienen muchas formas de obtener energía, pero raramente esa energía se utiliza directamente en los procesos celulares. Por esta razón, las células tienen mecanismos que convierten energía de una forma a otra. La organización del sistema celular provee la información que hace posible esas transformaciones energéticas. Como la mayoría de mecanismos de conversión de energía evolucionaron muy temprano en la historia de la vida, entonces muchos aspectos del metabolismo energético tienden a ser similares en un amplio rango de organismos.

El Sol es la fuente final de casi toda la energía que sostiene a la vida; esta *energía radiante* fluye del Sol como ondas electromagnéticas. Las plantas y otros organismos fotosintéticos capturan alrededor del 0.02% de la energía solar que llega a la Tierra. Como se analiza en el capítulo 9, los organismos fotosintéticos convierten energía radiante en *energía química* en los enlaces de moléculas orgánicas. Esta energía química queda disponible para las plantas, animales como el panda gigante que se muestra en la fotografía, y otros organismos a través del proceso de respiración celular. En la respiración celular, que se analiza en el capítulo 8, las moléculas orgánicas se degradan y su energía se convierte en formas de uso más inmediato.

En este capítulo se estudian algunos de los principios básicos que determinan cómo las células capturan, transfieren, almacenan y utilizan la energía. Se analizan las funciones del trifosfato de adenosina (ATP) y otras moléculas empleadas en conversiones de energía, incluyendo aquellas que transfieren electrones en reacciones de reducción-oxidación (redox). También se dedica atención particular a la función esencial de las enzimas en la dinámica energética celular. En el capítulo 55 se analiza el flujo de energía en ecosistemas.

7.1 TRABAJO BIOLÓGICO

OBJETIVOS DE APRENDIZAJE

1 Definir *energía*, enfatizando cómo se relaciona con el trabajo y el calor.
2 Dar ejemplos para comparar la energía potencial con la energía cinética.

Energía, uno de los conceptos más importantes en biología, puede comprenderse en el contexto de **materia**, que es todo lo que tiene masa y ocupa un espacio. La **energía** se define como la capacidad para hacer trabajo, que es cualquier cambio de estado o de movimiento de la materia. Técnicamente, la masa es una forma de energía, que es la base de la energía generada por el Sol y otras estrellas. En el Sol, más de 4 mil millones de kilogramos de materia se convierten en energía cada segundo.

En general, los biólogos expresan la energía en unidades de trabajo, **kilojoules (kJ)**. También se pueden expresar en unidades de *energía calorífica*, **kilocalorías (kcal)**, la energía térmica que fluye de un objeto con mayor temperatura a un objeto con menor temperatura. Una kilocaloría es igual a 4.184 kJ. La energía calorífica no puede realizar trabajo celular porque una célula es tan pequeña que tiene regiones que difieren en temperatura. Por esa razón, actualmente la unidad más preferida por los biólogos es el kilojoule. Sin embargo, en este libro se utilizarán ambas unidades porque en la literatura científica son comunes las referencias a las kilocalorías.

Los organismos realizan conversiones entre energía potencial y energía cinética

Cuando un arquero tensa un arco y dispara, la **energía cinética**, energía de movimiento es utilizada para efectuar este trabajo (**FIGURA 7-1**). La tensión resultante en el arco y en la cuerda representa la energía almacenada o potencial. La **energía potencial** es la capacidad para realizar trabajo como consecuencia de la posición o del estado. Cuando la cuerda es liberada, esta energía potencial se convierte en energía cinética en el movimiento del arco, que a su vez impulsa la flecha.

La mayoría de las acciones de un organismo implican una serie de transformaciones energéticas que ocurren conforme la energía cinética se convierte en energía potencial o viceversa. La **energía química**, que es la energía potencial almacenada en los enlaces químicos, es de particular importancia para los organismos. En este ejemplo, la energía química de las moléculas alimenticias se convierte en energía cinética en las células musculares del arquero. La contracción de sus músculos, al igual que muchas de las actividades efectuadas por un organismo, es un ejemplo de *energía mecánica*, que realiza trabajo al mover la materia.

Repaso

- Cuando usted ejerce tensión sobre un resorte y después lo suelta. ¿Cómo se relacionan estas acciones con el trabajo, la energía potencial y la energía cinética?

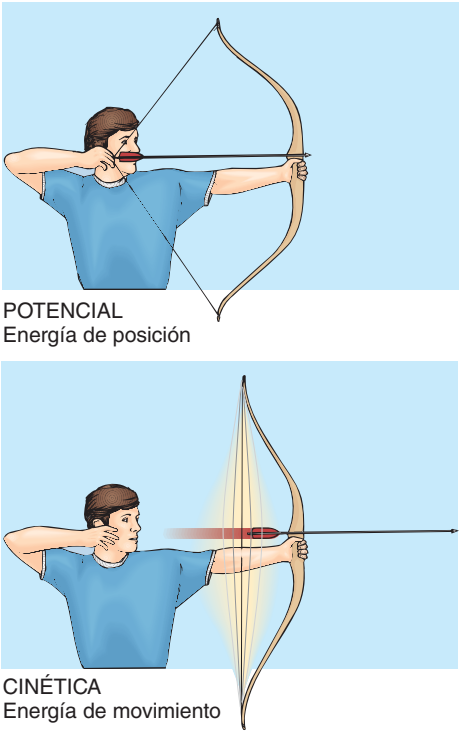


FIGURA 7-1 Energía potencial y energía cinética
La energía química potencial liberada mediante la respiración celular se convierte en energía cinética en los músculos, que hacen el trabajo de estirar el arco. La energía potencial almacenada en el arco estirado se transforma en energía cinética conforme la cuerda impulsa la flecha hacia su objetivo.

7.2 LAS LEYES DE LA TERMODINÁMICA

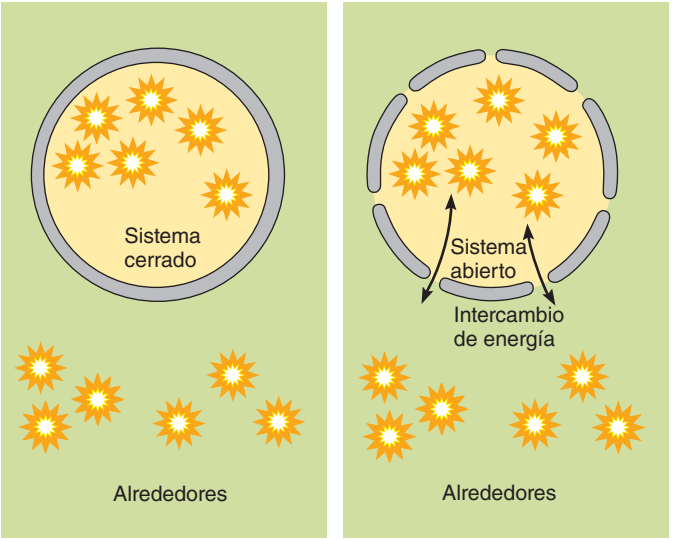
OBJETIVO DE APRENDIZAJE

3 Establecer la primera y segunda leyes de la termodinámica, y analizar las implicaciones de esas leyes en relación con los organismos.

La **termodinámica**, el estudio de la energía y sus transformaciones, gobierna todas las actividades del universo, desde la vida y muerte de células hasta la vida y muerte de estrellas. En el contexto de la termodinámica, los científicos utilizan el término *sistema* para referirse al objeto bajo estudio, sea una célula, un organismo, o el planeta Tierra. El resto del universo externo al sistema bajo análisis constituye sus *alrededores*. Un **sistema cerrado** no intercambia energía con sus alrededores, mientras que un **sistema abierto** sí puede hacerlo (**FIGURA 7-2**). Los sistemas biológicos son sistemas abiertos. Existen dos leyes de energía que se aplican a todas las cosas en el universo: la primera y segunda leyes de la termodinámica.

La energía total en el universo no cambia

De acuerdo con la **primera ley de la termodinámica**, la energía no se puede crear o destruir, aunque se puede transferir o convertir de una forma a otra, incluyendo las conversiones entre materia y energía. Hasta donde se sabe, la masa-energía total presente en la formación del universo, hace casi 14 mil millones de años, es igual a la cantidad de energía



(a) Un sistema cerrado no intercambia energía con sus alrededores.

(b) Un sistema abierto intercambia energía con sus alrededores.

FIGURA 7-2 Sistemas cerrados y abiertos

actual en el universo. Ésta es toda la energía que puede estar presente en el universo. De igual forma , la energía de cualquier sistema más la de sus alrededores es constante. Un sistema puede absorber energía de sus alrededores, o puede dar a éstos alguna energía, pero siempre es el mismo contenido de energía total de ese sistema más sus alrededores.

Como se especifica con la primera ley de la termodinámica, los organismos no pueden crear la energía que requieren para vivir. Entonces, éstos deben capturar energía del ambiente y convertirla a una forma que se pueda utilizar para trabajo biológico.

La entropía del universo es creciente

La **segunda ley de la termodinámica** establece que cuando la energía se convierte de una forma a otra, alguna energía utilizable, es decir, energía disponible para efectuar trabajo, se convierte en calor que se dispersa en los alrededores (vea la figura 55-1 para una ilustración del flujo de energía a través de un ecosistema). Como aprendió en el capítulo 2, el **calor** es la energía cinética de partículas en movimiento aleatorio. A diferencia de la *energía calorífica*, que fluye de un objeto de mayor temperatura a otro con menor temperatura, este movimiento aleatorio no puede realizar trabajo. Como resultado, en el universo disminuye la cantidad de energía utilizable para efectuar trabajo.

Es importante entender que la segunda ley de la termodinámica es consistente con la primera ley; es decir, en el universo *no* está disminuyendo la cantidad total de energía. Sin embargo, en el universo sí está disminuyendo la cantidad total de energía utilizable o disponible para efectuar trabajo.

La energía en forma menos utilizable es más difusa, o desorganizada. La **entropía** (S) es una medida de este desorden, o aleatoriedad; la energía utilizable tiene baja entropía, está organizada, mientras que la energía desorganizada, como el calor, tiene alta entropía.

En el universo la entropía se está incrementando en forma continua en todos los procesos naturales. Quizás en algún momento, dentro de mil millones de años, toda la energía existirá como calor uniformemente distribuido a través del universo. Si eso pasa, entonces el universo dejará de operar porque no será posible realizar ningún trabajo. Todo estará a la misma temperatura, así que no habrá manera de convertir energía térmica del universo en energía mecánica utilizable.

Como consecuencia de la segunda ley de la termodinámica, ningún proceso que requiera una conversión de energía es 100% eficiente ya que mucha energía es dispersada como calor, incrementando la entropía. Por ejemplo, el motor de un automóvil, que convierte la energía química de la gasolina en energía mecánica, tiene una eficiencia entre el 20% y 30%. Así, sólo del 20% al 30% de la energía original almacenada en los enlaces químicos de las moléculas de gasolina realmente se transforma en energía mecánica; el otro del 70% al 80% se disipa como desecho calórico. La energía empleada en nuestras células tiene un 40% de eficiencia y cede la energía restante en forma de calor a los alrededores.

Los organismos tienen un alto grado de organización, y a primera vista puede parecer que no cumplen la segunda ley de la termodinámica. Conforme los organismos crecen y se desarrollan, mantienen un elevado nivel de orden y no parecen irse desorganizando. Sin embargo, los organismos son sistemas abiertos; conforme pasa el tiempo sostienen su nivel de orden sólo con la constante entrada de energía de sus alrededores. Por esto las plantas deben realizar la fotosíntesis y los animales deben comer. Aunque, dentro de los organismos, el orden puede tender a incrementarse temporalmente, la entropía total del universo (organismos más alrededores) siempre aumenta con el tiempo.

Repaso

- ¿Cuál es la primera ley de la termodinámica? ¿La segunda ley?
- Algunas veces la vida se describe como una batalla constante contra la segunda ley de la termodinámica. ¿Qué hacen los organismos para triunfar en esta batalla sin violar la segunda ley?

7.3 ENERGÍA Y METABOLISMO

OBJETIVOS DE APRENDIZAJE

4 Analizar cómo los cambios de energía libre en una reacción están relacionados con los cambios en entropía y entalpía.

5 Distinguir entre reacciones exergónicas y endergónicas, y ejemplificar cómo se pueden acoplar.

6 Comparar la dinámica energética de una reacción en equilibrio con la dinámica de una reacción fuera del sistema en equilibrio.

Las reacciones químicas que le permiten a un organismo realizar sus actividades, crecer, moverse, mantenerse y repararse a sí mismo; reproducirse; y responder a estímulos, constituyen su metabolismo. Del capítulo 1 recuerde que el **metabolismo** es la suma de todas las actividades químicas que ocurren en un organismo. El metabolismo de un organismo consiste en muchas series de reacciones químicas, o rutas metabólicas que se cruzan. El anabolismo y el catabolismo son las dos principales rutas del metabolismo. El **anabolismo** incluye las diversas rutas en las que se sintetizan moléculas complejas a partir de sustancias más simples, como la unión de aminoácidos para formar proteínas. El **catabolismo** incluye las rutas en las que grandes moléculas se dividen en moléculas más pequeñas, como en la degradación de almidón para formar monosacáridos.

Como se verá, esos cambios no sólo implican alteraciones en la organización atómica sino que también en varias transformaciones energéticas. El catabolismo y el anabolismo son procesos complementarios; las rutas catabólicas implican una total liberación de energía, algunas de las cuales alimentan rutas anabólicas, que tienen un requerimiento energético total. En las siguientes secciones, se analiza cómo predecir si una reacción química particular necesita energía o la libera.

La entalpía es la energía potencial total de un sistema

En el curso de cualquier reacción química, incluyendo las reacciones metabólicas de una célula, los enlaces químicos se rompen y entonces se pueden formar nuevos y diferentes enlaces. Cada tipo específico de enlace químico tiene una cierta cantidad de *energía de enlace*, definida como la energía requerida para romper dicho enlace. La energía de enlace total, equivale en esencia a la energía potencial total del sistema, cantidad conocida como **entalpía (*H*)**.

La energía libre está disponible para realizar trabajo celular

La entropía y la entalpía están relacionadas con un tercer tipo de energía, llamada **energía libre (*G*)**, que es la cantidad de energía disponible para efectuar trabajo bajo las condiciones de una reacción química. (*G*, también conocida como "energía libre de Gibbs", en honor a J. W. Gibbs, profesor de Yale y uno de los fundadores de la ciencia de la termodinámica). La energía libre, el único tipo de energía que puede realizar trabajo celular, es el tema de la termodinámica de mayor interés para un biólogo. La entalpía, la energía libre y la entropía se relacionan mediante la siguiente ecuación:

$$H = G + TS$$

en donde H es la entalpía; G es la energía libre; T es la temperatura absoluta del sistema, expresada en unidades kelvin; y S es la entropía. Sin considerar por el momento a la temperatura, la entalpía (energía total de un sistema) es igual a la energía libre (la energía utilizable) más la entropía (la energía no utilizable).

Un reordenamiento de la ecuación muestra que conforme la entropía se incrementa, entonces decrece la cantidad de energía libre:

$$G = H - TS$$

Si se supone que la entropía es cero, entonces la energía libre es simplemente igual a la energía potencial total (entalpía); un incremento en la entropía reduce la cantidad de energía libre.

¿Cuál es el significado de la temperatura (T)? Recuerde que al aumentar la temperatura, existe un incremento en el movimiento molecular aleatorio, que contribuye al desorden y multiplica el efecto del término entrópico.

Las reacciones químicas implican cambios en la energía libre

Los biólogos analizan el papel de la energía en las múltiples reacciones bioquímicas del metabolismo. No obstante que la energía libre total de un sistema (G) no se puede medir de manera efectiva, la ecuación $G = H - TS$ se puede ampliar para predecir si una reacción química particular liberará energía o requerirá de un ingreso de energía. La razón es que pueden medirse los *cambios* en la energía libre. Los científicos utilizan la letra griega mayúscula delta (Δ) para denotar cualquier cambio que ocurre en el sistema entre su estado inicial antes de la reacción y su estado final posterior a la reacción. Para expresar qué ocurre, con respecto a la energía, en una reacción química, la ecuación queda:

$$\Delta G = \Delta H - T\Delta S$$

Observe que la temperatura no cambia; se conserva constante durante la reacción. Así, el cambio en la energía libre (ΔG) durante la reacción es igual al cambio en la entalpía (ΔH) menos el producto de la temperatura absoluta (T) en unidades kelvin multiplicada por el cambio en la entropía (ΔS). Los científicos expresan a ΔG y ΔH en kilojoules o kilocalorías por mol; e indican ΔS en kilojoules o kilocalorías por kelvin.

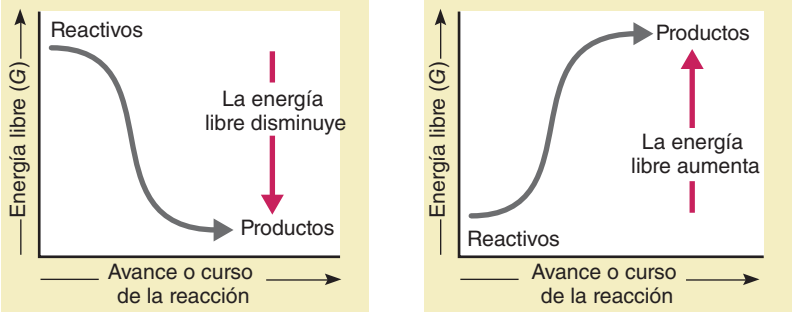
La energía libre disminuye durante una reacción exergónica

Una **reacción exergónica** libera energía y se dice que es una reacción espontánea o una "reacción cuesta abajo", de alta energía libre a más baja (**FIGURA 7-3a**). Como la energía libre total en su estado final es menor que la energía libre total en su estado inicial, entonces ΔG es un número negativo para reacciones exergónicas.

El término *espontánea* puede dar la falsa impresión de que tales reacciones siempre son instantáneas. En efecto, las reacciones espontáneas no necesariamente ocurren con rapidez; algunas son en extremo lentas. La razón es que se requiere energía, conocida como *energía de activación*, para iniciar toda reacción, aun en una reacción espontánea. Más adelante, en este capítulo, se analiza la energía de activación.

La energía libre se incrementa durante una reacción endergónica

Una **reacción endergónica** es una reacción en la que existe ganancia de energía libre (**FIGURA 7-3b**). Como la energía libre de los productos es mayor que la energía libre de los reactivos, entonces ΔG tiene un valor positivo. Esta reacción no puede ocurrir aisladamente. Más bien, debe suceder de manera que la energía pueda ser obtenida de los alrededores.



(a) En una reacción exergónica, existe una pérdida neta de energía libre. Los productos tienen menos energía libre que la presente en los reactivos, y la reacción ocurre espontáneamente.

(b) En una reacción endergónica, existe una ganancia neta de energía libre. Los productos tienen más energía libre que la que estaba presente en los reactivos.

FIGURA 7-3 ***Animada*** **Reacciones exergónicas y endergónicas**

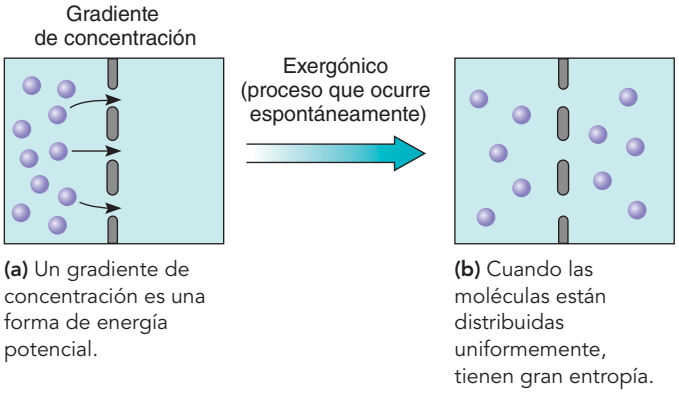


FIGURA 7-4 **Entropía y difusión**
La tendencia al aumento de la entropía se puede emplear para realizar trabajo, en este caso, difusión.

De hecho, en las células hay muchas reacciones que requieren energía, y como se verá, los mecanismos metabólicos han evolucionado para aportar la energía que "impulsa" estas reacciones celulares no espontáneas en una dirección dada.

La difusión es un proceso exergónico

En el capítulo 5, se vio que las partículas que se mueven aleatoriamente se difunden disminuyendo su propio gradiente de concentración (**FIGURA 7-4**). No obstante que los movimientos de las partículas individuales son aleatorios, el movimiento neto del grupo de partículas parece ser direccional. ¿Qué proporciona energía a este proceso aparentemente direccional? Un **gradiente de concentración**, con una región de alta concentración y otra región de más baja concentración, es un estado ordenado. Una célula debe gastar energía para producir un gradiente de concentración. Como el trabajo es realizado para producir este orden, entonces un gradiente de concentración es una forma de energía potencial. Conforme las partículas se mueven aleatoriamente, el gradiente se degrada. Así, la energía libre disminuye al aumentar la entropía.

En la respiración celular y en la fotosíntesis, la energía potencial almacenada en un gradiente de concentración de iones de hidrógeno (H^+) es transformada en energía química en trifosfato de adenosina (ATP) conforme los iones de hidrógeno atraviesan la membrana disminuyendo su gradiente de concentración. Este importante concepto, conocido como *quimiosmosis*, se analiza en detalle en los capítulos 8 y 9.

Los cambios en la energía libre dependen de la concentración de reactivos y productos

De acuerdo con la segunda ley de la termodinámica, cualquier proceso que incrementa la entropía puede realizar trabajo. Como ya se ha analizado, las diferencias en la concentración de una sustancia, como ocurre entre dos partes distintas de una célula, representan un estado más ordenado que cuando la sustancia se difunde homogéneamente a través de la célula. Los cambios de la energía libre en cualquier reacción química dependen principalmente de la diferencia en las energías de enlace (entalpía, H) entre los reactivos y los productos. La energía libre también depende de las *concentraciones* tanto de los productos como de los reactivos.

En la mayoría de las reacciones bioquímicas existe poca diferencia de energía libre intrínseca entre reactivos y productos. Estas reacciones son reversibles, lo que se indica dibujando flechas dobles:

$$A \rightleftharpoons B$$

Al inicio de una reacción, sólo pueden estar presentes las moléculas de los reactivos (A). Conforme la reacción procede, disminuye la concentración de las moléculas de los reactivos y aumenta la concentración de las moléculas del producto (B). Conforme aumenta la concentración de las moléculas del producto, éstas pueden tener suficiente energía libre para iniciar la reacción inversa. Así la reacción se efectúa en ambas direcciones en forma simultánea; si no es perturbada, finalmente alcanza un estado de **equilibrio dinámico**, en el que la rapidez de la reacción es igual en las dos direcciones. En equilibrio no existe cambio neto en el sistema; una reacción balancea a la reacción contraria.

A temperatura y presión dadas, cada reacción tiene su propio equilibrio característico. Para cualquier reacción dada, los químicos pueden realizar experimentos y cálculos para determinar las concentraciones relativas de los reactivos y productos presentes en la reacción en equilibrio. Si los reactivos tienen mucha mayor energía libre intrínseca que los productos, la reacción prácticamente se realiza por completo; es decir, alcanza el equilibrio en un punto en donde la mayor parte de los reactivos se han convertido a productos. En las reacciones donde los reactivos tienen mucho menos energía libre intrínseca que los productos, el equilibrio se logra en un punto donde muy pocas de las moléculas de los reactivos se han convertido en productos.

Si se incrementa la concentración inicial de A, entonces la reacción "se desplazará a la derecha", y más moléculas A se convertirán en moléculas B. Un efecto similar se obtiene si éstas se eliminan de la mezcla reactiva. La reacción siempre se desplaza en la dirección que reinstala el equilibrio para restaurar las proporciones de reactivos y productos característicos de esa reacción. El efecto opuesto ocurre si se aumenta la concentración de moléculas B o si las moléculas A son eliminadas; aquí el sistema se "desplaza a la izquierda". El cambio de energía libre real que ocurre durante una reacción está definida matemáticamente para incluir esos efectos, que proceden de las concentraciones iniciales relativas de reactivos y productos. Las células utilizan energía para manipular las concentraciones relativas de reactivos y productos de casi toda reacción. En general, las reacciones celulares rara vez están en equilibrio. Al desplazar sus reacciones lejos del equilibrio, las células proporcionan energía a reacciones endergónicas y dirigen su metabolismo de acuerdo con sus necesidades.

Las células impulsan reacciones endergónicas acoplándolas a reacciones exergónicas

Muchas reacciones metabólicas, como la síntesis de proteína, son anabólicas y endergónicas. Ya que una reacción endergónica no puede ocurrir sin el ingreso de energía, entonces las reacciones endergónicas están acopladas a reacciones exergónicas. En las **reacciones acopladas**, la reacción exergónica termodinámicamente favorable proporciona la energía requerida para manejar la reacción endergónica, termodinámicamente desfavorable. La reacción endergónica sólo procede si absorbe la energía libre cedida por la reacción exergónica a la que está acoplada.

Considere el cambio de energía libre, ΔG, en la siguiente reacción:

$$(1)\ A \longrightarrow B \qquad \Delta G = +20.9\ \text{kJ/mol}\ (+5\ \text{kcal/mol})$$

Ya que ΔG tiene un valor positivo, entonces el producto de esta reacción tiene más energía libre que el reactivo. Esta es una reacción endergónica, que no es espontánea y que no ocurre sin una fuente de energía.

En contraste, considere la siguiente reacción:

$$(2)\ C \longrightarrow D \qquad \Delta G = -33.5\ \text{kJ/mol}\ (-8\ \text{kcal/mol})$$

El valor negativo de ΔG indica que la energía libre del reactivo es mayor que la energía libre del producto. Esta reacción exergónica procede espontáneamente.

Las reacciones 1 y 2 se pueden resumir como sigue:

$$\begin{array}{ll} (1)\ A \longrightarrow B & \Delta G = +20.9\ \text{kJ/mol}\ (+5\ \text{kcal/mol}) \\ (2)\ C \longrightarrow D & \Delta G = -33.5\ \text{kJ/mol}\ (-8\ \text{kcal/mol}) \\ \hline \text{Total} & \Delta G = -12.6\ \text{kJ/mol}\ (-3\ \text{kcal/mol}) \end{array}$$

La termodinámica considera los cambios globales en esas dos reacciones, que muestran un valor neto negativo de ΔG, las dos reacciones tomadas conjuntamente son exergónicas.

El hecho que los científicos puedan escribir reacciones de esta manera es útil, pero esto no significa que una reacción exergónica misteriosamente transfiera energía a una reacción endergónica "espectadora". Sin embargo, esas reacciones se acoplan si sus rutas se alteran de modo que un intermediario común las enlace. Las reacciones 1 y 2 se podrían acoplar mediante un intermediario (I) de la siguiente forma:

$$\begin{array}{ll} (3)\ A + C \longrightarrow I & \Delta G = -8.4\ \text{kJ/mol}\ (-2\ \text{kcal/mol}) \\ (4)\ I \longrightarrow B + D & \Delta G = -4.2\ \text{kJ/mol}\ (-1\ \text{kcal/mol}) \\ \hline \text{Total} & \Delta G = -12.6\ \text{kJ/mol}\ (-3\ \text{kcal/mol}) \end{array}$$

Observe que las reacciones 3 y 4 son secuenciales. Así, las rutas de reacción han cambiado, pero globalmente los reactivos (A y C) y los productos (B y D) son los mismos, y el cambio de energía libre es idéntico.

En general, para cada reacción endergónica que ocurre en una célula viva existe una reacción exergónica acoplada para impulsarla. Es frecuente que la reacción exergónica implique la degradación de ATP. Ahora se examinarán ejemplos específicos del papel del ATP en el acoplamiento energético.

Repaso

- Considere el cambio de energía libre en una reacción en donde la entalpía disminuye y la entropía aumenta. ¿ΔG es cero, tiene un valor positivo o negativo? ¿La reacción es endergónica o exergónica?
- ¿Por qué una reacción en equilibrio no puede hacer trabajo?

7.4 ATP, LA MONEDA ENERGÉTICA DE LA CÉLULA

OBJETIVO DE APRENDIZAJE

7 Explicar cómo la estructura química del ATP le permite transferir un grupo fosfato, y analizar el papel central del ATP en el metabolismo energético global de la célula.

En todas las células vivas, la energía está temporalmente almacenada dentro de un conocido compuesto químico llamado **trifosfato de adenosina (ATP)**, que conserva la energía disponible durante muy cortos períodos. Al ATP se le puede considerar la moneda energética de la célula. Cuando se trabaja para ganar dinero, se podría decir que esta energía está simbólicamente almacenada en el dinero ganado. La energía que la célula requiere para uso inmediato está temporalmente guardada en el ATP, como si fuera dinero en efectivo. Cuando usted gana dinero extra, una parte de éste la puede depositar en el banco; de manera similar, una célula puede depositar energía en los enlaces químicos de lípidos, almidones, o glucógeno. Además, al igual que usted no gasta más dinero que el que gana, así la célula debe evitar la quiebra energética, que significaría su muerte. Por último, al igual que usted, el dinero que obtiene no lo guarda por mucho tiempo, la célula gasta continuamente su ATP, que debe reemplazarse de inmediato.

El ATP es un nucleótido que consiste en tres partes principales: adenina, una base orgánica que contiene nitrógeno; ribosa, un azúcar de cinco carbonos; y tres grupos fosfato, identificables como átomos de fósforo rodeados por átomos de oxígeno (**FIGURA 7-5**). Observe que los

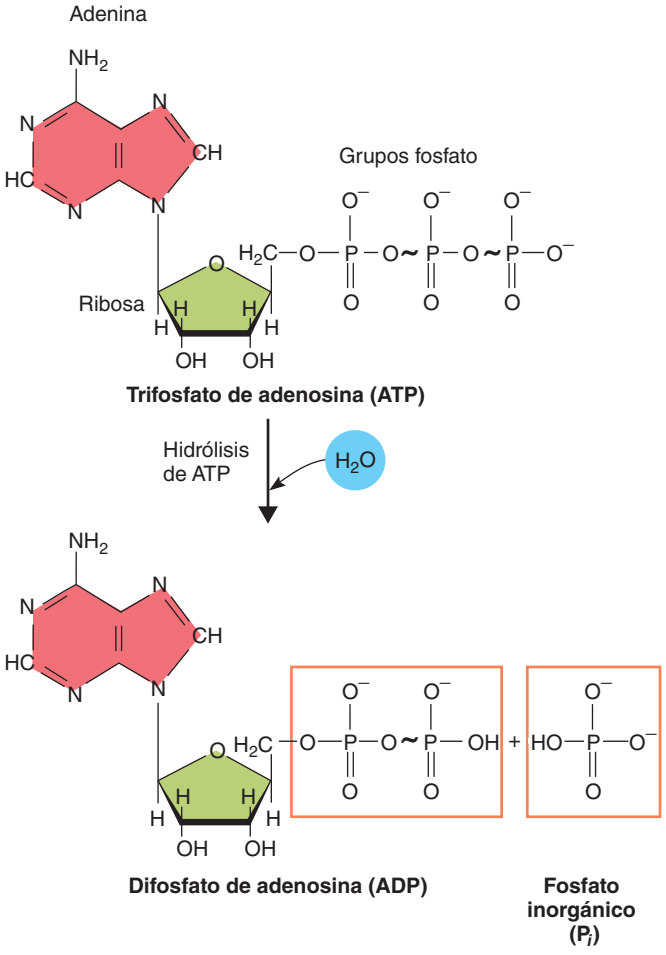


FIGURA 7-5 *Animada* ATP y ADP

ATP, la moneda energética de todas las cosas vivas, consiste en adenina, ribosa, y de tres grupos fosfato. La hidrólisis del ATP, una reacción exergónica, produce ADP y fosfato inorgánico. (Las líneas negras onduladas indican enlaces inestables. Estos enlaces permiten que los fosfatos sean transferidos a otras moléculas, haciéndolas más reactivas).

grupos fosfato se unen en el extremo de la molécula en una serie, semejante a tres vagones detrás de una locomotora y como los vagones de un tren, se pueden pegar y despegar.

El ATP cede energía mediante la transferencia de un grupo fosfato

Cuando el fosfato terminal se elimina del ATP, la molécula restante es difosfato de adenosina (ADP) (vea la figura 7-5). Si el grupo fosfato no se transfiere a otra molécula, se libera como fosfato inorgánico (P_i). Ésta es una reacción exergónica con un valor negativo de G relativamente grande. (Son diversos los cálculos de la energía libre de la hidrólisis del ATP, pero varían entre −28 y −37 kJ/mol, o de −6.8 a −8.7 kcal/mol).

$$(5)\ \text{ATP} + \text{H}_2\text{O} \longrightarrow \text{ADP} + \text{P}_i \qquad \Delta G = -32\ \text{kJ/mol (o } -7.6\ \text{kcal/mol)}$$

La reacción 5 se puede acoplar a reacciones endergónicas en las células. Considere la siguiente reacción endergónica, en la cual dos monosacáridos, glucosa y fructosa, forman la sacarosa disacárida.

$$(6)\ \text{glucosa} + \text{fructosa} \longrightarrow \text{sacarosa} + \text{H}_2\text{O} \qquad \Delta G = +27\ \text{kJ/mol (o } +6.5\ \text{kcal/mol)}$$

Con un cambio de energía libre de −32 kJ/mol (−7.6 kcal/mol), la hidrólisis del ATP en la reacción 5 puede impulsar la reacción 6, pero sólo si las reacciones están acopladas mediante un intermediario común.

La siguiente serie de reacciones es una versión simplificada de una ruta alternativa utilizada por algunas bacterias:

$$(7)\ \text{glucosa} + \text{ATP} \longrightarrow \text{glucosa-P} + \text{ADP}$$

$$(8)\ \text{glucosa-P} + \text{fructosa} \longrightarrow \text{sacarosa} + \text{P}_i$$

Del capítulo 6, recuerde que una **reacción de fosforilación** es una en la que un grupo fosfato se transfiere a algún otro compuesto. En la reacción 7 la glucosa es fosforilada para formar fosfato de glucosa (glucosa-P), el intermediario que encadena a las dos reacciones. La glucosa-P, que corresponde a I en las reacciones 3 y 4, reacciona exergónicamente con fructosa para formar sacarosa. Para que la energía de enlace trabaje de esta manera, las reacciones 7 y 8 deben ocurrir en secuencia. Es conveniente resumir las reacciones:

$$(9)\ \text{glucosa} + \text{fructosa} + \text{ATP} \longrightarrow \text{sacarosa} + \text{ADP} + \text{P}_i \qquad \Delta G = -5\ \text{kJ/mol (}-1.2\ \text{kcal/mol)}$$

Cuando usted encuentra una ecuación escrita en esta forma, recuerde que ésta es realmente el resumen de una serie de reacciones y que algunas veces no se muestran los productos intermedios transitorios (en este caso, la glucosa-P).

El ATP acopla reacciones exergónicas y endergónicas

Se ha analizado cómo la transferencia de un grupo fosfato del ATP hacia algún otro compuesto está ligada a reacciones endergónicas celulares. Inversamente, agregando un grupo fosfato al monofosfato de adenosina, o AMP (formando ADP), o al ADP (formando ATP) requiere acoplamiento a reacciones exergónicas en la célula.

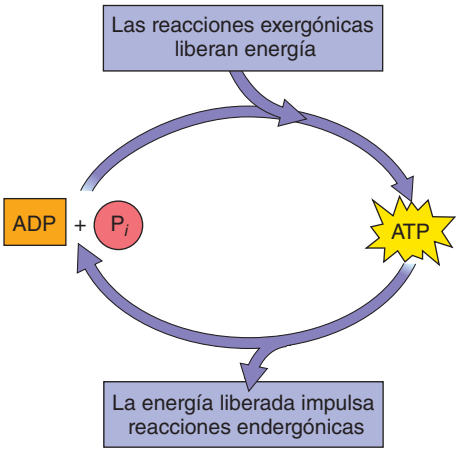


FIGURA 7-6 El ATP acopla reacciones exergónicas y endergónicas
Las reacciones exergónicas en las rutas catabólicas (*parte superior*) proporcionan energía para dirigir la formación endergónica de ATP a partir del ADP. Inversamente, la hidrólisis exergónica del ATP aporta energía a las reacciones endergónicas en rutas anabólicas (*parte inferior*).

$$\text{AMP} + \text{P}_i + \text{energía} \longrightarrow \text{ADP}$$

$$\text{ADP} + \text{P}_i + \text{energía} \longrightarrow \text{ATP}$$

Así, el ATP ocupa una posición intermedia en el metabolismo celular y es un importante enlace entre reacciones exergónicas, que en general son componentes de *rutas catabólicas*, y reacciones endergónicas, que generalmente son parte de *rutas anabólicas* (**FIGURA 7-6**).

La célula mantiene una muy alta proporción de ATP a ADP

La célula mantiene una proporción de ATP a ADP que está lejos del punto de equilibrio. El ATP se forma constantemente a partir del ADP y de fosfato inorgánico conforme los nutrientes se descomponen en la respiración celular o conforme la fotosíntesis atrapa la energía radiante de la luz solar. En cualquier momento, una célula común contiene más de 10 moléculas de ATP por cada molécula de ADP. El hecho de que la célula mantenga la concentración de ATP a tan alto nivel (respecto a la concentración de ADP) hace que su reacción de hidrólisis sea más fuertemente exergónica y más capaz de impulsar las reacciones endergónicas con las que se acopla.

Aunque la célula mantiene una elevada proporción de ATP a ADP, no puede almacenar grandes cantidades de ATP. La concentración de ATP siempre es muy baja, menos que 1 mmol/L. En efecto, los estudios sugieren que una célula bacteriana no tiene más que 1 segundo de suministro de ATP. Así, ésta emplea moléculas de ATP casi tan rápidamente como se van produciendo. Un humano adulto saludable en reposo utiliza de manera aproximada 45 kg (100 lb) de ATP cada día, pero la cantidad presente en el cuerpo en cualquier momento dado es menor que 1 g (0.035 oz). Cada segundo en cada célula, un estimado de 10 millones de moléculas de ATP son elaboradas a partir de ADP y fosfato, y un igual número de ATP transfieren sus grupos fosfato, junto con su energía, a cualquier reacción química que los requiera.

Repaso

- ¿Por qué las reacciones acopladas usualmente tienen intermediarios comunes?

- Dé un ejemplo generalizado de una reacción acoplada que implica ATP, diferenciando entre reacciones exergónicas y endergónicas.
- ¿Por qué en una célula la concentración de ATP es aproximadamente 10 veces la concentración de ADP?

7.5 TRANSFERENCIA DE ENERGÍA EN REACCIONES REDOX

OBJETIVO DE APRENDIZAJE

8 Relacionar la transferencia de electrones (o átomos de hidrógeno) con la transferencia de energía.

Usted ha visto que las células transfieren energía mediante la transferencia de un grupo fosfato del ATP. La energía también se transporta por transferencia de electrones. Como se analiza en el capítulo 2, la oxidación es el proceso químico durante el que una sustancia pierde electrones, mientras que la reducción es el proceso complementario en donde una sustancia gana electrones. Ya que en las células vivas, los electrones liberados durante la reacción de oxidación no pueden existir en estado libre, entonces cada reacción de oxidación debe ser acompañada por una reacción de reducción en la cual los electrones son aceptados por otro átomo, ion, o molécula. Con frecuencia, las reacciones de oxidación y de reducción se conocen como reacciones redox porque ocurren simultáneamente. La sustancia que se oxida da energía liberando electrones, y la sustancia reducida recibe energía al ganar electrones.

Con frecuencia, las reacciones redox ocurren en una serie, conforme los electrones son transferidos de una molécula a otra. Esos electrones que se transfieren, son equivalentes a transferir energía, siendo una parte esencial de la respiración celular, de la fotosíntesis, y de muchos otros procesos químicos. Las reacciones redox, por ejemplo, liberan la energía almacenada en las moléculas alimenticias de manera que pueda sintetizarse el ATP utilizando esa energía.

La mayoría de los transportadores de electrones transfieren átomos de hidrógeno

En general, no es fácil eliminar uno o más electrones de un compuesto covalente; es mucho más sencillo eliminar un átomo completo. Por esta razón, en las células usualmente las reacciones redox implican la transferencia de un átomo de hidrógeno en lugar de un solo electrón. Un átomo de hidrógeno contiene un electrón, más un protón que no participa en la reacción de reducción-oxidación.

Cuando un electrón, ya sea solo o como parte de un átomo de hidrógeno, se elimina de un compuesto orgánico, se lleva algo de la energía almacenada en el enlace químico del que formaba parte. Ese electrón, junto con su energía, se transfiere a una molécula receptora (aceptora). Progresivamente, un electrón pierde energía libre al ser transportado de un aceptor a otro.

Una de las moléculas aceptoras más comunes en la respiración celular es la **nicotinamida adenina dinucleótido** (**NAD^+**). Cuando la NAD^+ se reduce, almacena temporalmente grandes cantidades de energía libre. A continuación se presenta una ecuación generalizada que muestra la transferencia de hidrógeno de un compuesto, que se denota por X, a la NAD^+:

$$XH_2 + NAD^+ \longrightarrow X + NADH + H^+$$

Oxidado — Reducido

Observe que la NAD^+ se reduce cuando se combina con el hidrógeno. NAD^+ es un ion con una carga neta de +1. Cuando se agregan 2 electrones y un protón, la carga se neutraliza y se produce la forma reducida del compuesto, **NADH** (**FIGURA 7-7**). (Aunque la manera correcta de

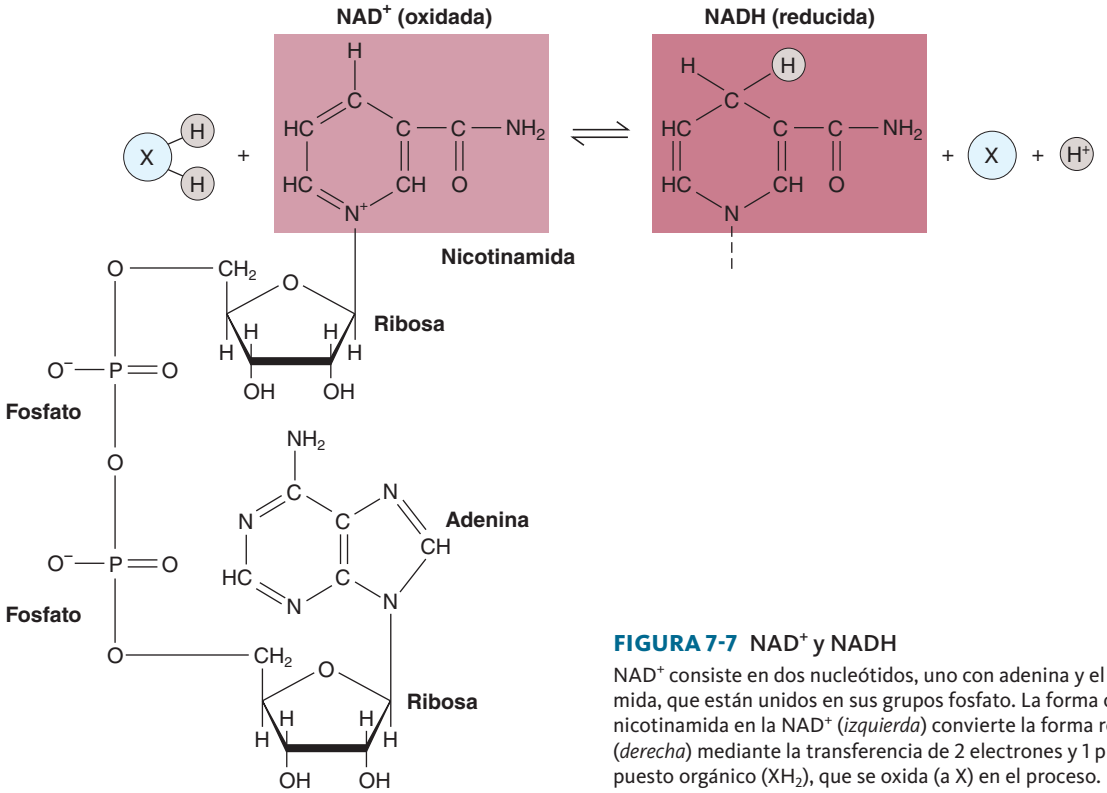


FIGURA 7-7 NAD^+ y NADH

NAD^+ consiste en dos nucleótidos, uno con adenina y el otro con nicotinamida, que están unidos en sus grupos fosfato. La forma oxidada del anillo nicotinamida en la NAD^+ (*izquierda*) convierte la forma reducida a NADH (*derecha*) mediante la transferencia de 2 electrones y 1 protón de otro compuesto orgánico (XH_2), que se oxida (a X) en el proceso.

escribir la forma reducida de la NAD^+ es $NADH + H^+$, por simplicidad en este libro se presenta la forma reducida como NADH). Parte de la energía almacenada en los enlaces que unían los átomos de hidrógeno a la molécula X se transfiere por esta reacción redox y es temporalmente conservada por la NADH. Cuando la NADH transporta electrones hacia alguna otra molécula, entonces parte de su energía también se transfiere. Por lo común, esta energía se transfiere a través de una serie de reacciones que finalmente resultan en la formación de ATP (se analiza en el capítulo 8).

El fosfato de nicotinamida adenina dinucleótido ($NADP^+$) es un aceptor de hidrógeno que es químicamente similar a la NAD^+ pero con un grupo fosfato extra. A diferencia de la NADH, la forma reducida del $NADP^+$, que se abrevia **NADPH**, no participa en la síntesis del ATP. En su lugar, los electrones del NADPH se utilizan más directamente para proporcionar energía para ciertas reacciones, incluyendo ciertas reacciones esenciales de fotosíntesis (se analiza en el capítulo 9).

Otros importantes aceptores de hidrógeno o aceptores de electrones son el FAD y los citocromos. El dinucleótido de flavina adenina (FAD) es un nucleótido que acepta átomos de hidrógeno y a sus electrones; su forma reducida es $FADH_2$. Los citocromos son proteínas que contienen hierro; el componente de hierro acepta electrones de los átomos de hidrógeno y entonces transfiere esos electrones a algún otro compuesto. Al igual que la NAD^+ y el $NADP^+$, el FAD y los citocromos son agentes de transferencia de electrones. Cada uno existe en un *estado reducido*, en el que tiene más energía libre, o en un *estado oxidado*, en donde tiene menos. Cada uno es un componente esencial de múltiples secuencias de reacciones redox celulares.

Repaso

- ¿Cuál tiene mayor energía, la forma oxidada de una sustancia o su forma reducida? ¿Por qué?

7.6 ENZIMAS

OBJETIVOS DE APRENDIZAJE

9 Explicar cómo una enzima disminuye la energía requerida para activar una reacción.

10 Describir maneras específicas en que se regulan las enzimas.

Los principios de la termodinámica ayudan a predecir si una reacción puede ocurrir, pero no dicen nada acerca de la rapidez de la reacción. La descomposición de la glucosa, por ejemplo, es una reacción exergónica, y sin embargo una solución de glucosa podría estar inalterada indefinidamente en una botella si ésta se mantiene libre de bacterias y mohos sin estar sujeta a elevadas temperaturas o a fuertes ácidos o bases. Las células no pueden esperar siglos a que se descomponga la glucosa, ni tampoco pueden emplear condiciones extremas para dividir moléculas de glucosa. Las células regulan la rapidez de las reacciones químicas mediante **enzimas**, que son **catalizadores** biológicos que aumentan la rapidez de una reacción química sin ser consumidas en la reacción. Aunque la mayoría de las enzimas son proteínas, los científicos han aprendido que algunos tipos de moléculas de ARN también tienen actividad catalítica (el ARN catalítico se analizará en el capítulo 13).

Las células requieren una liberación constante de energía, y deben regular esa liberación para satisfacer los requisitos energéticos metabólicos. En general, los procesos metabólicos proceden mediante una serie de pasos tales que una molécula puede ir a través de 20 o 30 transformaciones químicas antes de lograr algún estado final. Aún entonces, la aparentemente molécula terminada aun puede entrar a otra ruta química y quedar totalmente transformada o consumirse para liberar energía. Las cambiantes necesidades de la célula requieren un sistema de control metabólico flexible. Los directores clave de este sistema de control son las enzimas.

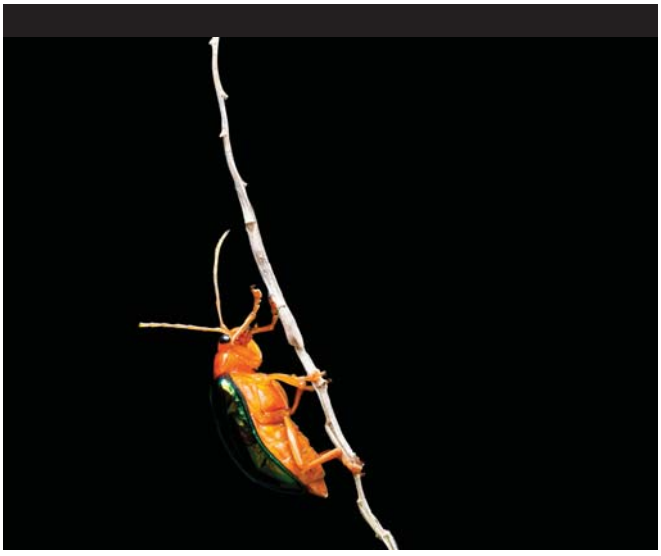
La habilidad catalítica de algunas enzimas es verdaderamente impresionante. Por ejemplo, el peróxido de hidrógeno (H_2O_2) se descompone muy lentamente si la reacción no se cataliza, pero sólo una molécula de la enzima **catalasa** ¡produce la descomposición de 40 millones de moléculas de peróxido de hidrógeno por segundo! La catalasa tiene la más alta rapidez catalítica que se conoce para una enzima. Esta enzima protege a la célula, destruyendo peróxido de hidrógeno, sustancia venenosa creada como producto de algunas reacciones celulares. El escarabajo bombardero utiliza la enzima catalasa como un mecanismo de defensa (**FIGURA 7-8**).

Todas las reacciones requieren de energía de activación

Todas las reacciones, sean exergónicas o endergónicas, tienen una barrera de energía conocida como la **energía de activación** ($\mathbf{E_A}$), que es la energía requerida para romper los enlaces existentes e iniciar la reacción. En una población de moléculas de cualquier tipo, algunas tienen energía cinética relativamente alta, mientras que otras tienen un menor contenido energético. Sólo las moléculas con una energía cinética relativamente alta tienen posibilidad de reaccionar para formar el producto.

Aún una reacción fuertemente exergónica, que libera una cantidad de energía significativa, puede no proceder debido a la energía de activación requerida para arrancar la reacción. Por ejemplo, el hidrógeno molecular y el oxígeno molecular pueden reaccionar violentamente para formar agua:

$$2\,H_2 + O_2 \longrightarrow 2\,H_2O$$



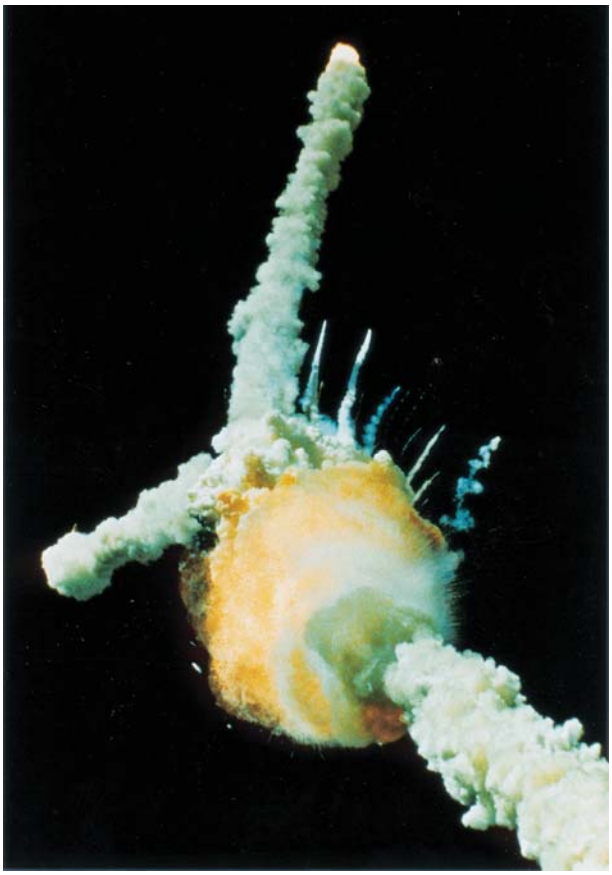
© Johannviloria/Shutterstock

FIGURA 7-8 La catalasa como un mecanismo de defensa
Cuando es atacado, un escarabajo bombardero (*Stenaptinus insignis*) utiliza la enzima catalasa para descomponer peróxido de hidrógeno. El oxígeno gaseoso formado en la descomposición expulsa agua y otros químicos con fuerza explosiva. Debido a que la reacción libera gran cantidad de calor, entonces el agua sale como vapor.

Esta reacción es espontánea, aunque el hidrógeno y el oxígeno pueden mezclarse de manera segura teniendo cuidado con las chispas porque la energía de activación requerida es relativamente alta para esta reacción particular. Una minúscula chispa proporciona la energía de activación que permite que unas cuantas moléculas reaccionen. Estas reacciones liberan tanto calor que el resto de las moléculas reacciona, produciendo una explosión. Esta explosión ocurrió en el transbordador espacial *Challenger* el 28 de enero de 1986 (**FIGURA 7-9**). El fallo de un anillo de goma, tipo O, para sellar apropiadamente ocasionó el escape de hidrógeno líquido del tanque pegado al transbordador, iniciándose así un incendio. Unos segundos después, se rompió el tanque de hidrógeno y la fuerza resultante reventó el cercano tanque de oxígeno, originándose una gran explosión al mezclarse el hidrógeno con el oxígeno.

Una enzima disminuye la energía de activación de una reacción

Al igual que todos los catalizadores, las enzimas afectan la rapidez de una reacción disminuyendo la energía de activación (E_A) necesaria para iniciar una reacción química (**FIGURA 7-10**). Si las moléculas necesitan menos energía para reaccionar porque ha descendido la barrera de activación, entonces en un tiempo dado reacciona una mayor proporción de moléculas del reactivo. Como resultado, la reacción ocurre más rápidamente.



AP/Wide World Photos

FIGURA 7-9 Explosión del transbordador espacial *Challenger*
Este desastre resultó por la explosiva reacción exergónica entre el hidrógeno y el oxígeno. En el accidente murieron los siete miembros de la tripulación, el 28 de enero de 1986.

PUNTO CLAVE Una enzima disminuye la energía de activación de una reacción pero no altera el cambio de energía libre.

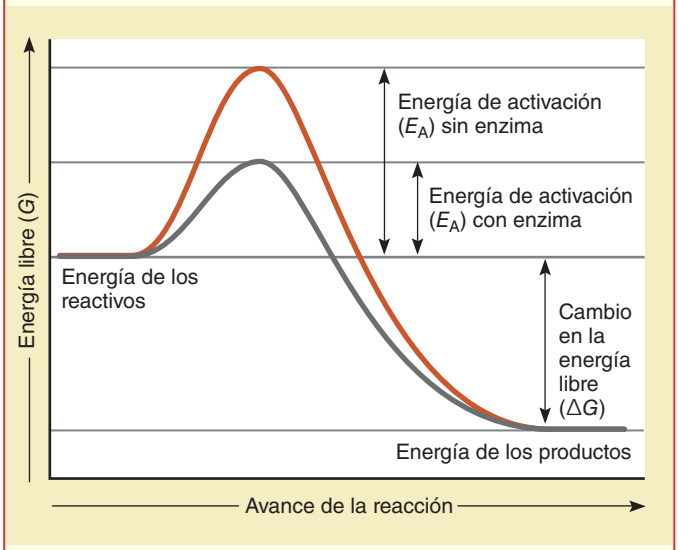


FIGURA 7-10 ***Animada*** Energía de activación y enzimas
Una enzima acelera una reacción disminuyendo su energía de activación (E_A). En presencia de una enzima, las moléculas de los reactivos requieren menos energía cinética para completar una reacción.

No obstante que una enzima reduce la energía de activación de una reacción, ésta no tiene efecto sobre el cambio total de energía libre; es decir, una enzima sólo puede impulsar una reacción química que podría ocurrir sin ella. Si la reacción tiende al equilibrio, entonces ningún catalizador puede hacerla ir en una dirección termodinámica desfavorable o influir en las concentraciones finales de reactivos y productos. Las enzimas simplemente aumentan la rapidez de la reacción.

Una enzima funciona formando un complejo enzima-sustrato

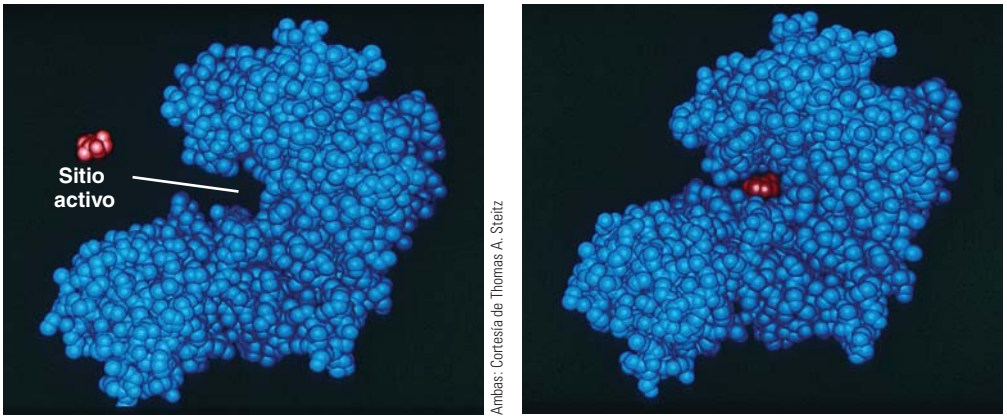
Una reacción no catalizada depende de las colisiones aleatorias entre los reactivos. Debido a su estructura ordenada, una enzima reduce esta dependencia sobre eventos aleatorios y por lo tanto controla la reacción. La enzima logra esto formando un complejo intermedio inestable con el **sustrato**, la sustancia sobre la que actúa. Cuando el **complejo enzima-sustrato**, o **complejo ES**, se descompone, el producto se libera; la molécula de la enzima original se regenera y queda libre para formar un nuevo complejo ES:

$$\text{enzima} + \text{sustrato(s)} \longrightarrow \text{complejo ES}$$

$$\text{complejo ES} \longrightarrow \text{enzima} + \text{producto(s)}$$

La enzima en sí misma no resulta permanentemente alterada o consumida por la reacción, así que se puede reutilizar.

Como se muestra en la **FIGURA 7-11a**, cada enzima contiene uno o más **sitios activos**, regiones en las cuales se une el sustrato, para formar el complejo ES. Los sitios activos de algunas enzimas son ranuras o cavidades en la molécula de la enzima, formadas por cadenas de ami-



Ambas: Cortesía de Thomas A. Steitz

(a) Antes de la formación de un complejo ES, el sitio activo de la enzima es el surco en donde se unirá el sustrato.

(b) El enlace del sustrato al sitio activo induce un cambio en la conformación del sitio.

FIGURA 7-11 Un complejo enzima-sustrato
Este modelo computacional gráfico muestra la enzima hexoquinasa (*azul*) y su sustrato, glucosa (*rojo*).

Los científicos clasifican en grupos a las enzimas que catalizan reacciones similares, no obstante que cada enzima particular en el grupo pueda catalizar sólo una reacción específica. La **TABLA 7-1** describe las seis clases de enzimas aceptadas por los biólogos. Cada clase está dividida en múltiples subclases. Por ejemplo, la ya mencionada sacarasa, se conoce como glicosidasa ya que parte de un enlace glicosídico. Las glicosidasas son una subclase de las hidrolasas (vea la figura 3-8b para la hidrólisis de la sacarosa). Las fosfatasas, enzimas que eliminan grupos fosfatos mediante hidrólisis, también son hidrolasas. Las quinasas, enzimas que transfieren grupos fosfatos a sustratos, son transferasas.

noácidos. En la mayoría de las enzimas, los sitios activos se localizan aproximadamente en la superficie. Durante la reacción, las moléculas de sustrato que ocupan esos sitios se juntan para reaccionar entre sí.

La forma de la enzima no parece exactamente complementaria a la del sustrato. El enlace del sustrato a la molécula de la enzima causa un cambio, conocido como **ajuste inducido**, en la forma de la enzima (**FIGURA 7-11b**). Normalmente, la forma del sustrato también cambia un poco, de manera que se puedan distorsionar sus enlaces químicos. La proximidad y orientación de los reactivos, junto con las tensiones en sus enlaces químicos, facilitan el rompimiento de los viejos enlaces y la formación de nuevos enlaces. Así, el sustrato es cambiado a un producto, que se difunde lejos de la enzima. Entonces la enzima queda libre para catalizar la reacción de más moléculas del sustrato para formar más moléculas del producto.

Las enzimas son específicas

Las enzimas catalizan a prácticamente todas las reacciones que ocurren en un organismo. Debido a que la forma del sitio activo está íntimamente relacionada a la forma del sustrato, la mayoría de las enzimas están altamente especializadas y sólo catalizan a unas pocas reacciones químicas cercanamente relacionadas, o en muchos casos, sólo a una reacción particular. La enzima ureasa, que descompone urea a dióxido de carbono y amoniaco, no ataca a otros sustratos. La enzima sacarasa sólo divide sacarosa; no actúa sobre otras disacáridas, tales como la maltosa o la lactosa. Unas pocas enzimas son específicas sólo en cuanto a que requieren que el sustrato tenga un cierto tipo de enlace químico. Por ejemplo, la lipasa, secretada por el páncreas, divide los enlaces éster conectando el glicerol y ácidos grasos de una amplia variedad de grasas.

Los científicos normalmente nombran a las enzimas agregando el sufijo *asa* al nombre del sustrato. La enzima sacarasa, por ejemplo, descompone sacarosa en glucosa y fructosa. Pocas enzimas retienen nombres tradicionales que no terminan en *-asa*; algunas de ellas finalizan en *-zima*. Por ejemplo, la lisozima (del griego *lysis*, "una relajación") que es una enzima que se encuentra en las lágrimas y la saliva; rompe las paredes celulares bacteriales. Otros ejemplos de enzimas con nombres tradicionales son la pepsina y la tripsina, que descomponen enlaces péptidos en proteínas.

Muchas enzimas requieren cofactores

Algunas enzimas sólo consisten de una proteína. La enzima pepsina, que se secreta por el estómago animal y digiere proteína del alimento rompiendo ciertos enlaces péptidos, es exclusivamente una molécula de proteína. Otras enzimas tienen dos componentes: una proteína llamada *apoenzima* y un componente químico adicional llamado **cofactor**. Ni la apoenzima ni el cofactor solos tienen actividad catalítica; solamente cuando ambos se combinan permiten que la enzima funcione. Un cofactor puede ser inorgánico, o puede ser una molécula orgánica.

Algunas enzimas requieren un ion metálico específico como un cofactor. Dos cofactores inorgánicos muy comunes son los iones de magnesio y los iones de calcio. La mayoría de los elementos traza, como el hierro, cobre, zinc y manganeso, que todos los organismos requieren en muy pequeñas cantidades, funcionan como cofactores.

Un compuesto orgánico, no polipéptido que se une a la apoenzima y sirve como un cofactor, es una coenzima. La mayoría de las coenzimas transportan moléculas que transfieren electrones o parte de un sustrato de una molécula a otra. En este capítulo ya se introdujeron algunos ejemplos de coenzimas. NADH, NADPH y $FADH_2$ son coenzimas; éstas transfieren electrones.

TABLA 7-1 Clases importantes de enzimas

Clase de enzima	Función
Oxidorreductasas	Catalizan reacciones redox.
Transferasas	Catalizan la transferencia de un grupo funcional de una molécula donadora a una molécula aceptora
Hidrolasas	Catalizan reacciones de hidrólisis
Isomerasas	Catalizan la conversión de una molécula de una forma isomérica a otra
Ligasas	Catalizan ciertas reacciones en las cuales dos moléculas se unen en un proceso acoplado a la hidrólisis del ATP
Liasas	Catalizan ciertas reacciones en las cuales se forman o se rompen enlaces dobles

El ATP funciona como una coenzima; es responsable de transferir grupos fosfato. Otra coenzima, la coenzima A, está implicada en la transferencia de grupos derivados de ácidos orgánicos. La mayoría de las vitaminas, que son compuestos orgánicos que un organismo requiere en pequeñas cantidades pero que no puede sintetizarlas por sí mismo, son coenzimas o componentes de coenzimas (vea descripciones de vitaminas en la tabla 47-3).

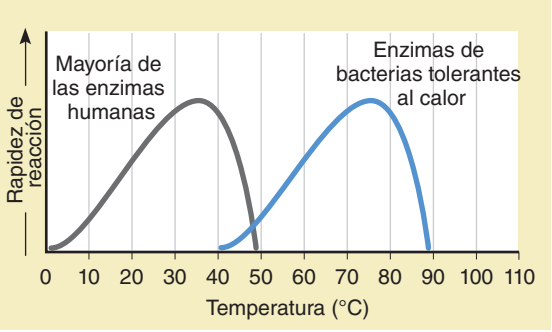
Las enzimas son más efectivas en condiciones óptimas

En general, las enzimas trabajan mejor bajo ciertas condiciones estrechamente definidas, como una temperatura apropiada, pH (**FIGURA 7-12**), y concentración de iones. Cualquier desviación de las condiciones óptimas afecta de modo adverso la actividad enzimática.

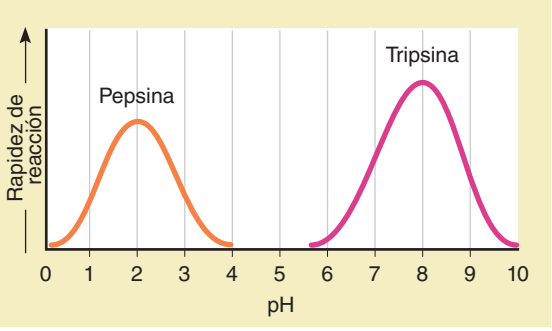
Cada enzima tiene una temperatura óptima

La mayoría de las enzimas tienen una temperatura óptima, en la cual se da la mayor rapidez de la reacción. Para enzimas humanas, la temperatura óptima es cercana a la temperatura corporal humana (35°C a 40°C). A bajas temperaturas, las reacciones enzimáticas suceden muy lentamente o no ocurren. Al aumentar la temperatura, se incrementa el movimiento molecular, resultando en más colisiones moleculares. Por lo tanto, la rapidez de la mayor parte de las reacciones controladas por enzimas se incrementa al aumentar la temperatura, dentro de ciertos límites (vea la figura 7-12a). Las altas temperaturas rápidamente desnaturalizan a la mayoría de las enzimas. La conformación molecular (forma 3-D) de la proteína se altera al romperse los enlaces de hidrógeno responsables de sus estructuras secundaria, terciaria y cuaternaria. Usualmente, no es reversible esta desactivación, entonces la enzima no recupera la actividad cuando se enfría.

La mayoría de los organismos son aniquilados si se exponen brevemente a una elevada temperatura; sus enzimas son desnaturalizadas, y son incapaces de continuar el metabolismo. Existen unas pocas excepciones a esta regla. Ciertas especies de arqueas (vea el capítulo 1 para una descripción de las arqueas) pueden sobrevivir en aguas termales, como las del parque Yellowstone, en donde la temperatura es casi de 100°C; estos organismos son responsables de los brillantes colores en las terrazas de las aguas termales (**FIGURA 7-13**). Hay otras arqueas que viven a temperaturas mayores a la de ebullición del agua, cerca de profundos conductos marinos, en donde la extrema presión conserva al agua en su estado líquido (vea el capítulo 25 para un análisis de las arqueas que viven en hábitats extremos; también vea el capítulo 55, *Preguntas acerca de*: *La vida sin Sol*).



(a) Curvas generalizadas para el efecto de la temperatura sobre la actividad enzimática. Al aumentar la temperatura, se incrementa la actividad enzimática hasta lograr una temperatura óptima; si ésta se excede, entonces la actividad enzimática cae abruptamente porque la enzima, al ser una proteína, se desnaturaliza.



(b) La actividad enzimática es muy sensible al pH. La pepsina es una enzima digestiva de proteínas, que se encuentra en el muy ácido jugo estomacal. La tripsina, secretada por el páncreas en el medio ligeramente básico del intestino delgado, digiere polipéptidos.

FIGURA 7-12 ***Animada*** **Efectos de la temperatura y del pH sobre la actividad enzimática**

En las reacciones que se muestran se mantienen constantes las concentraciones de sustrato y de enzimas.

Cada enzima tiene un pH óptimo

La mayoría de las enzimas están activas sólo en un estrecho margen de pH y tienen un pH óptimo, en que la rapidez de la reacción es máxima. Para las enzimas humanas, el pH óptimo está entre 6 y 8. Del capítulo 2, recuerde que los *amortiguadores* minimizan los cambios de pH en la célula y así éste se mantiene dentro de límites estrechos. La pepsina, una enzima secretada por las células del revestimiento estomacal y que digiere proteínas, es una excepción; funciona sólo en un medio muy acido, óptimamente a un pH 2 (vea la figura 7-12b). En contraste, la tripsina, una enzima secretada por el páncreas para degradar las proteínas, funciona mejor en las condiciones ligeramente básicas encontradas en el intestino delgado.

© Henry Holdworth/4wildbynaturegallery.com

FIGURA 7-13 **La gran fuente prismática en el Parque Nacional Yellowstone**

La tercera fuente de aguas termales más grande del mundo, de aproximadamente 61 m (200 pies) de diámetro, la Gran fuente prismática es abundante en arqueas tolerantes al calor. Los anillos alrededor del perímetro, en donde el agua es ligeramente más fría, obtienen sus colores característicos de los diversos tipos de arqueas que viven allí.

La actividad de una enzima puede cambiar mucho si se cambia el pH, lo que a su vez modifica las cargas eléctricas de la enzima. Los cambios en las cargas afectan los enlaces iónicos que contribuyen a las estructuras terciaria y cuaternaria, y modificando así la actividad y conformación de la proteína. Muchas enzimas se inactivan, y es común su desnaturalización en forma irreversible, cuando el medio se hace muy acido o muy básico.

Las enzimas se organizan en equipos en las rutas metabólicas

Las enzimas desempeñan un papel esencial en el acoplamiento de la reacción porque por lo común trabajan en secuencia, con el producto de una reacción controlada enzimáticamente sirviendo como sustrato para la siguiente. El interior de una célula se puede visualizar como una fábrica con múltiples líneas de montaje (y desmontajes) diferentes operando simultáneamente. Una línea de montaje consiste en un número de enzimas. Cada enzima realiza un paso, tal como cambiar la molécula A a la molécula B. Entonces la molécula B pasa a la siguiente enzima que la convierte en la molécula C, y así sucesivamente. A esta serie de reacciones se le llama **ruta metabólica**.

$$A \xrightarrow{\text{Enzima 1}} B \xrightarrow{\text{Enzima 2}} C$$

Cada una de esas reacciones es reversible, a pesar de que una enzima las cataliza. Una enzima, por sí misma, no determina la dirección de la reacción que cataliza. Sin embargo, la secuencia de la reacción total se representa realizándose de izquierda a derecha. Recuerde que si existe una pequeña diferencia de energía libre intrínseca entre los reactivos y los productos para una reacción particular, la dirección de la reacción está determinada principalmente por las concentraciones relativas de los reactivos y de los productos.

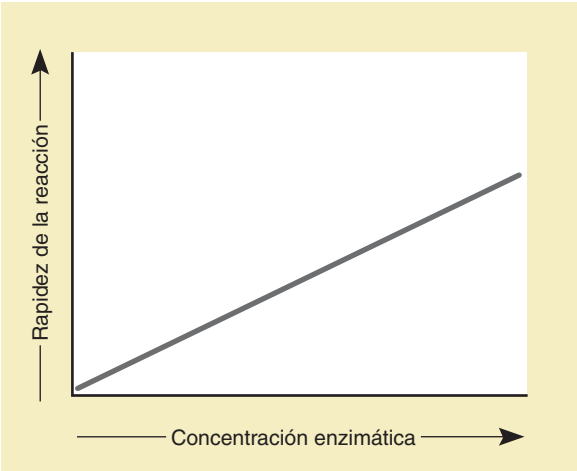
En las rutas metabólicas, es frecuente que se eliminen los intermediarios y los productos finales, para convertirlos a otros compuestos químicos. Esta eliminación impulsa la secuencia de las reacciones en una dirección dada. Suponga que se proporciona continuamente el reactivo A, y que su concentración permanece constante. La enzima 1 convierte al reactivo A en el producto B. La concentración de B siempre es menor que la concentración de A porque B se elimina al convertirlo en C en la reacción catalizada por la enzima 2. Si C se elimina rápidamente conforme se produce (quizás abandonando la célula), entonces la ruta de la reacción total se "jala" hacia C.

En algunos casos las enzimas de una ruta metabólica se unen entre sí para formar un complejo multienzimático que eficientemente transfiere intermediarios en la ruta de un sitio activo a otro. Un ejemplo de complejo multienzimático, el piruvato deshidrogenasa, se analizará en el capítulo 8.

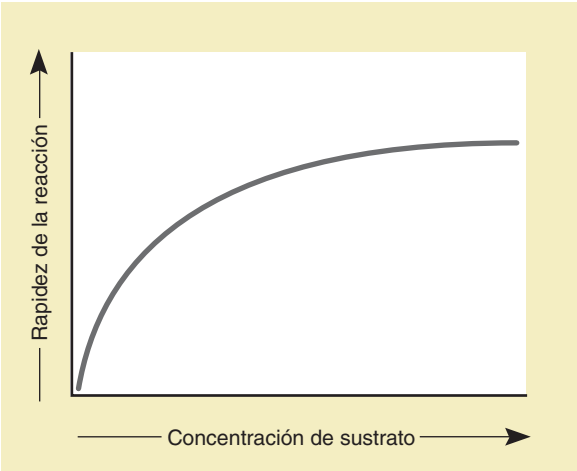
La célula regula la actividad enzimática

Las enzimas regulan la química de la célula, ¿pero qué controla a las enzimas? Un mecanismo de regulación implica el control de la cantidad de enzima producida. Un gen específico dirige la síntesis de cada tipo de enzima. El gen, a su vez, se puede activar con una señal de una hormona o por alguna otra molécula de señalización. Cuando se activa el gen, la enzima se sintetiza. Entonces la cantidad total de enzima presente afecta la rapidez de la reacción celular global.

Si se mantienen constantes el pH y la temperatura (como ocurre en la mayoría de las células), la rapidez de la reacción se puede afectar por la concentración del sustrato o por la concentración enzimática. Si está presente un exceso de sustrato, la concentración enzimática es el factor limitante de la rapidez. Por lo tanto, la rapidez inicial de la reacción es directamente proporcional a la concentración enzimática (**FIGURA 7-14a**).



(a) En este ejemplo, la rapidez de la reacción está medida para diferentes concentraciones enzimáticas, con un exceso de sustrato presente. (La temperatura y el pH son constantes). La rapidez de la reacción es directamente proporcional a la concentración enzimática.



(b) En este ejemplo, la rapidez de la reacción está medida para diferentes concentraciones de sustrato y la concentración enzimática, la temperatura y el pH son constantes. Si la concentración de sustrato es relativamente baja, la rapidez de la reacción es directamente proporcional a la concentración de sustrato. Sin embargo, altas concentraciones de sustrato no aumentan la rapidez de la reacción porque las enzimas se saturan con el sustrato.

FIGURA 7-14 Los efectos de la concentración enzimática y de la concentración de sustrato sobre la rapidez de una reacción

Si la concentración enzimática se mantiene constante, la rapidez de una reacción enzimática es proporcional a la concentración de sustrato presente. La concentración de sustrato es el factor limitante de rapidez en bajas concentraciones; por lo tanto, la rapidez de la reacción es directamente proporcional a la concentración de sustrato. Sin embargo, en altas concentraciones de sustrato, las moléculas enzimáticas se saturan con el sustrato; es decir, las moléculas del sustrato se unen a todos los sitios activos disponibles de las moléculas enzimáticas. En esta situación, el aumento de la concentración de sustrato no incrementa la rapidez neta de la reacción (**FIGURA 7-14b**).

El producto de una reacción enzimática puede controlar la actividad de otra enzima, especialmente en una secuencia de reacciones enzimáticas. Por ejemplo, considere la siguiente ruta metabólica:

$$A \xrightarrow{\text{Enzima 1}} B \xrightarrow{\text{Enzima 2}} C \xrightarrow{\text{Enzima 3}} D \xrightarrow{\text{Enzima 4}} E$$

Una diferente enzima cataliza cada paso, y el producto final E puede inhibir la actividad de la enzima 1. Cuando la concentración de E es baja, la secuencia de reacciones procede con rapidez. Sin embargo, un aumento en la concentración de E sirve como una señal para reducir la enzima 1 y finalmente detener su funcionamiento. La inhibición de la enzima 1 frena a toda la secuencia de reacciones. Este tipo de regulación enzimática, en la que la formación de un producto inhibe una reacción inicial en la secuencia, se llama **inhibición por retroalimentación** (**FIGURA 7-15**).

Otro método de control enzimático se enfoca en la activación de las moléculas enzimáticas. En su forma inactiva, los sitios activos de la enzima están configurados inapropiadamente, así que los sustratos no encajan. Entre los factores que influyen en la configuración de la enzima son el pH, la concentración de ciertos iones, y la adición de grupos fosfatos a determinados aminoácidos a la enzima.

Algunas enzimas tienen un sitio receptor, llamado **sitio alostérico**, en algún lugar (de la molécula enzimática) distinto al sitio activo. (La palabra *alostérico* significa "otro espacio"). Cuando una sustancia se une a un sitio alostérico enzimático, cambia la conformación del sitio activo de la enzima, y en consecuencia ésta altera sus actividades. Las sustancias que afectan la actividad enzimática uniéndose a sitios alostéricos se llaman **reguladores alostéricos**. Algunos reguladores alostéricos son inhibidores alostéricos que mantienen a la enzima en su forma inactiva. Inversamente, las actividades de los activadores alostéricos dan una enzima con un sitio activo funcional.

La enzima *proteína quinasa dependiente del AMP cíclico* es una enzima regulada por una proteína que se une reversiblemente al sitio alostérico y desactiva a la enzima. La proteína quinasa está en su forma inactiva la mayor del tiempo (**FIGURA 7-16**). Cuando se necesita la actividad de

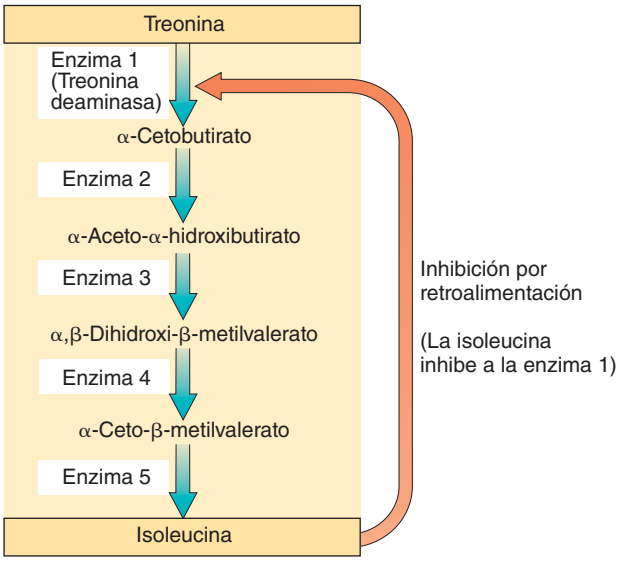
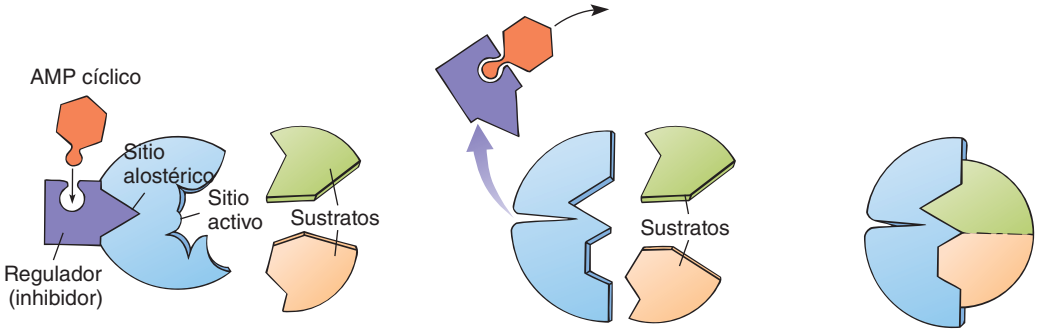


FIGURA 7-15 ***Animada*** **Inhibición por retroalimentación**
Las bacterias sintetizan el aminoácido isoleucina a partir del aminoácido treonina. La ruta de isoleucina implica cinco etapas, cada una es catalizada por una enzima diferente. Cuando en la célula se acumula suficiente isoleucina, ésta inhibe la treonina deaminasa, la enzima que cataliza a la primera etapa de esta ruta.



(a) Forma inactiva de la enzima. La enzima proteína quinasa se inhibe por una proteína reguladora que se une reversiblemente a su sitio alostérico. Cuando la enzima está en su forma inactiva, la configuración del sitio activo se modifica de manera que el sustrato no pueda combinarse con ésta.

(b) Forma activa de la enzima. El AMP cíclico elimina al inhibidor alostérico y activa la enzima.

(c) Complejo enzima-sustrato. Entonces el sustrato se puede combinar con el sitio activo.

FIGURA 7-16 ***Animada*** **Una enzima alostérica**

la proteína quinasa, el compuesto AMP cíclico (AMPc; vea la figura 3-25 para la estructura) contacta al complejo enzima-inhibidor y elimina la proteína inhibidora, activando la proteína quinasa. La activación de las proteínas quinasa mediante el AMPc es un importante aspecto del mecanismo de señalización celular, incluyendo la acción de ciertas hormonas (vea los capítulos 6 y 49 para análisis de señalización celular).

Las enzimas son inhibidas por ciertos agentes químicos

La mayoría de las enzimas son inhibidas o aún destruidas por ciertos agentes químicos. La inhibición de la enzima puede ser reversible o irreversible. La **inhibición reversible** ocurre cuando un inhibidor forma enlaces químicos débiles con la enzima. La inhibición reversible puede ser competitiva o no competitiva.

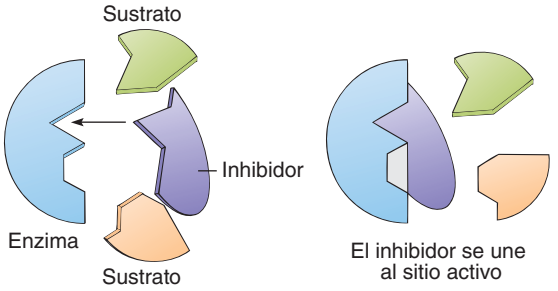
En la **inhibición competitiva**, el inhibidor compite con el sustrato normal por unirse al sitio activo de la enzima (**FIGURA 7-17a**). Por lo común, un inhibidor competitivo es estructuralmente similar al sustrato normal y se ajusta en el sitio activo y se combina con la enzima. Sin embargo, no es lo suficientemente similar para sustituir por completo al sustrato normal en la reacción química, y entonces la enzima no puede convertirlo a moléculas del producto. Un inhibidor competitivo sólo ocupa temporalmente el sitio activo y no daña en forma permanente a la enzima. En la inhibición competitiva, un sitio activo es ocupado por el inhibidor sólo una parte del tiempo y por el sustrato normal el tiempo restante. Si la concentración del sustrato se incrementa con respecto a la concentración del inhibidor, entonces el sitio activo es comúnmente ocupado por el sustrato. Los bioquímicos demuestran de manera experimental la inhibición competitiva probando que el aumento en la concentración del sustrato revierte a la inhibición competitiva.

En la **inhibición no competitiva**, el inhibidor se une a la enzima en un sitio distinto al sitio activo (**FIGURA 7-17b**). El inhibidor desactiva la enzima alterando su configuración para que el sitio activo no pueda unirse con el sustrato. Muchos importantes inhibidores no competitivos son sustancias metabólicas que regulan la actividad enzimática al combinarse reversiblemente con la enzima. La inhibición alostérica, que ya se analizó, es un tipo de inhibición no competitiva en la que el inhibidor se une a un sitio especial, el sitio alostérico.

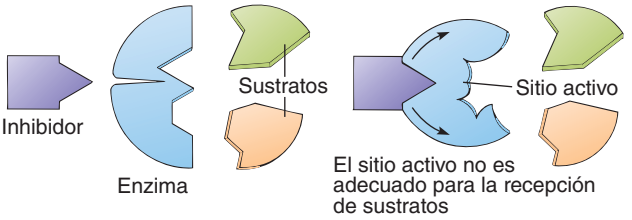
En la **inhibición irreversible**, un inhibidor desactiva permanentemente a una enzima o la destruye cuando el inhibidor se combina con uno de los grupos funcionales de la enzima, en el sitio activo o en algún otro lugar. Muchos venenos son inhibidores enzimáticos irreversibles. Por ejemplo, los metales pesados como el mercurio y el plomo se unen de manera irreversible a muchas proteínas y las desnaturalizan, incluyendo enzimas. Ciertos gases nerviosos envenenan la enzima acetilcolinesterasa, que es importante para el funcionamiento de nervios y músculos. La citocromo oxidasa, una de las enzimas que transporta electrones en la respiración celular, es especialmente sensible al cianuro. Los resultados mortales por la ingesta de cianuro se deben a que la citocromo oxidasa se inhibe de manera irreversible y deja de transferir electrones de su sustrato hacia el oxígeno.

Algunos fármacos son inhibidores enzimáticos

Los médicos tratan muchas infecciones bacteriales mediante fármacos que directa o indirectamente inhiben la actividad enzimática bacterial. Por ejemplo, los fármacos sulfamidas tienen una estructura química similar a la del nutriente ácido *para-aminobenzoico* (*PABA*) (**FIGURA 7-18**).



(a) Inhibición competitiva. El inhibidor compite con el sustrato normal por el sitio activo de la enzima. Un inhibidor competitivo sólo ocupa temporalmente el sitio activo.



(b) Inhibición no competitiva. El inhibidor se une a la enzima en un sitio distinto al sitio activo, alterando la forma de la enzima y por lo tanto desactivándola.

FIGURA 7-17 ***Animada*** **Inhibición competitiva y no competitiva**

Cuando el PABA está disponible, los microorganismos pueden sintetizar la vitamina *ácido fólico*, muy necesaria para el crecimiento. Los humanos no sintetizan el ácido fólico a partir del PABA. Por esta razón, los fármacos sulfamidas selectivamente afectan a las bacterias. Cuando está presente un fármaco sulfamida, éste compite con el PABA por el sitio activo de la enzima bacterial. Cuando las bacterias utilizan el fármaco

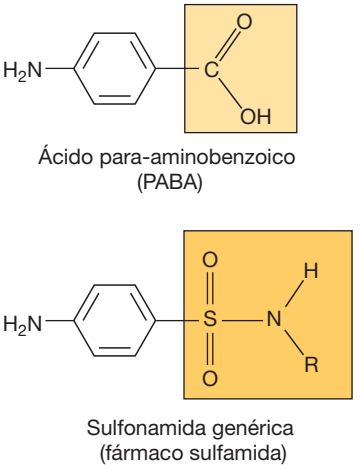


FIGURA 7-18 **Ácido para-aminobenzoico y sulfonamidas**

Los fármacos sulfamidas inhiben una enzima en las bacterias necesaria para la síntesis de ácido fólico, una importante vitamina requerida para el crecimiento. (Observe la estructura inusual de la molécula de sulfonamida; el sulfuro, que comúnmente forma dos enlaces covalentes, en este caso forma seis).

sulfamida en lugar de PABA, sintetizan un compuesto que no se puede emplear para elaborar ácido fólico. Por lo tanto, las células bacteriales no pueden crecer.

La penicilina y los antibióticos semejantes inhiben de manera irreversible a una enzima bacterial llamada *transpeptidasa*. Esta enzima establece algunos de los enlaces químicos en la pared celular bacterial. Las bacterias susceptibles a esos antibióticos no pueden elaborar paredes celulares apropiadamente afectando su multiplicación efectiva. Las células humanas no tienen paredes celulares y por lo tanto no utilizan esta enzima. Así, excepto por individuos alérgicos a ella, la penicilina no perjudica a los humanos. Desafortunadamente, desde que fue introducida, muchas bacterias han desarrollado resistencia a la penicilina. Las bacterias resistentes pelean con una enzima propia, la penicilinasa, que degrada a la penicilina y la inutiliza. Debido a que las bacterias evolucionan con mucha rapidez, la resistencia a los fármacos es un problema creciente en la práctica de la medicina.

Repaso

- ¿Qué efecto tiene una enzima sobre la energía de activación requerida de una reacción?
- ¿En qué difiere la función del sitio activo de una enzima con la de un sitio alostérico?
- ¿Cómo se relacionan la temperatura y pH óptimos de una enzima con su estructura y su función?
- ¿La inhibición alostérica es competitiva o no competitiva?

RESUMEN: ENFOQUE EN LOS OBJETIVOS DE APRENDIZAJE

7.1 *(página 155)*

1 Definir *energía*, enfatizando cómo se relaciona con el trabajo y el calor.

- **Energía** es la capacidad para efectuar trabajo (expresada en **kilojoules**, **kJ**). La energía se puede medir convenientemente como **energía calorífica**, energía térmica que fluye de un objeto hacia otro con menor temperatura; la unidad de energía calorífica es la **kilocaloría** (**kcal**), que es igual a 4.184 kJ. La energía calorífica no puede realizar trabajo celular.

2 Dar ejemplos para comparar la energía potencial con la energía cinética.

- La **energía potencial** es energía almacenada; la **energía cinética** es energía de movimiento.
- Todas las formas de energía son interconvertibles. Por ejemplo, los organismos fotosintéticos capturan energía radiante y convierten parte de ésta a **energía química**, una forma de energía potencial que impulsa muchos procesos vitales, como la contracción muscular.

7.2 *(página 155)*

3 Establecer la primera y segunda leyes de la termodinámica, y analizar las implicaciones de esas leyes en relación con los organismos.

- Un **sistema cerrado** no intercambia energía con sus alrededores. Los organismos son **sistemas abiertos** que intercambian energía con sus alrededores.
- La **primera ley de la termodinámica** establece que la energía no se puede crear ni destruir, pero se puede transferir y cambiar de forma. La primera ley explica por qué los organismos no pueden producir energía; pero como sistemas abiertos, continuamente la capturan de los alrededores.
- La **segunda ley de la termodinámica** establece que el desorden (entropía) en el universo, un sistema cerrado, está continuamente en aumento. Ninguna transferencia de energía es 100% eficiente; algo de energía se disipa como **calor**, movimiento aleatorio que contribuye a la **entropía** (**S**), o desorden. Como los sistemas abiertos, los organismos mantienen sus estados ordenados a expensas de sus alrededores.

7.3 *(página 156)*

4 Analizar cómo los cambios de energía libre en una reacción están relacionados con los cambios de entropía y de entalpía.

- Si la entropía aumenta, entonces disminuye la cantidad de **energía libre**, que es como se muestra en la ecuación $G = H - TS$, en la cual G es la energía libre, H es la **entalpía** (energía potencial total del sistema), T es la temperatura absoluta (expresada en unidades kelvin), y S es la entropía.
- La ecuación $\Delta G = \Delta H - T\Delta S$ indica que el cambio en la energía libre (ΔG) durante una reacción química es igual al cambio en la entalpía (ΔH) menos el producto de la temperatura absoluta (T) multiplicada por el cambio en la entropía (ΔS).

5 Distinguir entre reacciones exergónicas y endergónicas, y ejemplificar cómo se pueden acoplar.

- Una **reacción exergónica** tiene un valor negativo de ΔG; es decir, la energía libre disminuye. Esta reacción es espontánea; libera energía libre que puede efectuar trabajo.
- En una **reacción endergónica** la energía libre se incrementa. Esta reacción tiene un valor positivo de ΔG y no es espontánea. En una **reacción acoplada**, la entrada de la energía libre requerida para conducir una reacción endergónica la proporciona una reacción exergónica.

CENGAGENOW™ **Aprenda más acerca de reacciones exergónicas y endergónicas haciendo clic sobre la figura en CengageNOW.**

6 Comparar la dinámica energética de una reacción en equilibrio con la dinámica de una reacción fuera del sistema en equilibrio.

- Cuando una reacción química se encuentra en estado de **equilibrio dinámico**, el cambio de rapidez en una dirección es exactamente el mismo que en la dirección opuesta; el sistema no puede realizar trabajo porque la diferencia de energía libre entre los reactivos y los productos es cero.
- Cuando se aumenta la concentración de moléculas de los reactivos, la reacción se desplaza a la derecha y se forman más moléculas del producto hasta que se restablece el equilibrio.

7.4 *(página 159)*

7 Explicar cómo la estructura química del ATP le permite transferir un grupo fosfato, y analizar el papel central del ATP en el metabolismo energético global de la célula.

- El **trifosfato de adenosina (ATP)** es la moneda energética celular inmediata. Dona energía mediante su grupo fosfato terminal, que es fácilmente transferido a una molécula aceptora. El ATP se forma por la **fosforilación** del **difosfato de adenosina (ADP)**, un proceso endergónico que requiere un ingreso de energía.
- El ATP es un ingrediente común entre reacciones exergónicas y endergónicas, y entre el **catabolismo** (degradación de grandes moléculas complejas en más pequeñas y más simples) y el **anabolismo** (síntesis de moléculas complejas a partir de moléculas más simples).

7.5 *(página 161)*

8 Relacionar la transferencia de electrones (o átomos de hidrógeno) con la transferencia de energía.

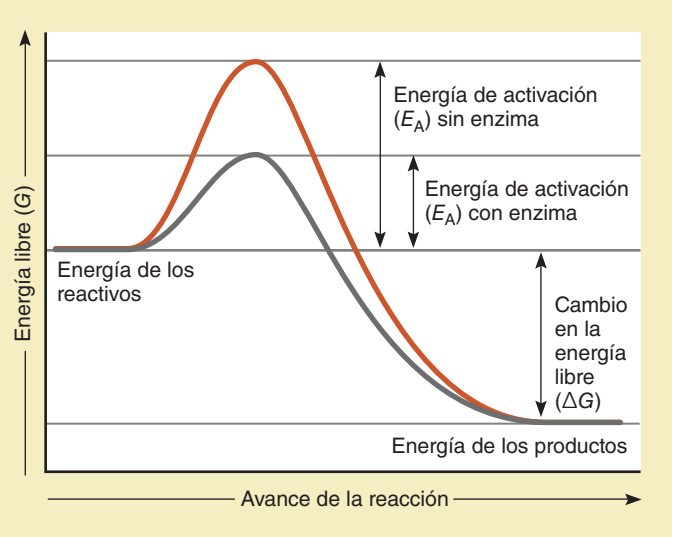
- La energía se transfiere en **reacciones reducción-oxidación (redox)**. Una sustancia se oxida al dar uno o más electrones a otra sustancia, que se reduce en el proceso. Comúnmente, los electrones se transfieren como parte de átomos de hidrógeno.

- NAD^+ y el $NADP^+$ aceptan electrones como parte de átomos de hidrógeno y se reducen para formar **NADH** y **NADPH**, respectivamente. Esos electrones (junto con parte de su energía) se pueden transferir a otros aceptores.

7.6 *(página 162)*

9 Explicar cómo una enzima disminuye la energía requerida para activar una reacción.

- Una **enzima** es un **catalizador** biológico; incrementa grandemente la rapidez de una reacción química, sin ser consumida.



- Una enzima disminuye la **energía de activación** (***E_A***), la energía necesaria para iniciar una reacción. El **sitio activo** de una enzima es una región 3-D en donde los **sustratos** tienen cercano contacto y en consecuencia reaccionan más fácilmente. Cuando un sustrato se une a un sitio activo, se forma un **complejo enzima-sustrato** en la que se cambian ligeramente las configuraciones de la enzima y del sustrato. Este **ajuste inducido** facilita el rompimiento de enlaces y la formación de nuevos enlaces.

CENGAGENOW™ **Aprenda más acerca de energía de activación haciendo clic sobre la figura en CengageNOW.**

10 Describir maneras específicas en que se regulan las enzimas.

- Las enzimas trabajan mejor en condiciones específicas de temperatura y de pH.
- Una célula puede regular la actividad enzimática controlando la cantidad de enzima producida y regulando las condiciones metabólicas que influyen en la configuración de la enzima.
- Algunas enzimas tienen **sitios alostéricos**, sitios no catalíticos a los que se une un **regulador alostérico**, cambiando la actividad de la enzima. Algunas enzimas alostéricas están sujetas a la **inhibición por retroalimentación**, en la que la formación de un producto final inhibe una reacción inicial en la ruta metabólica.
- La **inhibición reversible** ocurre cuando un inhibidor forma enlaces químicos débiles con la enzima. La inhibición reversible puede ser **competitiva**, en la que el inhibidor compite con el sustrato por el sitio activo, o **no competitiva,** en la que el inhibidor se une a la enzima en un sitio distinto al activo. La **inhibición irreversible** ocurre cuando un inhibidor se combina con una enzima para activarla permanentemente.

CENGAGENOW™ **Aprenda más acerca de enzimas haciendo clic sobre las figuras en CengageNOW.**

EVALÚE SU COMPRENSIÓN

1. ¿Cuáles de las siguientes formas de energía pueden hacer trabajo? (a) entropía (b) calor (c) energía calorífica (d) todas las anteriores (e) ninguna de las anteriores
2. En una reacción química celular, la energía libre es equivalente a (a) energía calorífica (b) calor (c) desorden (d) energía potencial (e) más de uno de los anteriores es verdadero
3. A las células les es posible funcionar porque ellas (a) están sujetas a las leyes de la termodinámica (b) tienen mecanismos que transforman la energía del ambiente a formas útiles (c) pueden emplear enzimas para convertir reacciones endergónicas a reacciones espontáneas (d) todo lo anterior
4. La difusión es un (a) proceso endergónico debido al incremento de energía libre (b) proceso endergónico porque la energía libre disminuye (c) proceso exergónico porque la entropía aumenta (d) proceso exergónico porque la entropía disminuye (e) más de uno de los anteriores
5. Una reacción espontánea es una en la que el cambio de energía libre (ΔG) tiene un valor _____. (a) positivo (b) negativo (c) positivo o negativo (d) ninguno de esos (ΔG no tiene un valor medible)
6. Las células vivas saludables mantienen (a) el ATP y el ADP en equilibrio (b) iguales concentraciones de ATP y ADP (c) una razón ATP/ADP de al menos 10:1 (d) una razón ATP/ADP de no más que 1:10 (e) la mayor parte de la energía almacenada en las células en la forma de ATP
7. ¿Cuál de las siguientes reacciones se podría acoplar a una reacción endergónica con $\Delta G = +3.56$ kJ/mol?

   (a) $A \longrightarrow B$, $\Delta G = +6.08$ kJ/mol
   (b) $C \longrightarrow D$, $\Delta G = +3.56$ kJ/mol
   (c) $E \longrightarrow F$, $\Delta G = 0$ kJ/mol
   (d) $G \longrightarrow H$, $\Delta G = -1.22$ kJ/mol
   (e) $I \longrightarrow J$, $\Delta G = -5.91$ kJ/mol
8. Considere esta reacción: glucosa $+ 6\,O_2 \longrightarrow 6\,CO_2 + 6\,H_2O$ ($\Delta G = -2880$ kJ/mol). ¿Cuál de los siguientes enunciados respecto a esta reacción es falso? (a) la reacción es espontánea en un sentido termodinámico (b) se debe suministrar una pequeña cantidad de energía (energía de activación) para arrancar la reacción, que entonces procede con la liberación de energía (c) la reacción es exergónica (d) la reacción puede estar acoplada a una reacción endergónica (e) la reacción debe estar acoplada a una reacción exergónica
9. La energía de activación de una reacción (a) es fija, y no se puede alterar (b) se puede disminuir mediante una enzima específica (c) se puede aumentar con una enzima específica (d) b o c, dependiendo de la enzima (e) ninguna de las anteriores
10. El "ajuste inducido" significa que cuando un sustrato se une al sitio activo de una enzima (a) se ajusta perfectamente, al igual que una llave en una cerradura (b) el sustrato y la enzima experimentan cambios conformacionales (c) un sitio distinto al activo experimenta un cambio conformacional (d) el sustrato y la enzima se acoplan entre sí de manera irreversible (e) c y d
11. La función de una ruta bioquímica es (a) proporcionar energía a las reacciones (b) impulsar una secuencia de reacciones en una dirección particular (c) mantener el equilibrio químico (d) hacer que la energía

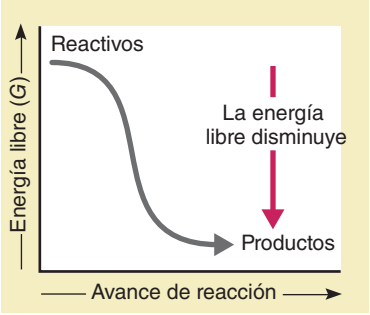
esté disponible para reacciones endergónicas (e) cualesquiera de las anteriores, dependiendo de la ruta

12. En la siguiente serie de reacciones, ¿cuál(es) enzima(s) es (son) más probable(s) que tenga(n) un sitio alostérico al que se une el producto final E? (a) enzima 1 (b) enzima 2 (c) enzima 3 (d) enzima 4 (e) enzimas 3 y 4

$$A \xrightarrow{\text{Enzima 1}} B \xrightarrow{\text{Enzima 2}} C \xrightarrow{\text{Enzima 3}} D \xrightarrow{\text{Enzima 4}} E$$

PENSAMIENTO CRÍTICO

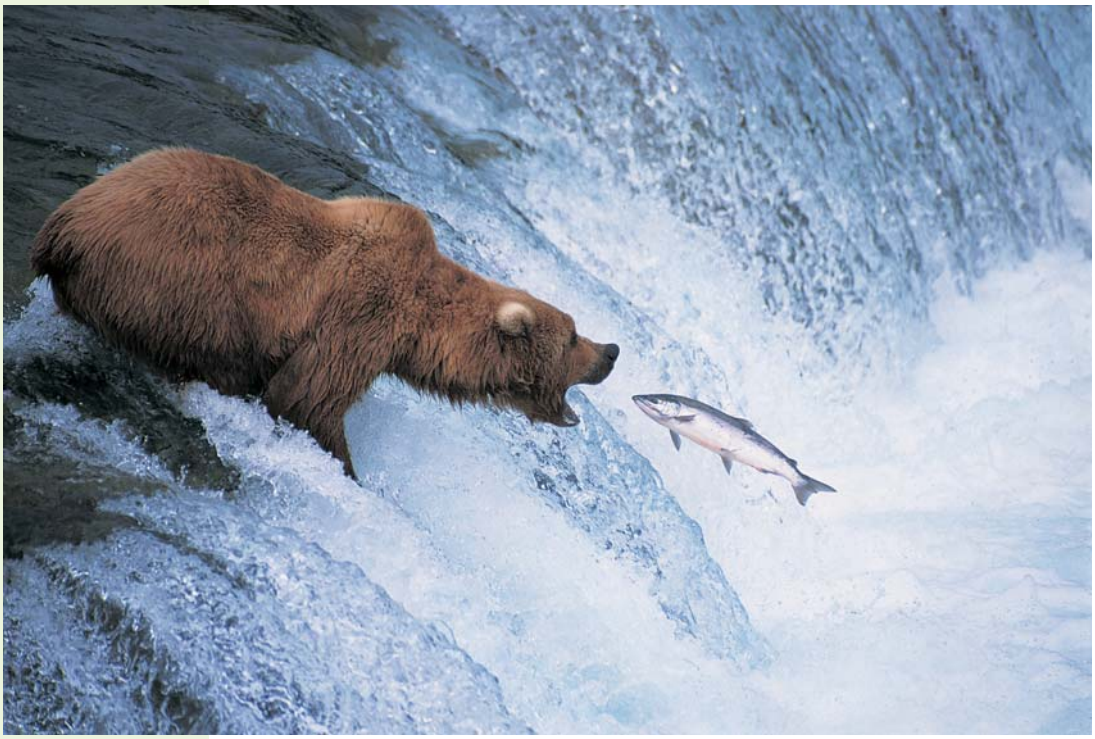
1. De acuerdo con lo aprendido en este capítulo, explique por qué una fiebre extremadamente alta (temperatura corporal arriba de 40°C, o 105°F) puede ser mortal.
2. **VÍNCULO CON LA EVOLUCIÓN.** ¿Qué sugiere, respecto a la evolución del metabolismo energético, el hecho de que todos los organismos utilicen ATP/ADP como elementos centrales entre reacciones exergónicas y endergónicas?
3. **VÍNCULO CON LA EVOLUCIÓN.** Algunos han argumentado que "la evolución es imposible porque la segunda ley de la termodinámica establece que la entropía siempre se incrementa; por lo tanto, los procesos naturales no pueden dar origen a mayor complejidad". ¿En qué puntos este enunciado es un malentendido de las leyes de la termodinámica?
4. **ANÁLISIS DE DATOS.** ¿La figura ilustra una reacción exergónica o una reacción endergónica? ¿Cómo lo sabe?



5. **ANÁLISIS DE DATOS.** Las reacciones 1 y 2 tienen el mismo cambio de energía libre estándar: $\Delta G - 41.8$ kJ/mol (-10 kcal/mol). La reacción 1 está en equilibrio, pero la reacción 2 no está en el equilibrio. ¿Alguna de las reacciones es capaz de realizar trabajo? Si así es, ¿cuál de ellas?
6. **ANÁLISIS DE DATOS.** Realice un experimento para medir con qué rapidez el succinato se convierte a fumarato mediante la enzima succinato deshidrogenasa. Agregue un poco de malonato para hacer más interesante la situación. Observe que la rapidez de la reacción disminuye marcadamente y esto le hace formular la hipótesis de que el malonato está inhibiendo la reacción. Diseñe un experimento que le ayude a decidir si el malonato está actuando como un inhibidor competitivo o como un inhibidor no competitivo.

CENGAGENOW™ **Preguntas adicionales están disponibles en CengageNOW en www.cengage.com/login.**

8 ¿Cómo producen ATP las células? Rutas de liberación de energía



Digital Vision/Getty Images

Oso pardo (*Ursus arctos*). Este oso pardo intenta comer un salmón que se desplaza saltando, también come fruta, nueces, raíces, insectos y pequeños vertebrados como ratones y ardillas de tierra.

CONCEPTOS CLAVE

8.1 La respiración aeróbica es un proceso redox exergónico durante el cual la glucosa se oxida, el oxígeno se reduce, y la energía se captura para producir ATP.

8.2 La respiración aeróbica consiste en cuatro etapas: la glucólisis o glicólisis, la formación de acetil coenzima A, el ciclo del ácido cítrico y la cadena de transporte de electrones y la quimiosmosis.

8.3 Otros nutrientes diferentes de la glucosa, incluso muchos carbohidratos, lípidos y aminoácidos, se pueden oxidar mediante la respiración aeróbica.

8.4 La respiración anaeróbica y la fermentación son procesos redox donde se produce ATP mediante la oxidación de la glucosa, pero donde el oxígeno no se reduce. A cambio, estos procesos implican la reducción de sustancias inorgánicas (en la respiración anaeróbica) y de sustancias orgánicas (en la fermentación).

Las células son pequeñas fábricas que procesan materiales a nivel molecular, a través de miles de reacciones metabólicas. Las células permanecen en un estado dinámico y continuamente están sintetizando y descomponiendo muchos de sus diferentes constituyentes. Como aprendió en el capítulo 7, el metabolismo tiene dos componentes complementarios: el **catabolismo**, que libera energía mediante la división de las moléculas complejas en componentes más pequeños, y el **anabolismo**, la síntesis de moléculas complejas a partir de bloques de construcción más simples. Las reacciones anabólicas sintetizan proteínas, ácidos nucleicos, lípidos, polisacáridos y otras moléculas que ayudan al mantenimiento de la célula o el organismo. La mayoría de las reacciones anabólicas son endergónicas y requieren de ATP o de alguna otra fuente de energía que las impulse.

Todo organismo debe extraer energía de las moléculas de alimentos, que pueden ser elaborados mediante la fotosíntesis u obtenidos del entorno. Los osos pardos, como el de la fotografía, obtienen moléculas orgánicas a partir de su variada dieta de vegetales y animales. ¿Cómo obtienen energía de estas moléculas orgánicas? En primer lugar, las moléculas de los alimentos son descompuestos durante la digestión en componentes más simples que son absorbidos y transportados por la sangre a todas las células. Luego, dentro de las células ocurren los procesos catabólicos

que convierten la energía de los enlaces químicos de los nutrientes a energía química almacenada en forma de ATP, a través de un proceso conocido comúnmente como **respiración celular**.

La respiración celular puede ser aeróbica o anaeróbica. La *respiración aeróbica* requiere oxígeno, mientras que las *rutas anaeróbicas*, que incluyen la respiración anaeróbica y la fermentación, no lo necesitan. En el proceso de la *respiración organísmica* (que se analiza en el capítulo 46), los pulmones suministran de manera continua oxígeno a las células para realizar la respiración aeróbica, que es por mucho la ruta más común para capturar energía y el objeto principal de este capítulo. Las tres rutas, la respiración aeróbica, la respiración anaeróbica y la fermentación son reacciones exergónicas y energía libre que la célula puede capturar.

8.1 REACCIONES REDOX

OBJETIVO DE APRENDIZAJE

1 Escribir una reacción resumida de la respiración aeróbica donde se muestre el reactivo que se oxida y el que se reduce.

La mayoría de las eucariotas y las procariotas realizan la **respiración aeróbica**, una forma de respiración celular que requiere oxígeno molecular (O_2). Durante la respiración aeróbica, los nutrientes se catabolizan en dióxido de carbono y agua. La mayoría de las células utilizan la respiración aeróbica para obtener energía de la glucosa, que entra en la célula a través de una proteína de transporte específica, en la membrana plasmática (vea el análisis de la difusión facilitada en el capítulo 5). La ruta de reacción general para la respiración aeróbica de la glucosa se resume como sigue:

$$C_6H_{12}O_6 + 6\,O_2 + 6\,H_2O \longrightarrow 6\,CO_2 + 12\,H_2O + \text{energía (en los enlaces químicos de ATP)}$$

Observe que el agua se muestra en ambos lados de la ecuación porque es un reactivo en algunas reacciones y un producto en otros. Con fines de estudio, la ecuación para la respiración aeróbica se puede simplificar a fin de indicar que hay una producción neta de agua:

$$C_6H_{12}O_6 + 6\,O_2 \rightarrow 6\,CO_2 + 6\,H_2O + \text{energía (en los enlaces químicos de ATP)}$$

Oxidación

Reducción

Si se analiza esta reacción resumida, parece que el CO_2 se produce por la eliminación de átomos de hidrógeno de la glucosa. A la inversa, el agua parece estar formada del oxígeno que acepta los átomos de hidrógeno. Debido a que la transferencia de átomos de hidrógeno es equivalente a la transferencia de electrones, esto es una **reacción redox** en la que la glucosa se **oxida** y el oxígeno se **reduce** (vea el análisis de las reacciones redox en los capítulos 2 y 7).

Los productos de la reacción serían los mismos si la glucosa fuera simplemente puesta en un tubo de ensayo y se quemara en presencia de oxígeno. Sin embargo, si una célula fuera a quemar la glucosa, toda su energía sería liberada en forma de calor, que no sólo no estaría disponible para la célula, sino que también la destruiría. Por esta razón, las células no transfieren átomos de hidrógeno directamente a partir de la glucosa al oxígeno. La respiración aeróbica incluye una serie de reacciones redox en las que los electrones asociados con los átomos de hidrógeno de la glucosa se transfieren al oxígeno en una serie de etapas (**FIGURA 8-1**). Durante este proceso, la energía libre de los electrones se acopla a la síntesis de ATP.

Repaso

- En la reacción global de la respiración aeróbica, ¿qué reactivo se oxida y cuál se reduce?
- ¿Cuál es la función específica del oxígeno en la mayoría de las células?

8.2 LAS CUATRO ETAPAS DE LA RESPIRACIÓN AERÓBICA

OBJETIVOS DE APRENDIZAJE

2 Identificar y describir brevemente las cuatro etapas de la respiración aeróbica.

3 Indicar en qué parte de la célula eucariota se realiza cada etapa de la respiración aeróbica.

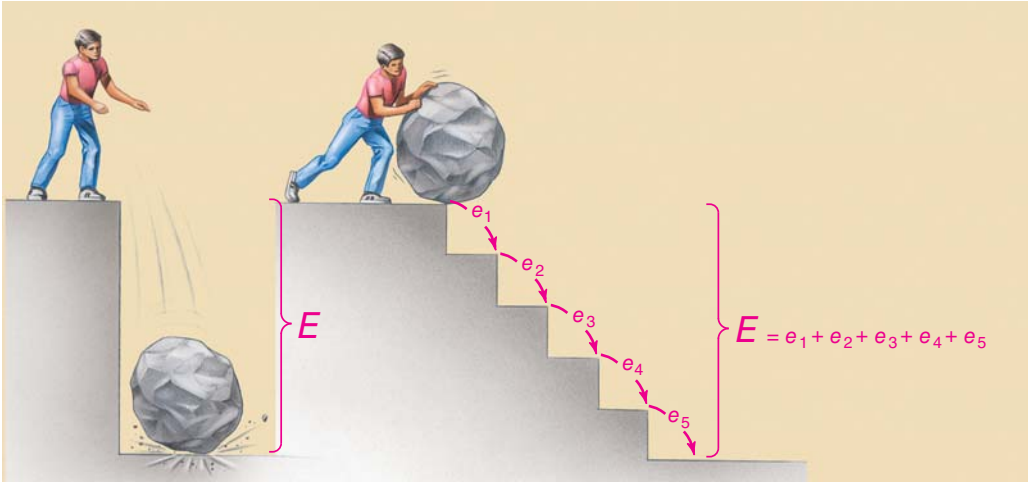


FIGURA 8-1 Cambios en la energía libre
La liberación de la energía de una molécula de glucosa es análoga a la liberación de energía de un objeto que cae. La energía total liberada (*E*) es la misma si se produce todo de una vez o en una serie de pasos.

4 Sumar o contabilizar la energía capturada (en forma de ATP, NADH y $FADH_2$) en cada etapa de la respiración aeróbica.

5 Definir *quimiosmosis* y explicar cómo se establece un gradiente de protones a través de la membrana mitocondrial interna.

6 Describir el proceso por el cual el gradiente de protones impulsa la síntesis de ATP en la quimiosmosis.

Las reacciones químicas de la respiración aeróbica de la glucosa se agrupan en cuatro etapas (**FIGURA 8-2** y **TABLA 8-1**; vea también el resumen de las ecuaciones al final del capítulo). En las eucariotas, la primera etapa (glucólisis) se presenta en el citosol, y las etapas restantes ocurren dentro de las mitocondrias. La mayoría de las bacterias y arqueas también realizan estos procesos, pero debido a que las células procariotas carecen de mitocondrias, las reacciones de la respiración aeróbica se producen en el citosol y en asociación con la membrana plasmática.

1. *Glucólisis*. Una molécula de glucosa de seis carbonos se convierte en dos moléculas de piruvato[1] de tres carbonos. Parte de la energía de la glucosa se captura con la formación de dos tipos de portado-

[1]El piruvato y muchos otros compuestos que se forman en la respiración celular se encuentran como aniones en el pH normal de la célula. A veces se asocian con el H^+ para formar ácidos. Por ejemplo, el piruvato forma ácido pirúvico. En algunos libros de texto estos compuestos se presentan en la forma de ácido.

PUNTO CLAVE Las etapas de la respiración aeróbica se producen en lugares específicos.

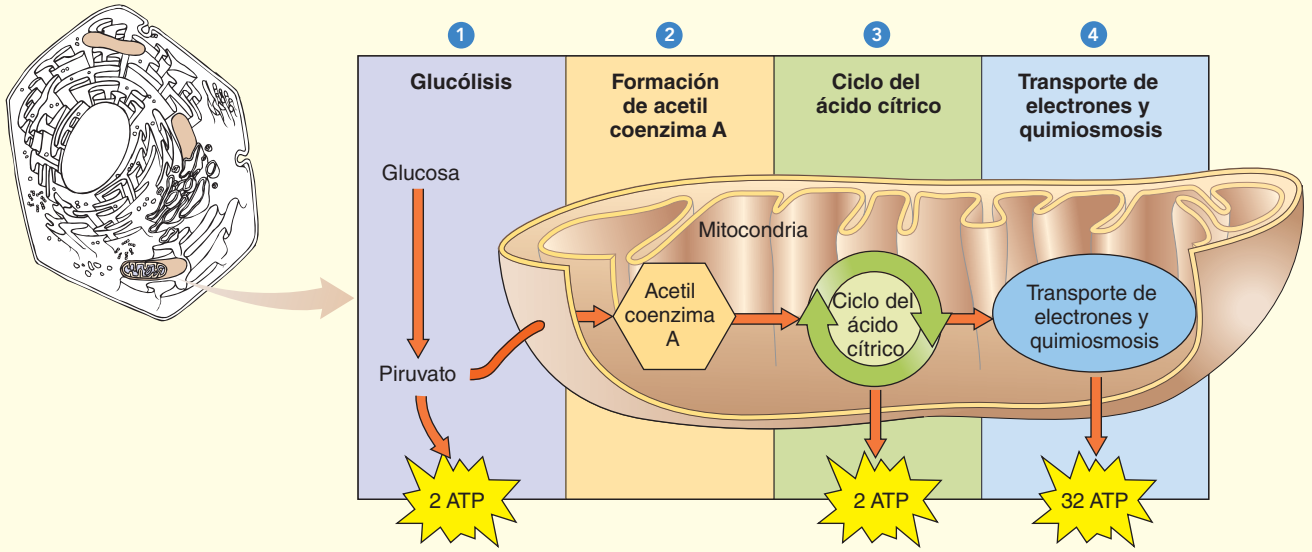


FIGURA 8-2 ***Animada*** **Las cuatro etapas de la respiración aeróbica**

La glucólisis, la primera etapa de la respiración aeróbica, se produce en el citosol. El piruvato, producto de la glucólisis, entra en la mitocondria, donde la respiración celular continúa con la formación de acetil coenzima A (acetil CoA), el ciclo del ácido cítrico, y el transporte de electrones y la quimiosmosis. La mayor parte del ATP se sintetiza por quimiosmosis.

TABLA 8-1 Resumen de la respiración aeróbica

Etapa	Resumen	Algunos materiales al inicio	Algunos productos al final
1. Glucólisis (en el citosol)	Serie de reacciones en las que la glucosa se degrada a piruvato; con una ganancia neta de 2 moléculas de ATP; los átomos de hidrógeno se transfieren a los portadores; puede ocurrir anaeróbicamente	Glucosa, ATP, NAD^+, ADP, P_i	Piruvato, ATP, NADH
2. Formación de acetil CoA (en las mitocondrias)	El piruvato se degrada y se combina con la coenzima A para formar acetil CoA; los átomos de hidrógeno se transfieren a los portadores; se libera CO_2	Piruvato, coenzima A, NAD^+	Acetil CoA, CO_2, NADH
3. Ciclo del ácido cítrico (en las mitocondrias)	Serie de reacciones en las que la parte acetil del acetil CoA se degrada a CO_2; los átomos de hidrógeno se transfieren a los portadores; se sintetiza ATP	Acetil CoA, H_2O, NAD^+, FAD, ADP, P_i	CO_2, NADH, $FADH_2$, ATP
4. Transporte de electrones y quimiosmosis (en las mitocondrias)	Cadena de varias moléculas de transporte de electrones; los electrones pasan a lo largo de la cadena; la energía liberada se utiliza para formar un gradiente de protones; el ATP se sintetiza a medida que los protones se difunden hacia abajo del gradiente; el oxígeno es el receptor final de electrones	NADH, $FADH_2$, O_2, ADP, P_i	ATP, H_2O, NAD^+, FAD

res de energía, ATP y NADH.[2] Vea el capítulo 7 para revisar cómo el ATP suministra energía mediante la transferencia de un grupo fosfato (vea las figuras 7-5 y 7-6). La NADH es una molécula reducida que transfiere energía mediante la donación de electrones, provenientes de un átomo de hidrógeno (vea la figura 7-7).

2. *Formación de acetil coenzima A*. Cada piruvato entra a la mitocondria y se oxida a un grupo de dos carbonos (el acetato). Luego se combina con la coenzima A, formando acetil coenzima A. Se produce NADH y el dióxido de carbono se libera como un producto de desecho.
3. *El ciclo del ácido cítrico*. El grupo acetato de la acetil coenzima A se combina con una molécula de cuatro carbonos (el oxaloacetato) para formar una molécula de seis carbonos (el citrato). En el curso del ciclo, el citrato se recicla a oxaloacetato, y el dióxido de carbono se libera como un producto de desecho. La energía se captura en forma de ATP y se reducen los compuestos de alta energía, NADH y $FADH_2$ (vea el capítulo 7 para revisar $FADH_2$).
4. *Transporte de electrones y quimiosmosis.* Los electrones eliminados de la glucosa en las etapas anteriores se transfieren del NADH y del $FADH_2$ a una cadena de compuestos aceptores de electrones. Como los electrones se pasan de un aceptor de electrones a otro, parte de su energía se utiliza para transportar iones de hidrógeno (protones) a través de la membrana mitocondrial interna, formando un gradiente de protones. En un proceso conocido como *quimiosmosis* (que se describe más adelante), la energía de este gradiente de protones se utiliza para producir ATP.

La mayoría de las reacciones implicadas en la respiración aeróbica son uno de los tres tipos: deshidrogenaciones, descarboxilaciones, y los que de manera informal se categorizan como las reacciones de preparación. Las **deshidrogenaciones** son reacciones en las que dos átomos de hidrógeno (en realidad, 2 electrones más 1 o 2 protones) son eliminados del sustrato y transferidos a la NAD^+ o al FAD. Las **descarboxilaciones** son reacciones en las que se elimina una parte de un grupo carboxilo (—COOH) del sustrato como una molécula de CO_2. El dióxido de carbono que exhala una persona con cada respiración se deriva de las descarboxilaciones que se producen en las células. El resto de las reacciones son de preparación en las que las moléculas se someten a reordenamientos y otros cambios de manera que puedan someterse a deshidrogenaciones adicionales o descarboxilaciones. Al examinar las reacciones individuales de la respiración aeróbica, se encontrará con estos tres tipos básicos.

Para hacer un seguimiento de las reacciones de la respiración aeróbica, ayuda el hacer algun conteo conforme avanza. Debido a que la glucosa es el material inicial, es útil expresar los cambios por unidad de glucosa. Se prestará atención especial a los cambios en el número de átomos de carbono por molécula y a los pasos en los que ocurre algún tipo de transferencia de energía.

En la glucólisis, la glucosa produce dos piruvatos

La palabra *glucólisis* proviene de las palabras griegas que significan "división o rompimiento de azúcar", que se refiere al hecho de que el azúcar glucosa se metaboliza. La glucólisis no requiere oxígeno y ocurre bajo condiciones aeróbicas o anaeróbicas. La **FIGURA 8-3** muestra una visión simplificada de la glucólisis, en la que una molécula de glucosa que consiste en seis carbonos se convierte en dos moléculas de **piruvato**, de tres carbonos. Parte de la energía de la glucosa se captura, hay una producción neta de dos moléculas de ATP y dos moléculas de NADH. Las reacciones de la glucólisis tienen lugar en el citosol, donde los reactivos necesarios, tales como ADP, NAD^+, y el fosfato inorgánico, flotan libremente y se usan cuando se necesitan.

La ruta de la glucólisis consiste en una serie de reacciones, cada una de las cuales se cataliza por una enzima específica (**FIGURA 8-4**, páginas 178 y 179). La glucólisis se divide en dos grandes fases: la primera incluye las reacciones endergónicas que requieren ATP, y la segunda las reacciones exergónicas que producen ATP y NADH.

La primera fase de la glucólisis requiere una inversión de ATP

La primera fase de la glucólisis se llama a veces "fase de inversión de energía" (vea la figura 8.4, pasos 1 a 5). La glucosa es una molécula relativamente estable y no se descompone con facilidad. En dos **reacciones de fosforilación** independientes, un grupo fosfato se transfiere del ATP al azúcar. El azúcar que resulta fosforilado (fructosa-1,6-bifosfato) es menos estable y se rompe enzimáticamente en dos moléculas de tres carbonos, la dihidroxiacetona fosfato y el gliceraldehído-3-fosfato (G3P). La dihidroxiacetona fosfato se convierte enzimáticamente a G3P, por lo que los productos en este punto de la glucólisis son dos moléculas de G3P por glucosa. Se puede resumir esta parte de la glucólisis de la siguiente manera:

$$\underset{\text{Compuesto de seis carbonos}}{\text{glucosa}} + 2\ \text{ATP} \longrightarrow \underset{\text{Compuesto de tres carbonos}}{2\ \text{G3P}} + 2\ \text{ADP}$$

La segunda fase de la glucólisis produce NADH y ATP

La segunda fase de la glucólisis se llama a veces la "fase de captura de energía" (vea la figura 8.4, pasos 6 a 10). Cada G3P se convierte en piruvato. En el primer paso de este proceso, cada G3P se oxida por la eliminación de 2 electrones (como parte de dos átomos de hidrógeno). Éstos inmediatamente se combinan con la molécula portadora de hidrógeno, NAD^+:

$$\underset{\text{Oxidado}}{NAD^+} + \underset{\text{(de G3P)}}{2\ H} \longrightarrow \underset{\text{Reducido}}{NADH} + H^+$$

Debido a que hay dos moléculas de G3P por cada glucosa, se forman dos NADH. La energía de los electrones transportados por NADH se usa después para formar ATP. Este proceso se analiza en conjunto con la cadena de transporte de electrones.

En dos de las reacciones que conducen a la formación del piruvato, el ATP se forma cuando un grupo fosfato se transfiere al ADP de un intermediario fosforilado (vea la figura 8-4, pasos 7 y 10). Este proceso se llama **fosforilación a nivel del sustrato**. Observe que en la fase de inversión de energía de la glucólisis se consumen dos moléculas de ATP, pero en la fase de captura de energía se producen cuatro moléculas de ATP. Por lo tanto, la glucólisis produce una ganancia de energía neta de *dos* ATP por glucosa.

Podemos resumir la fase de captura de energía de la glucólisis de la siguiente manera:

$$2\ \text{G3P} + 2\ NAD^+ + 4\ \text{ADP} \longrightarrow 2\ \text{piruvato} + 2\ \text{NADH} + 4\ \text{ATP}$$

[2]Aunque la forma correcta de escribir la forma reducida de NAD^+ es NADH + H^+, por simplicidad se presenta la forma reducida como NADH en todo el libro.

PUNTO CLAVE La glucólisis incluye tanto la inversión como la captura de energía.

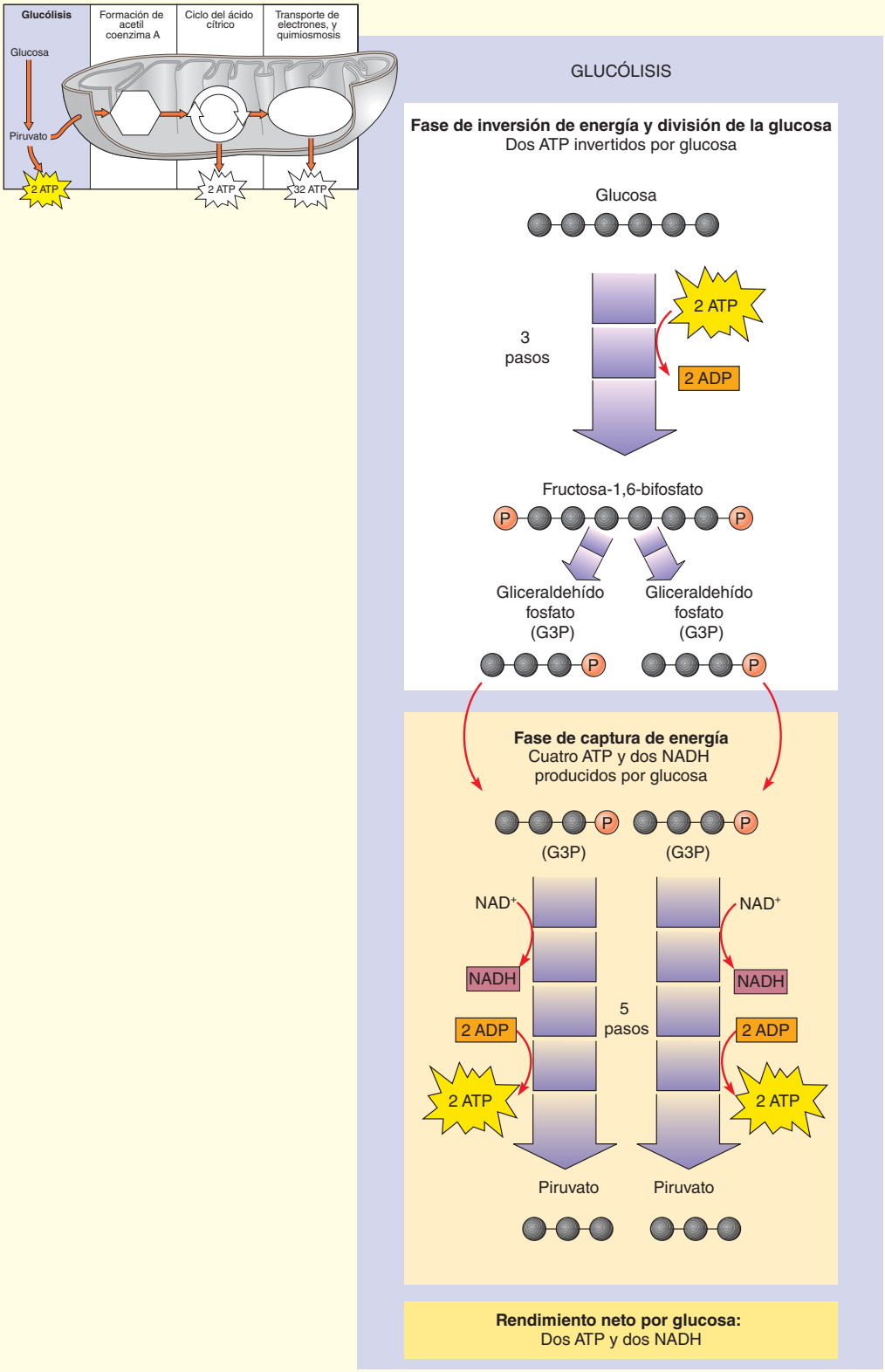


FIGURA 8-3 *Animada* Una visión general de la glucólisis

Las esferas negras representan átomos de carbono. La fase de la inversión de energía de la glucólisis da lugar a la división de azúcar; el ATP y el NADH se producen durante la fase de la captura de energía. Durante la glucólisis, cada molécula de glucosa se convierte en dos piruvatos, con un rendimiento neto de dos moléculas de ATP y dos moléculas de NADH.

El piruvato se convierte en acetil CoA

En las eucariotas, las moléculas de piruvato formadas en la glucólisis entran en la mitocondria, donde se convierten en **acetil coenzima A (acetil CoA)**. Estas reacciones se producen en el citosol de las procariotas aerobias. En esta serie de reacciones, el piruvato sufre un proceso conocido como **descarboxilación oxidativa**. Primero, un grupo carboxilo se elimina como dióxido de carbono, que se difunde fuera de la célula (**FIGURA 8-5**). Después el fragmento restante de dos carbonos se oxida, y la NAD^+ acepta los electrones eliminados durante la oxidación. Por último, el fragmento de dos carbonos oxidados, un grupo acetilo, se une a la **coenzima A**, produciendo acetil CoA. El *piruvato deshidrogenasa* es la enzima que cataliza estas reacciones, es un complejo multienzimático enorme ¡qué consiste en 72 cadenas de polipéptidos! Recuerde del capítulo 7 que la coenzima A transfiere grupos derivados de ácidos orgánicos. En este caso, la coenzima A transfiere un grupo acetilo, que está relacionado con el ácido acético. La coenzima A se fabrica en la célula a partir de una de las vitaminas B, el ácido pantoténico.

La reacción total para la formación de la acetil coenzima A es:

$$2\ \text{piruvato} + 2\ NAD^+ + 2\ CoA \longrightarrow 2\ \text{acetil CoA} + 2\ NADH + 2\ CO_2$$

Observe que la molécula de glucosa original ha sido parcialmente oxidada, produciendo dos grupos acetilo y dos moléculas de CO_2. Los electrones eliminados han reducido las moléculas de NAD^+ a NADH. En este punto de la respiración aeróbica, se han formado cuatro moléculas de NADH como resultado del catabolismo de una sola molécula de glucosa: dos durante la glucólisis y dos durante la formación de acetil CoA a partir del piruvato. Recuerde que estas moléculas de NADH se utilizarán más adelante (durante el transporte de electrones) para formar más moléculas de ATP.

El ciclo del ácido cítrico oxida la acetil CoA

El **ciclo del ácido cítrico** también se conoce como el **ciclo de ácido tricarboxílico (TCA)** y el **ciclo de Krebs**, en honor del bioquímico alemán Hans Krebs, quien reunió las contribuciones acumuladas de muchos científicos y detalló el ciclo en la década de 1930. Recibió por esta contribución el Premio Nobel de Fisiología o Medicina en 1953. En la **FIGURA 8-6**, página 180, se presenta una descripción simplificada del ciclo del ácido cítrico, que tiene lugar en la matriz mitocondrial. Los ocho pasos del ciclo del ácido cítrico se muestran en la **FIGURA 8-7,** página 181. Una enzima específica cataliza cada reacción.

La primera reacción del ciclo se produce cuando la acetil CoA transfiere su grupo acetilo de dos carbonos al compuesto aceptor **oxaloacetato** de cuatro carbonos, formando el **citrato**, un compuesto de seis carbonos.

oxaloacetato	+	acetil-CoA	⟶	citrato	+	CoA
Compuesto de cuatro-carbonos		Compuesto de dos-carbonos		Compuesto de seis-carbonos		

El citrato entonces pasa por una serie de transformaciones químicas, perdiendo primero uno y después un segundo grupo carboxilo en forma de CO_2. Un ATP se forma (por un grupo acetilo) por fosforilación a nivel del sustrato. La mayor parte de la energía proporcionada por los pasos oxidativos del ciclo se transfiere como electrones ricos en energía al NAD^+, formando NADH. Por cada grupo acetilo que entra en el ciclo del ácido cítrico, se producen tres moléculas de NADH (pasos 3, 4 y 8). Los electrones se transfieren también al receptor de electrones FAD, formando $FADH_2$.

En el avance del ciclo del ácido cítrico, dos moléculas de CO_2 y el equivalente de ocho átomos de hidrógeno (8 protones y 8 electrones) se eliminan, formando tres NADH y un $FADH_2$. Puede preguntarse por qué se generan más equivalentes de hidrógeno por estas reacciones que las que ingresaron al ciclo con la molécula de acetil CoA. Estos átomos de hidrógeno provienen de las moléculas de agua que se agregaron durante las reacciones del ciclo. Las cantidades de CO_2 producidas por los dos átomos de carbono del grupo acetilo que entraron al ciclo del ácido cítrico. Al final de cada ciclo, el oxaloacetato de cuatro carbonos ha sido regenerado, y continúa el ciclo.

Dado que dos moléculas de acetil CoA son producidas a partir de cada molécula de glucosa, se requieren dos ciclos por molécula de glucosa. Después de dos vueltas del ciclo, la glucosa original ha perdido todos sus átomos de carbono y se puede considerar que ha sido consumida completamente. En resumen, el ciclo del ácido cítrico produce cuatro CO_2, seis NADH, dos $FADH_2$ y dos ATP por molécula de glucosa.

En este punto de la respiración aeróbica, sólo cuatro moléculas de ATP se han formado por glucosa mediante fosforilación a nivel del sustrato: dos durante la glucólisis y dos durante el ciclo del ácido cítrico. La mayor parte de la energía de la molécula de glucosa original está en forma de electrones de alta energía en el NADH y el $FADH_2$. Su energía se utilizará para sintetizar ATP adicional a través de la cadena transportadora de electrones y quimiosmosis.

La cadena de transporte de electrones está acoplada a la síntesis de ATP

La cadena de transporte de electrones (CTE) se considera el destino de todos los electrones eliminados de una molécula de glucosa durante los procesos de glucólisis, formación de acetil CoA, y ciclo del ácido cítrico. Recuerde que estos electrones se transfirieron como parte de los átomos de hidrógeno a los aceptores NAD^+ y FAD, formando NADH y $FADH_2$. Estos compuestos reducidos ahora entran en la **cadena de transporte de electrones**, en donde los electrones de alta energía de los átomos de hidrógeno son transportados de un aceptor a otro. Conforme los electrones pasan a lo largo de una serie de reacciones redox exergónicas, parte de su energía se utiliza para impulsar la síntesis del ATP, que es un proceso endergónico. Debido a que la síntesis de ATP (por la fosforilación del ADP) está acoplada a las reacciones redox en la cadena de transporte de electrones, todo el proceso se conoce como **fosforilación oxidativa**.

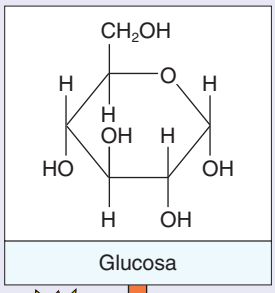
La cadena de transporte electrónico transfiere electrones del NADH y $FADH_2$ al oxígeno

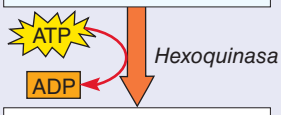
La cadena de transporte de electrones esta conformada por una serie de portadores de electrones incrustados en la membrana mitocondrial interna de las eucariotas y en la membrana plasmática de las procariotas aerobias. Al igual que NADH y $FADH_2$, cada portador existe en una forma oxidada o en una forma reducida. Los electrones pasan por la cadena transportadora de electrones en una serie de reacciones redox que funciona como una brigada de cubetas, la antigua cadena humana en la que las personas pasaban cubetas de agua de un arroyo de una a otra, hasta un edificio que estaba en llamas. En la cadena de transporte de electrones, cada molécula receptora alternadamente se reduce cuando acepta electrones y se oxida a medida que los cede. Los electrones que entran en la cadena de transporte de electrones tienen un contenido energético relativamente alto. Pierden parte de su energía en cada paso conforme pasan a lo largo de la cadena de portadores de electrones (al igual que parte del agua se derrama de la cubeta, cuando se pasa de una persona a otra).

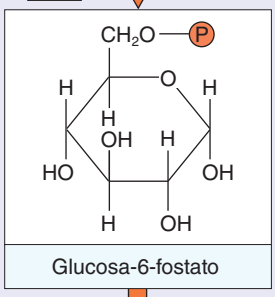
FIGURA 8-4 Una vista detallada de la glucólisis

Una enzima específica cataliza cada una de las reacciones en la glucólisis. Observe el rendimiento neto de dos moléculas de ATP y dos moléculas de NADH. (Las líneas onduladas negras indican enlaces que permiten a los fosfatos transferirse fácilmente a otras moléculas, en este caso, el ADP).

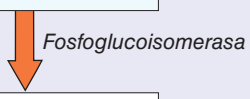
Fase de inversión de energía y división de la glucosa
Dos moléculas de ATP son invertidas por cada molécula de glucosa

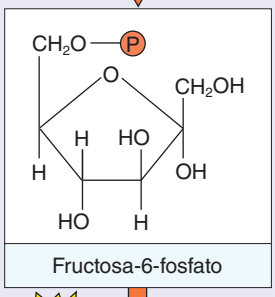




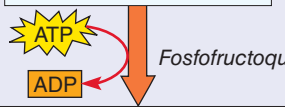


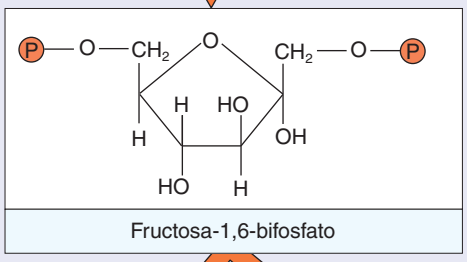
1 La glucólisis comienza con la reacción de preparación en la que la glucosa recibe el grupo fosfato de la molécula de ATP. El ATP sirve como fuente tanto de fosfato como de energía necesaria para unir el fosfato a la molécula de glucosa. (Una vez que se consume el ATP, se convierte en ADP y se une al grupo del ADP de la célula hasta convertirse de nuevo en ATP). La glucosa fosforilada se conoce como glucosa-6-fosfato. (Observe que el fosfato está unido a su átomo de carbono 6). La fosforilación de la glucosa la hace químicamente más reactiva.



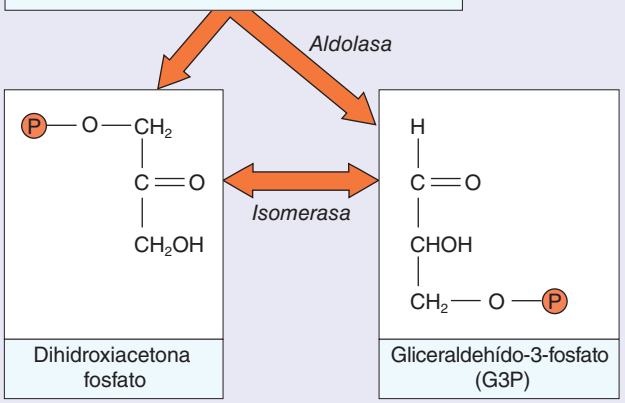


2 La glucosa-6-fosfato se somete a otra reacción de preparación, reorganizando sus átomos de hidrógeno y oxígeno. En esta reacción la glucosa-6-fosfato se convierte en su isómero, la fructosa-6-fosfato.





3 Ahora, otro ATP dona fosfato a la molécula, formando fructosa-1,6-bifosfato. Hasta el momento, se han invertido en el proceso dos moléculas de ATP, sin ningún tipo de producto. Los grupos fosfato están ahora unidos a los carbonos 1 y 6, y la molécula de glucosa está lista para ser dividida.



4 La fructosa-1,6-bifosfato se divide entonces en dos azúcares de 3 carbonos, el gliceraldehído-3-fosfato (G3P) y la dihidroxiacetona fosfato.

5 La dihidroxiacetona fosfato se convierte enzimáticamente a su isómero, gliceraldehído-3-fosfato, para aumentar el metabolismo en la glucólisis.

Dos gliceraldehído-3-fosfato (G3P) de la parte inferior de la página anterior

Fase de captura de energía
Cuatro moléculas de ATP y dos de NADH son producidas por cada molécula de glucosa

2 NAD^+ → 2 NADH

Gliceraldehído-3-fosfato deshidrogenasa

P_i

Dos 1,3-difosfoglicerato

6 Cada molécula de gliceraldehído-3-fosfato se somete a deshidrogenación, con el NAD^+ como aceptor de hidrógeno. El producto de esta reacción muy exergónica es el fosfoglicerato, que reacciona con el fosfato inorgánico presente en el citosol para producir 1,3-difosfoglicerato.

2 ADP → 2 ATP

Fosfogliceroquinasa

Dos 3-fosfoglicerato

7 Uno de los fosfatos de 1,3-difosfoglicerato reacciona con el ADP para formar ATP. Esta transferencia de fosfato del intermediario fosforilado al ATP se conoce como fosforilación a nivel del sustrato.

Fosfogliceromutasa

Dos 2-fosfoglicerato

8 El 3-fosfoglicerato se reordena por acción enzimática a 2-fosfoglicerato, cambiando la posición del grupo fosfato. Ésta es una reacción de preparación.

2 H_2O

Enolasa

Dos fosfoenol-piruvato

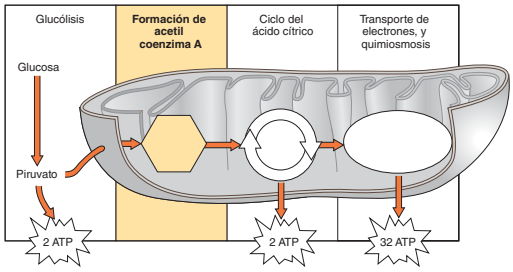
9 Ahora, se elimina la molécula de agua, lo que resulta en la formación del doble enlace. El producto, fosfoenol-piruvato (PEP), tiene un grupo fosfato unido por un enlace inestable (*línea ondulada*).

2 ADP → 2 ATP

Piruvatoquinasa

Dos piruvatos

10 Cada una de dos moléculas de PEP transfiere su grupo fosfato al ADP para producir ATP y piruvato. Ésta es una reacción de fosforilación a nivel del sustrato.



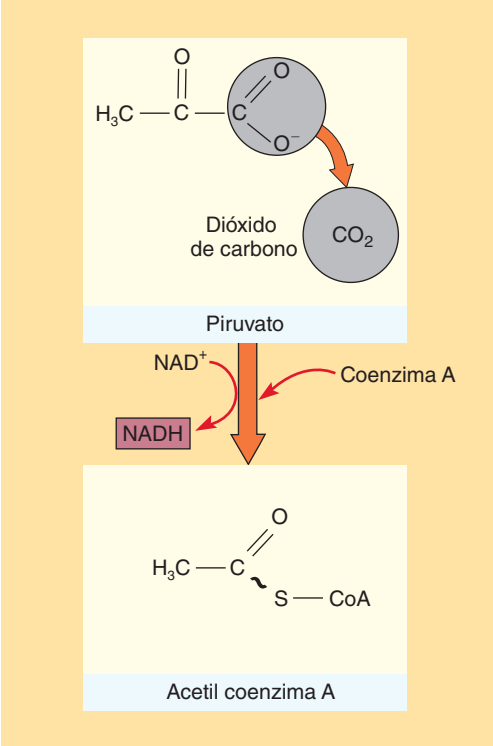


FIGURA 8-5 La formación de acetil CoA

Esta serie de reacciones se cataliza por el complejo multienzimático piruvato deshidrogenasa. El piruvato, una molécula de tres carbonos que es el producto final de la glucólisis, entra en la mitocondria y es sometido a descarboxilación oxidativa. Primero, el grupo carboxilo separa el dióxido de carbono. Después, el fragmento restante de dos carbonos se oxida, y sus electrones se transfieren al NAD^+. Por último, el grupo oxidado de dos carbonos (un grupo acetilo), se une a la coenzima A. La CoA tiene un átomo de azufre que forma un enlace, (una línea negra ondulada) con el grupo acetilo. Cuando este enlace se rompe, el grupo acetilo se puede fácilmente transferir a otra molécula.

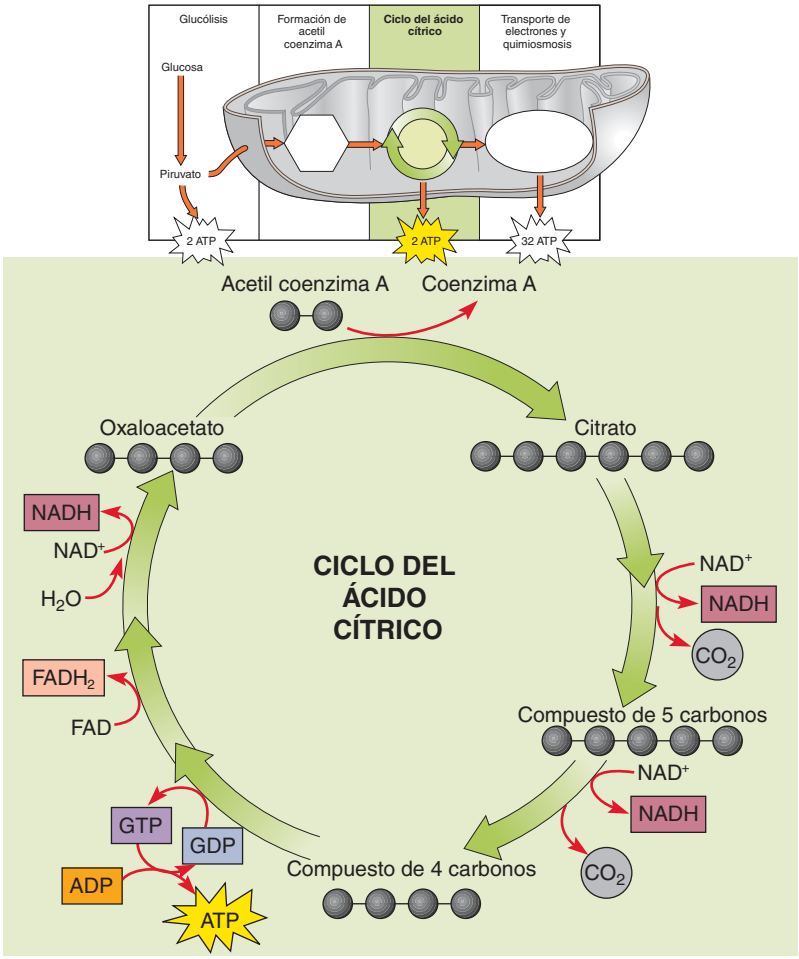


FIGURA 8-6 *Animada* Vista general del ciclo del ácido cítrico

Por cada glucosa, dos grupos acetilo entran en el ciclo del ácido cítrico (*parte superior*). Cada grupo acetilo de dos carbonos se combina con un compuesto de cuatro carbonos, el oxaloacetato, para formar el citrato compuesto de seis carbonos. Se eliminan dos moléculas de CO_2, y la energía se captura como un ATP, tres NADH y un $FADH_2$ por grupo acetilo (o dos ATP, seis NADH y dos $FADH_2$ por cada molécula de glucosa).

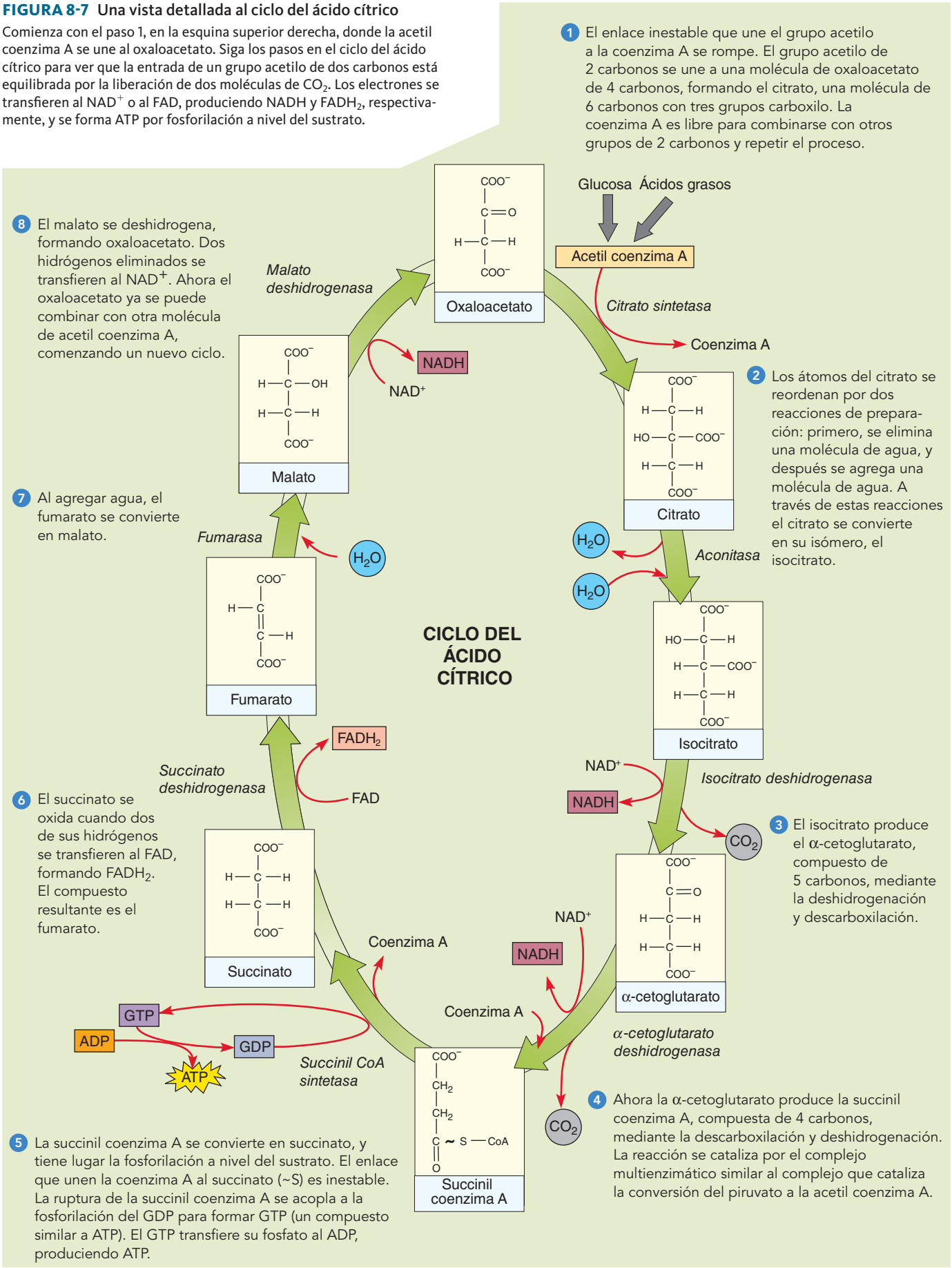
Los miembros de la cadena de transporte de electrones incluyen la flavo-proteína *mononucleótido de flavina* (*FMN*), el lípido *ubiquinona* (también llamada *coenzima Q* o *CoQ*), varias *sulfoproteínas de hierro*, y un grupo estrechamente relacionado con las proteínas que contiene hierro llamado *citocromos* (**FIGURA 8-8**). Cada portador de electrones tiene un mecanismo diferente para aceptar y transportar electrones. Conforme los citocromos aceptan y donan electrones, por ejemplo, la carga sobre el átomo de hierro, que es la parte portadora de electrones de los citocromos, se alterna entre Fe^{2+} (reducido) y Fe^{3+} (oxidado).

Los científicos han extraído y purificado de la cadena transportadora de electrones de la membrana mitocondrial interna, cuatro grandes complejos proteínicos distintos, o grupos de receptores (aceptores). El *complejo I* (*NADH-ubiquinona oxidorreductasa*) acepta los electrones de las moléculas de NADH que se produjeron durante la glucólisis, la formación de acetil CoA y el ciclo del ácido cítrico. El *complejo II* (*la succinato-ubiquinona reductasa*) acepta los electrones de las moléculas de $FADH_2$ que se produjeron durante el ciclo del ácido cítrico. Ambos complejos I y II producen el mismo producto, la ubiquinona reducida, que es el sustrato del *complejo III* (*la ubiquinona-citocromo c oxidorreductasa*). Es decir, el complejo III acepta electrones de la ubiquinona reducida y los pasa al citocromo *c*. El *complejo IV* (*la citocromo c oxidasa*) acepta los electrones de citocromo *c* y utiliza estos electrones para reducir el oxígeno molecular, formando agua en el proceso. Los electrones simultáneamente se unen con los protones del medio circundante para formar hidrógeno, y la reacción química entre el hidrógeno y el oxígeno produce agua.

Debido a que el oxígeno es el aceptor final de los electrones en la cadena de transporte de electrones, los organismos que respiran aeróbicamente requieren oxígeno. ¿Qué sucede cuando las células que son aerobias estrictas son privadas de oxígeno? El último citocromo en la cadena mantiene sus electrones cuando no hay oxígeno disponible para aceptarlas. Cuando esto ocurre, cada molécula aceptora en la cadena conserva sus electrones (cada uno permanece en su estado reducido) y la cadena completa bloquea todos los caminos de regreso al NADH.

FIGURA 8-7 Una vista detallada al ciclo del ácido cítrico

Comienza con el paso 1, en la esquina superior derecha, donde la acetil coenzima A se une al oxaloacetato. Siga los pasos en el ciclo del ácido cítrico para ver que la entrada de un grupo acetilo de dos carbonos está equilibrada por la liberación de dos moléculas de CO_2. Los electrones se transfieren al NAD^+ o al FAD, produciendo NADH y $FADH_2$, respectivamente, y se forma ATP por fosforilación a nivel del sustrato.



PUNTO CLAVE Los transportadores de electrones en la membrana mitocondrial interna transfieren electrones del NADH y el $FADH_2$ al oxígeno.

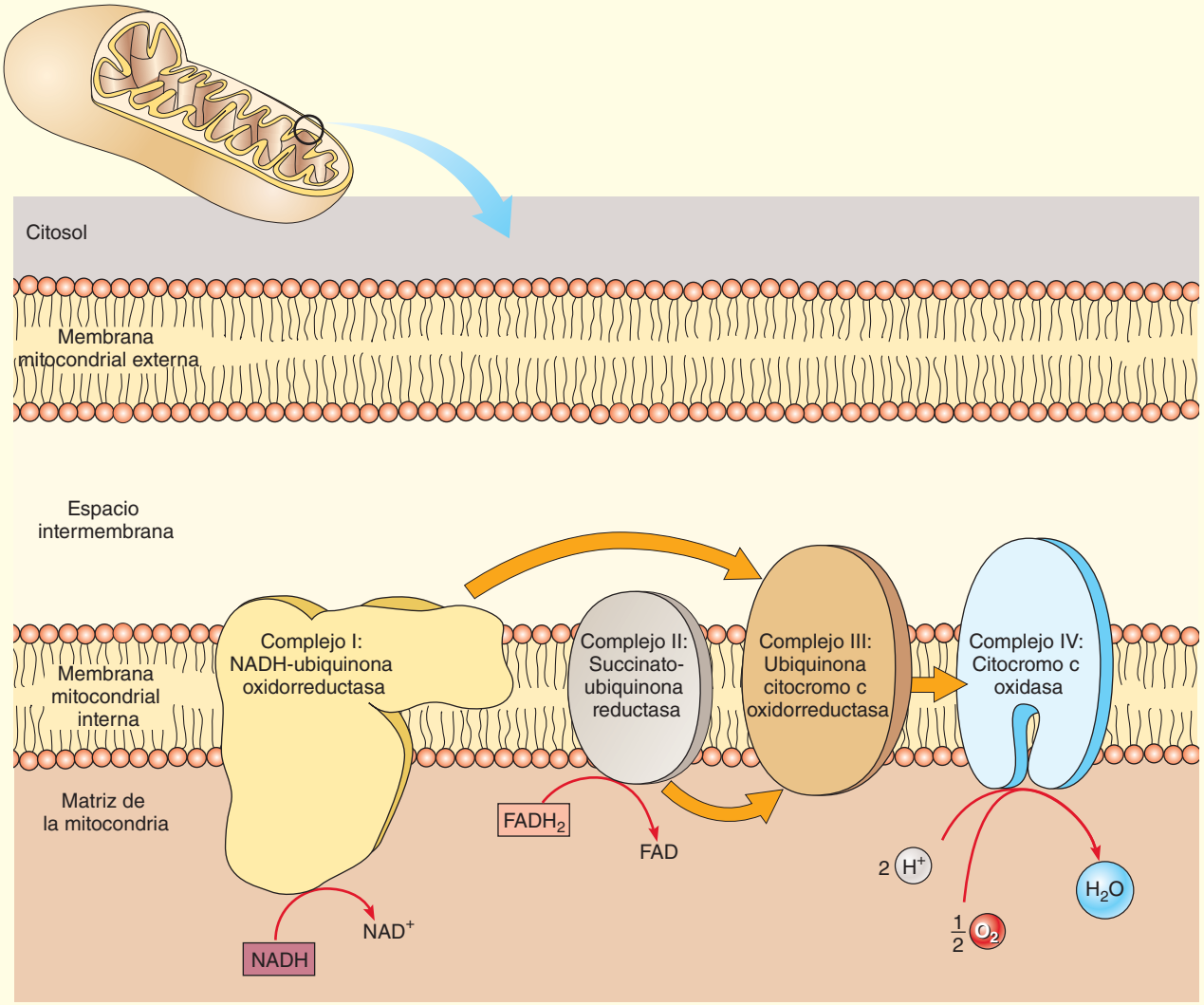


FIGURA 8-8 ***Animada*** **Una visión general de la cadena transportadora de electrones**

Los electrones caen a niveles de energía cada vez menor a medida que pasan a lo largo de los cuatro complejos de la cadena transportadora de electrones situados en la membrana mitocondrial interna. (Las flechas de color naranja indican el camino de los electrones). Los portadores dentro de cada complejo son alternativamente reducidos y oxidados, ya que aceptan y donan electrones. El aceptor terminal es el oxígeno; uno de los dos átomos de una molécula de oxígeno (escrito como $\frac{1}{2}O_2$) acepta 2 electrones, que se agregan a 2 protones del medio circundante para producir agua.

Debido a que la fosforilación oxidativa está acoplada al transporte de electrones, no se produce ATP adicional por medio de la cadena de transporte de electrones. La mayoría de las células de los organismos multicelulares no pueden vivir mucho tiempo sin oxígeno debido a que la pequeña cantidad de ATP que producen por sí mismos mediante la glucólisis es insuficiente para sostener los procesos vitales.

La falta de oxígeno no es el único factor que interfiere con la cadena de transporte de electrones. Algunos venenos, como el cianuro, inhiben la actividad normal de los citocromos. El cianuro se une fuertemente al hierro en el último citocromo en la cadena de transporte de electrones, por lo que es incapaz de transportar electrones al oxígeno. Esto bloquea el paso adicional de electrones a través de la cadena, y cesa la producción de ATP.

Aunque el flujo de electrones en el transporte de electrones está generalmente muy vinculado a la producción de ATP, algunos organismos desacoplan los dos procesos para producir calor (vea *Preguntas acerca de: Transporte de electrones y calor*).

El modelo quimiosmótico explica el acoplamiento de la síntesis de ATP al transporte de electrones, en la respiración aeróbica

Durante décadas, los científicos estaban conscientes de que la fosforilación oxidativa ocurre en las mitocondrias, y muchos experimentos les habían mostrado que la transferencia de 2 electrones de cada NADH al oxígeno (mediante la cadena de transporte de electrones) generalmente resulta en la producción de hasta tres moléculas de ATP. Sin embargo, durante mucho tiempo, la conexión entre la sínte-

Preguntas acerca de:

TRANSPORTE DE ELECTRONES Y CALOR

¿Cuál es la fuente del calor corporal? Esencialmente, es un subproducto de diversas reacciones exergónicas, en especial las que afectan a las cadenas de transporte de electrones en las mitocondrias. Algunos animales adaptados al frío, animales que hibernan y los animales recién nacidos producen cantidades inusualmente grandes de calor por el desacoplamiento del transporte de electrones en la producción de ATP. Estos animales tienen tejido adiposo (tejido en el que se almacena la grasa) que es café. El color café proviene del gran número de mitocondrias que se encuentran en estas células. Las membranas mitocondriales internas de estas mitocondrias contienen una proteína de desacoplamiento que produce un canal de protones pasivos a través de los cuales los protones fluyen a la matriz mitocondrial. Como consecuencia, la mayor parte de la energía de la glucosa se convierte en calor en lugar de energía química en forma de ATP.

Ciertas plantas, que generalmente no se consideran organismos "calientes" también tienen la capacidad de producir grandes cantidades de calor. Por ejemplo, la col fétida (*Symplocarpus foetidus*), que vive en los pantanos de América del Norte y en los bosques húmedos, florece generalmente durante febrero y marzo, cuando el suelo está todavía cubierto de nieve (vea la fotografía). Las mitocondrias desacopladas de la planta generan grandes cantidades de calor, permitiéndole fundir la nieve y atraer a los insectos polinizadores al vaporizar ciertas moléculas odoríferas del aire circundante. La temperatura de la flor de la col fétida es de 15° a 22°C (59° a 72°F) cuando el aire que la rodea es de –15° a 10°C (5° a 50°F). Las flores de la col fétida mantienen esta temperatura durante dos semanas o más. Otras plantas, como la filodendro de hoja dividida (*Philodendron selloum*) y el loto sagrado (*Nelumbo nucifera*) también generan calor cuando florecen y mantienen su temperatura dentro de límites precisos.

Algunas de las plantas generan tanto o más calor por gramo de tejido que los animales en vuelo, que se han considerado los mayores productores de calor en el mundo de los vivos. La planta europea conocida como Aro en España y como señores-y-damas en el Reino Unido (*Arum maculatum*) por ejemplo, produce 0.4 J (0.1 cal) de calor por segundo por gramo de tejido, mientras que un colibrí en vuelo produce 0.24 J (0.06 cal) por segundo por gramo de tejido.

Leonard Lee Rue III/Animals Animals

Col fétida (*Symplocarpus foetidus*)
Esta planta no sólo produce una cantidad significativa de calor cuando florece sino que también regula su temperatura dentro de un rango específico.

sis de ATP y el transporte de electrones permaneció como un misterio.

En 1961, Peter Mitchell, un bioquímico británico, propuso el *modelo quimiosmótico*, que estaba basado en sus experimentos y en consideraciones teóricas. Un tipo de experimento implicó el uso de bacterias como un sistema modelo (**FIGURA 8-9**). Debido a que la cadena de transporte de electrones respiratoria está localizada en la membrana plasmática de una célula bacteriana aerobia, la membrana plasmática bacteriana se puede considerar comparable a la membrana mitocondrial interna. Mitchell demostró que si las células bacterianas fueran colocadas en un ambiente ácido (es decir, un entorno con una alta concentración de iones de hidrógeno, o protones), las células sintetizarían ATP, aun cuando no hubiese transporte de electrones. Con base en éstos y otros experimentos, Mitchell propuso que el transporte de electrones y la síntesis de ATP están acoplados por medio de un gradiente de protones a través de la membrana mitocondrial interna en las eucariotas (o a través de la membrana plasmática de las bacterias). Su modelo era tan radical que no fue aceptado de inmediato, pero en 1978, se había acumulado tanta evidencia en apoyo de la **quimiosmosis** que Peter Mitchell recibió el Premio Nobel de Química.

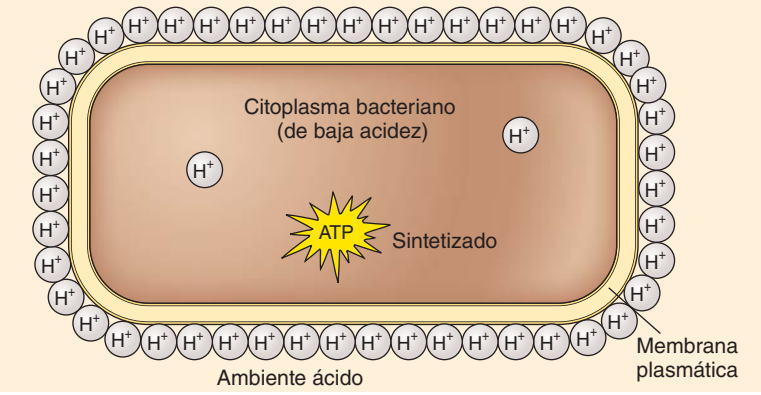
La cadena de transporte de electrones establece el gradiente de protones, parte de la energía liberada como electrones pasan por la cadena transportadora de electrones que se utiliza para mover protones (H^+) a través de una membrana. En las eucariotas los protones se mueven a través de la membrana mitocondrial

EXPERIMENTO CLAVE

PREGUNTA: ¿Cuál es el mecanismo de la fosforilación oxidativa?

HIPÓTESIS: Peter Mitchell propuso que la célula utiliza la energía liberada durante el transporte de electrones para crear un gradiente de protones a través de una membrana. La energía potencial inherente a dicho gradiente luego impulsa la síntesis de ATP.

EXPERIMENTO: Se colocaron las bacterias aerobias en un ambiente ácido (alta concentración de H^+), creando así un gradiente de protones a través de la membrana plasmática. Esto se hizo en condiciones en las que no se producen transporte de electrones.



RESULTADOS Y CONCLUSIÓN: Las bacterias sintetizaron ATP en ausencia de respiración aeróbica. Estos resultados apoyaron el punto de vista de Mitchell de que un gradiente de protones a través de una membrana constituye un eslabón esencial en la conversión de la energía eléctrica de la cadena transportadora de electrones a energía química en forma de ATP.

FIGURA 8-9 Evidencia para la quimiosmosis

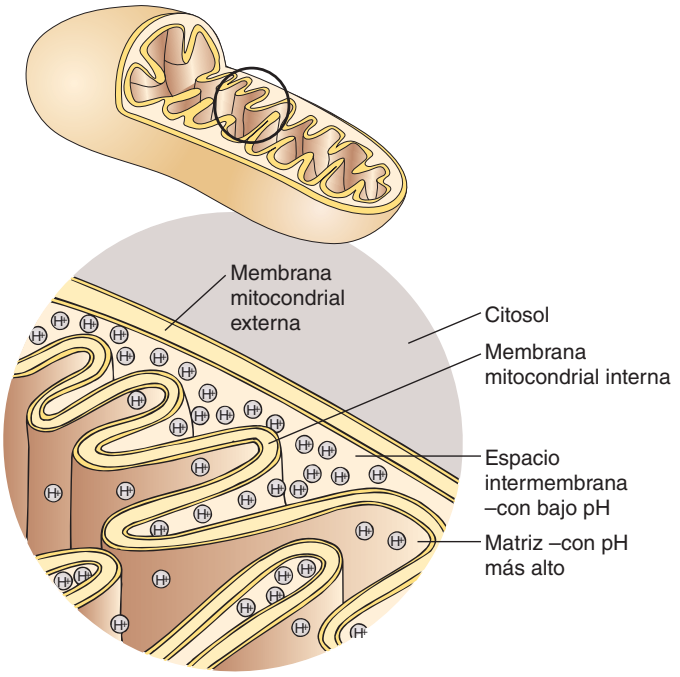


FIGURA 8-10 Acumulación de protones (H^+) dentro del espacio intermembranoso

Conforme los electrones se mueven en la cadena de transporte de electrones, los complejos de transporte de electrones mueven a los protones (H^+) de la matriz al espacio intermembranoso, creando un gradiente de protones. La alta concentración de H^+ en el espacio intermembranoso disminuye el pH.

interna en el espacio intermembranoso (**FIGURA 8-10**). Por tanto, la membrana mitocondrial interna se encuentra separando un espacio con una mayor concentración de protones (el espacio intermembranoso) del espacio con una menor concentración de protones (la matriz mitocondrial).

Los protones se mueven a través de la membrana mitocondrial interna, por tres de los cuatro complejos de transporte de electrones (complejos I, III y IV) (**FIGURA 8-11a**). Como el agua en una presa, el gradiente de protones resultante es una forma de energía potencial que se puede aprovechar a fin de proporcionar la energía para la síntesis de ATP.

La difusión de protones desde el espacio intermembranoso, donde están altamente concentrados, a través de la membrana mitocondrial interna, hacia la matriz de la mitocondria se limita a canales específicos formados por un quinto complejo enzimático, la **ATP sintasa**, una proteína transmembrana. Partes de estos complejos forman prolongaciones o crestas en la superficie interna de la membrana (aquella que reviste la matriz) y son visibles por microscopia electrónica (**FIGURA 8-11b**). La difusión de los protones hacia abajo de su gradiente, a través del complejo de la ATP sintasa, es exergónica porque la entropía del sistema aumenta. Este proceso exergónico proporciona la energía para la producción de ATP, aunque el mecanismo exacto de por qué la ATP sintasa cataliza la fosforilación del ADP aún no se conoce completamente.

En 1997, Paul Boyer de la Universidad de California en Los Ángeles y John Walker del laboratorio de Biología Molecular del Medical Research Council, Cambridge, Inglaterra, compartieron el Premio Nobel de Química por el descubrimiento de que las funciones de la ATP sintasa son inusuales. La evidencia experimental sugiere fuertemente que la ATP sintasa actúa como un motor molecular altamente eficiente: Durante la producción de ATP a partir del ADP y del fosfato inorgánico, una estructura central de la ATP sintasa gira, posiblemente en respuesta a la fuerza de protones que se mueven a través del complejo enzimático. Aparentemente la rotación altera la conformación de las subunidades catalíticas de manera que impulsa la síntesis de ATP.

La quimiosmosis es un mecanismo fundamental de acoplamiento de energía en las células, que permite a las reacciones redox exergónicas impulsar la reacción endergónica en la que se produce el ATP por fosforilación del ADP. En la fotosíntesis (que se analiza en el capítulo 9), se produce el ATP por un proceso similar.

La respiración aeróbica de una molécula de glucosa produce un máximo de 36 a 38 ATP

Enseguida se analizará en donde se captura la energía biológicamente útil producto de la respiración aeróbica y se calculará el rendimiento total de energía producida de la oxidación completa de la glucosa. En la **FIGURA 8-12** se resume la aritmética implicada.

1. En la glucólisis, la activación de la glucosa requiere la adición de grupos fosfatosa partir de 2 moléculas de ATP y se convierte por último a 2 piruvatos + 2 NADH + 4 ATP, produciendo una ganancia neta de 2 ATP.
2. Los 2 piruvatos se metabolizan a 2 acetil CoA + 2 CO_2 + 2 NADH.
3. En el ciclo del ácido cítrico, las moléculas de 2 acetil CoA se metabolizan a 4 CO_2 + 6 NADH + 2 $FADH_2$ + 2 ATP.

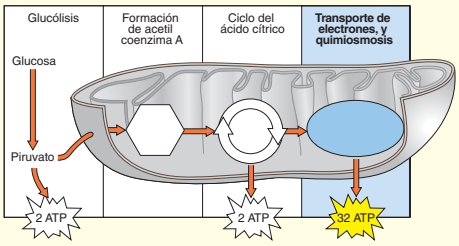
Debido a que la oxidación del NADH en la cadena de transporte de electrones produce hasta 3 ATP por molécula, el total de 10 moléculas de NADH puede producir hasta 30 ATP. Sin embargo, las 2 moléculas de NADH de la glucólisis, producen cada una 2 o 3 ATP. La razón es que ciertos tipos de células eucariotas deben gastar energía para el transporte del NADH producido por la glucólisis a través de la membrana mitocondrial (que se analizará en breve). Las células procariotas carecen de mitocondrias, por lo que no tienen necesidad de transportar moléculas de NADH. Por esta razón, las bacterias pueden generar 3 ATP por cada NADH, incluso los producidos durante la glucólisis. Así, el número máximo de ATP formado usando la energía del NADH es de 28 a 30.

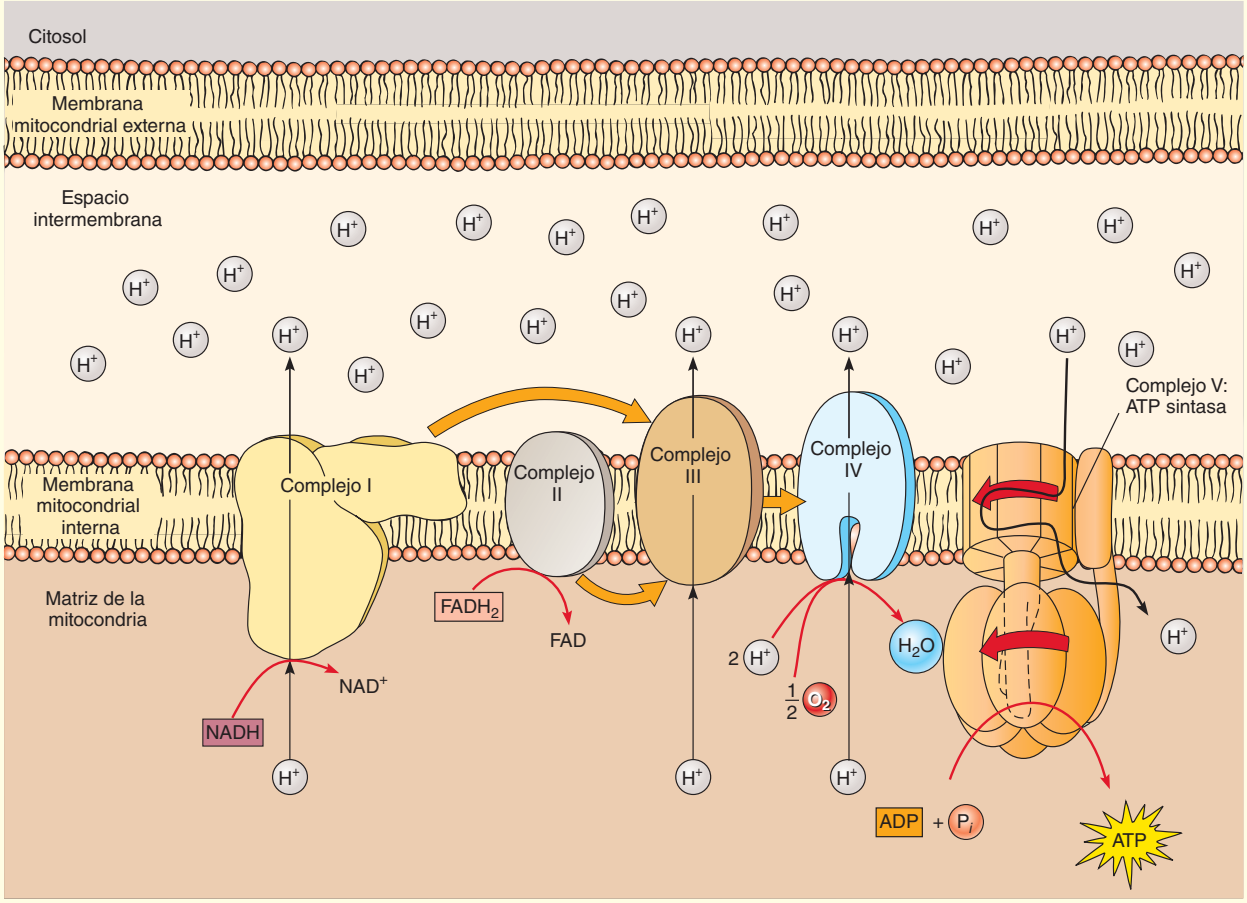
La oxidación del $FADH_2$ produce 2 ATP por molécula (recuerde que los electrones del $FADH_2$ entran en la cadena de transporte de electrones en un lugar diferente que los del NADH), por lo que las 2 moléculas de $FADH_2$ producidas en el ciclo del ácido cítrico producen 4 ATP.

4. Sumando todos los ATP (2 de la glucólisis, 2 del ciclo del ácido cítrico y 32 a 34 del transporte de electrones y de la quimiosmosis), se puede ver que el metabolismo aeróbico completo de una molécula de glucosa produce un máximo de 36 a 38 moléculas de ATP. La mayor parte del ATP se genera por la fosforilación oxidativa, que implica la cadena de transporte de electrones y la quimiosmosis. Sólo se forman 4 ATP por la fosforilación a nivel del sustrato en la glucólisis y en el ciclo del ácido cítrico.

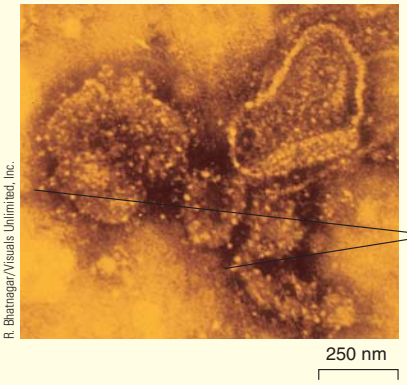
Se puede analizar la eficiencia del proceso global de la respiración aeróbica mediante la comparación de la energía libre capturada como ATP con la energía libre total en una molécula de glucosa. Recuerde del capítulo 6 que, aunque la energía calorífica no puede alimentar las reacciones biológicas, es conveniente medir la energía en forma de calor. Esto se hace mediante el uso de un calorímetro, un instrumento que mide el calor de una reacción. Se coloca una muestra en un compartimento rodeado por una cámara de agua. Conforme la muestra arde (se oxida), la temperatura del agua aumenta, proporcionando una medida del calor liberado durante la reacción.

PUNTO CLAVE La cadena de transporte de electrones forma un gradiente de concentración para el H^+, que se difunde a través de los complejos de la ATP sintasa, produciendo ATP.





(a) La cadena de transporte de electrones en la membrana mitocondrial interna incluye tres bombas de protones que se encuentran en tres de los cuatro complejos de transporte de electrones. (Las flechas de color naranja indican la ruta de electrones; y las flechas negras, la ruta de protones). La energía liberada durante el transporte de electrones se usa para el transporte de protones (H^+) de la matriz mitocondrial al espacio intermembranal, donde se acumula una alta concentración de protones. Los protones no pueden difundirse de nuevo en la matriz, excepto a través de canales especiales en la ATP sintasa en la membrana interna. El flujo de protones a través de la ATP sintasa proporciona la energía para la generación de ATP a partir del ADP y del fosfato inorgánico (P_i). En el proceso, la parte interna de la ATP sintasa rota (flechas rojas gruesas) como un motor.



(b) Esta MET muestra cientos de proyecciones de los complejos de la ATP sintasa a lo largo de la superficie de la membrana mitocondrial interna.

FIGURA 8-11 Un análisis detallado del transporte de electrones y la quimiosmosis

PUNTO CLAVE La mayor parte del ATP es producido por el transporte de electrones, y la quimiosmosis (fosforilación oxidativa)

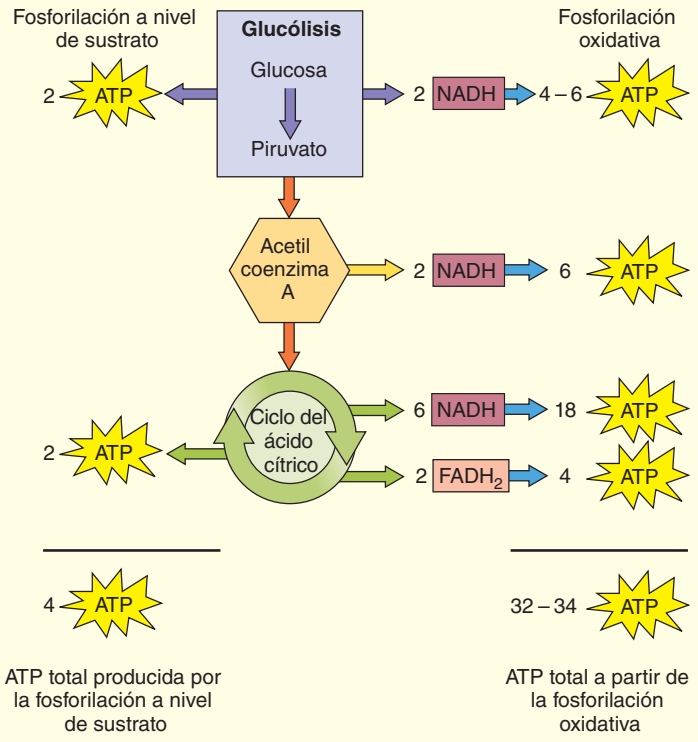


FIGURA 8-12 Producción de energía de la oxidación completa de la glucosa por respiración aeróbica

Cuando 1 mol de glucosa se quema en un calorímetro, unos 686 kcal (2870 kJ) se liberan en forma de calor. La energía libre que de manera temporal se ubica en los enlaces de fosfato del ATP es de aproximadamente 7.6 kcal (31.8 kJ) por mol. Cuando se generan de 36 a 38 ATP durante la respiración aeróbica de la glucosa, la energía libre atrapada en cantidades de ATP es de 7.6 kcal/mol × 36, o alrededor de 274 kcal (1146 kJ) por mol. Así, la eficiencia de la respiración aeróbica es de 274/686, o aproximadamente 40%. (En comparación, una planta de energía de vapor tiene una eficiencia de 35% a 36% en la conversión de su combustible energético en electricidad). El resto de la energía en la glucosa se libera en forma de calor.

Los sistemas de transporte mitocondriales recogen los electrones del NADH producidos en el citosol

La membrana mitocondrial interna no es permeable al NADH, que es una molécula grande. Por lo tanto, las moléculas de NADH producidas en el citosol durante la glucólisis no pueden difundirse dentro de la mitocondria para transferir sus electrones a la cadena transportadora de electrones. A diferencia del ATP y ADP, el NADH no tiene una proteína transportadora que lo lleve a través de la membrana. En cambio, varios sistemas han evolucionado para transferir sólo los *electrones* de NADH, y no a las moléculas de NADH mismas, dentro de la mitocondria.

En las células del hígado, riñón y corazón, un sistema de transporte especial transfiere los electrones desde el NADH a través de la membrana mitocondrial interna a una molécula de NAD^+ en la matriz. Estos electrones se transfieren a la cadena de transporte de electrones en la membrana mitocondrial interna, y hasta tres moléculas de ATP se producen por cada par de electrones.

En el músculo esquelético, el cerebro, y algunos otros tipos de células, opera otro tipo de transporte. Debido a que este transporte requiere más energía que el del hígado, el riñón y las células del corazón, los electrones están en un nivel de menor energía cuando entran en la cadena transportadora de electrones. Son aceptados por la ubiquinona en lugar de por el NAD^+ y así generan un máximo de 2 moléculas de ATP por par de electrones. Por esta razón, el número de ATP producidos por la respiración aeróbica de 1 molécula de glucosa en células del músculo esquelético es de 36 en lugar de 38.

Las células regulan la respiración aeróbica

La respiración aeróbica requiere una entrada continua de moléculas de combustible y oxígeno. Bajo condiciones normales estos materiales se proporcionan adecuadamente y no afectan la tasa de respiración. En su lugar, la tasa de respiración aeróbica está regulada por la cantidad de ADP y fosfato que se encuentran disponibles, con ATP la síntesis continúa hasta que la mayoría de ADP se ha convertido a ATP. En este punto la fosforilación oxidativa disminuye en forma considerable, lo que a su vez frena el ciclo del ácido cítrico.

La glucólisis está parcialmente controlada por la regulación de la reacción (vea la figura 7-15 para ver una ilustración de la regulación de la reacción) ejercida sobre la enzima fosfofructoquinasa, que cataliza una reacción inicial de la glucólisis (vea la figura 8-4). El sitio activo de la fosfofructoquinasa une ATP y la fructosa-6-fosfato. Sin embargo, la enzima tiene dos sitios alostéricos: un sitio inhibidor donde el ATP se una cuando presente niveles muy altos, y un sitio activador donde el AMP (monofosfato de adenosina, una molécula formada cuando se eliminan dos fosfatos del ATP) se une. Por lo tanto, esta enzima se inactiva cuando los niveles de ATP son altos y se activa cuando son bajos. La respiración procede cuando la enzima se activa, generando así más ATP.

Repaso

- ¿Cuánto ATP está disponible para la célula a partir de una sola molécula de glucosa mediante (1) glucólisis, (2) la formación de acetil CoA, (3) el ciclo del ácido cítrico, y (4) la cadena de transporte de electrones y la quimiosmosis?
- ¿Por qué son esenciales cada uno de los siguientes factores para la síntesis quimiosmótica de ATP?: (1) cadena de transporte de electrones, (2) gradiente de protones, y (3) complejo de la ATP sintasa?
- ¿Cuáles son los roles del NAD^+, el FAD, y el oxígeno en la respiración aeróbica?
- ¿Cuáles son algunas de las rutas en que la respiración aeróbica es controlada?

8.3 PRODUCCIÓN DE ENERGÍA A PARTIR DE NUTRIENTES DIFERENTES A LA GLUCOSA

OBJETIVO DE APRENDIZAJE

7 Resumir cómo los productos del catabolismo de proteínas y lípidos entran en la misma ruta metabólica que la oxidación de la glucosa.

Muchos organismos, incluyendo los seres humanos, dependen de otros nutrientes diferentes de la glucosa como fuente de energía. De hecho, por lo general, obtienen más energía mediante oxidación de ácidos grasos que por oxidación de la glucosa. Los aminoácidos derivados de la digestión de proteínas también se utilizan como moléculas de combustible. Estos nutrientes se transforman en uno de los intermediarios metabólicos que ingresan en la glucólisis o en el ciclo del ácido cítrico (**FIGURA 8-13**).

Los aminoácidos se metabolizan por reacciones en las que se elimina primero al grupo amino (—NH_2), un proceso llamado **desaminación**. En los mamíferos y algunos otros animales, el grupo amino se convierte en urea (vea la figura 48-1 para la ruta bioquímica) y se excreta, pero la cadena de carbono se metaboliza y a la larga se utiliza como reactivo en uno de los pasos de la respiración aeróbica. El aminoácido alanina, por ejemplo, se somete a la desaminación para convertirse en piruvato, el aminoácido glutamato se convierte en α-cetoglutarato, y el aminoácido aspartato produce oxaloacetato. El piruvato entra a la respiración aeróbica como el producto final de la glucólisis, y la α-cetoglutarato y el oxaloacetato entran en la respiración aeróbica como intermediarios en el ciclo del ácido cítrico. En última instancia, las cadenas de carbono de todos los aminoácidos se metabolizan de esta manera.

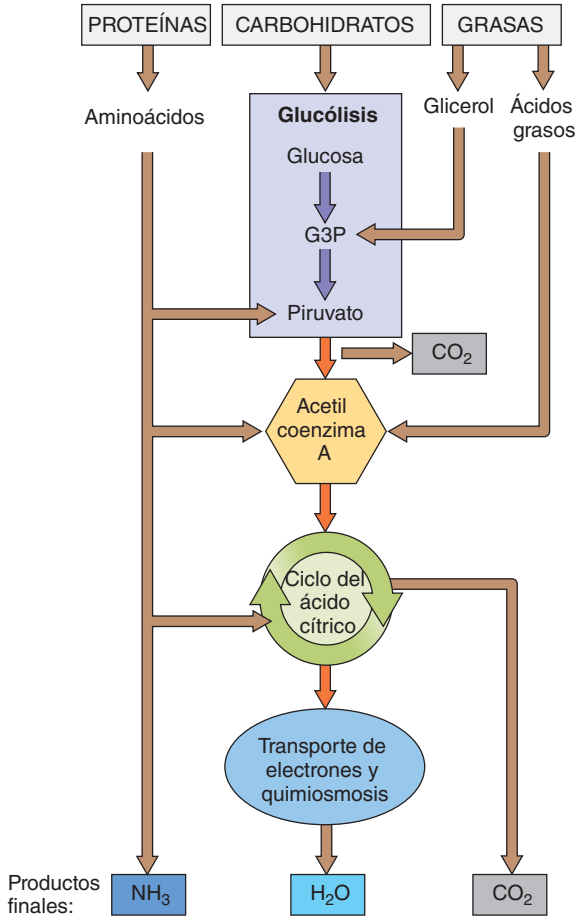


FIGURA 8-13 ***Animada*** **Energía de las proteínas, carbohidratos y grasas**

Los productos del catabolismo de las proteínas, carbohidratos y grasas entran en la glucólisis o el ciclo del ácido cítrico en varios puntos. Este diagrama muy simplificado ilustra sólo unas cuantas rutas catabólicas principales.

Cada gramo de lípidos en la dieta contiene 9 kcal (38 kJ), más del doble de energía de 1 g de glucosa o aminoácidos, que tienen alrededor 4 kcal (17 kJ) por gramo. Los lípidos son ricos en energía, ya que son muy reducidos, es decir, que tienen muchos átomos de hidrógeno y pocos átomos de oxígeno. Cuando está completamente oxidado en la respiración aeróbica, una molécula de un ácido graso de seis carbonos genera hasta 44 ATP (en comparación con 36 a 38 ATP para una molécula de glucosa, que también tiene seis carbonos).

Tanto el glicerol como los componentes de los ácidos grasos de un triacilglicérido (vea la figura 3-12 para estructuras) se utilizan como combustible; el fosfato se añade al glicerol, convirtiéndolo en G3P u otro compuesto que entra en la glucólisis. Los ácidos grasos son oxidados y se dividen enzimáticamente en grupos acetilo de dos carbonos que se unen a la coenzima A; es decir, los ácidos grasos son convertidos a acetil CoA. Este proceso, que ocurre en la matriz mitocondrial, se llama ***β*-oxidación** (beta-oxidación). Las moléculas de acetil CoA formados por β-oxidación entran al ciclo del ácido cítrico.

Repaso

- ¿Cómo puede una persona obtener energía a partir de una dieta baja en carbohidratos?
- ¿Qué proceso debe ocurrir antes de que los aminoácidos entren a las rutas respiratorias aeróbicas?
- ¿Dónde entran los ácidos grasos en la ruta respiratoria aeróbica?

8.4 RESPIRACIÓN ANAERÓBICA Y FERMENTACIÓN

OBJETIVO DE APRENDIZAJE

8 Comparar y contrastar la respiración anaeróbica y la fermentación. Incluir el mecanismo de formación de ATP, el aceptor final de electrones y los productos finales.

La **respiración anaeróbica**, aquella que no utiliza oxígeno como el aceptor final de electrones, es realizada por algunas procariotas que viven en ambientes anaeróbicos, como el suelo saturado de agua, aguas estancadas, y en los intestinos de los animales. Como en la respiración aeróbica, los electrones son transferidos en la respiración anaeróbica, de la glucosa al NADH; mediante una cadena de transporte de electrones que se acopla a la síntesis de ATP, por quimiosmosis. Sin embargo, una sustancia inorgánica tal como el nitrato (NO_3^-) o el sulfato (SO_4^{2-}) sustituyen el oxígeno molecular como aceptor terminal de electrones. Los productos finales de este tipo de respiración anaeróbica son el dióxido de carbono, una o más sustancias inorgánicas reducidas, y ATP. La siguiente ecuación resume un tipo representativo de la respiración anaeróbica, que es parte del ciclo biogeoquímico conocido como el **ciclo del nitrógeno** (que se analiza en el capítulo 55).

$$C_6H_{12}O_6 + 12\ KNO_3 \longrightarrow 6\ CO_2 + 6\ H_2O + 12\ KNO_2 + \text{energía}$$

Nitrato de potasio

Nitrato de potasio

(en los enlaces químicos de ATP)

TABLA 8-2 Comparación entre respiración aeróbica, respiración anaeróbica y fermentación

	Respiración aeróbica	Respiración anaeróbica	Fermentación
Destino inmediato de los electrones en la molécula de NADH	Transferidos a la cadena transportadora de electrones (CTE)	Transferidos a la cadena transportadora de electrones	Transferidos a una molécula orgánica
Aceptor terminal de electrones de la cadena transportadora de electrones	O_2	Sustancias inorgánicas como el NO_3^- y SO_4^{2-}	No hay cadena de transporte de electrones
Producto(s) reducido(s) que se forman	Agua	Sustancias inorgánicas relativamente reducidas	Compuestos orgánicos relativamente reducidos (comúnmente, el alcohol o el lactato)
Mecanismo de síntesis de ATP	Fosforilación oxidativa/quimiosmosis, también fosforilación a nivel del sustrato	Fosforilación oxidativa/quimiosmosis, también fosforilación a nivel del sustrato	Solamente fosforilación a nivel de sustrato (durante la glucólisis)

Ciertas bacterias, así como algunos hongos, regularmente utilizan la **fermentación**, una ruta anaeróbica que no implica una cadena de transporte de electrones. Durante la fermentación se forman sólo dos moléculas de ATP por glucosa (mediante fosforilación a nivel de sustrato durante la glucólisis). Se podría esperar que una célula que obtiene energía de la glucólisis pudiera producir piruvato, que es el producto final de la glucólisis. Sin embargo, esto no puede suceder porque cada célula tiene una cantidad limitada de NAD^+, y éste es necesario para continuar la glucólisis. Si prácticamente todos los NAD^+ se reducen a NADH durante la glucólisis, entonces, la glucólisis se detiene y no se produce más ATP.

En la fermentación, las moléculas de NADH transfieren sus átomos de hidrógeno a las moléculas orgánicas, por lo tanto la regeneración del NAD^+ es necesaria para mantener la glucólisis en marcha. Las moléculas orgánicas que resultan relativamente reducidas (por lo común, el alcohol o lactato) tienden a ser tóxicas para las células y son esencialmente los productos de desecho.

TABLA 8-2 Comparación entre respiración aeróbica, respiración anaeróbica y fermentación

La fermentación alcohólica y la fermentación del lactato son ineficientes

Las levaduras son microorganismos **anaerobios facultativos** que realizan la respiración aeróbica cuando el oxígeno está disponible, pero cambian a la **fermentación de alcohol** cuando se les priva de oxígeno (**FIGURA 8-14a**). Estos hongos eucariotas, unicelulares tienen enzimas que descarboxilan el piruvato, liberando dióxido de carbono y formando un compuesto de dos carbonos llamado *acetaldehído*. El NADH producido durante la glucólisis transfiere átomos de hidrógeno al acetaldehído, que se reduce al *alcohol etílico* (**FIGURA 8-14b**). La fermentación del alcohol es la base para la producción de cerveza, vino y otras bebidas alcohólicas. Las células de levadura se utilizan también en la cocción para

PUNTO CLAVE La fermentación regenera el NAD^+ necesario para la glucólisis.

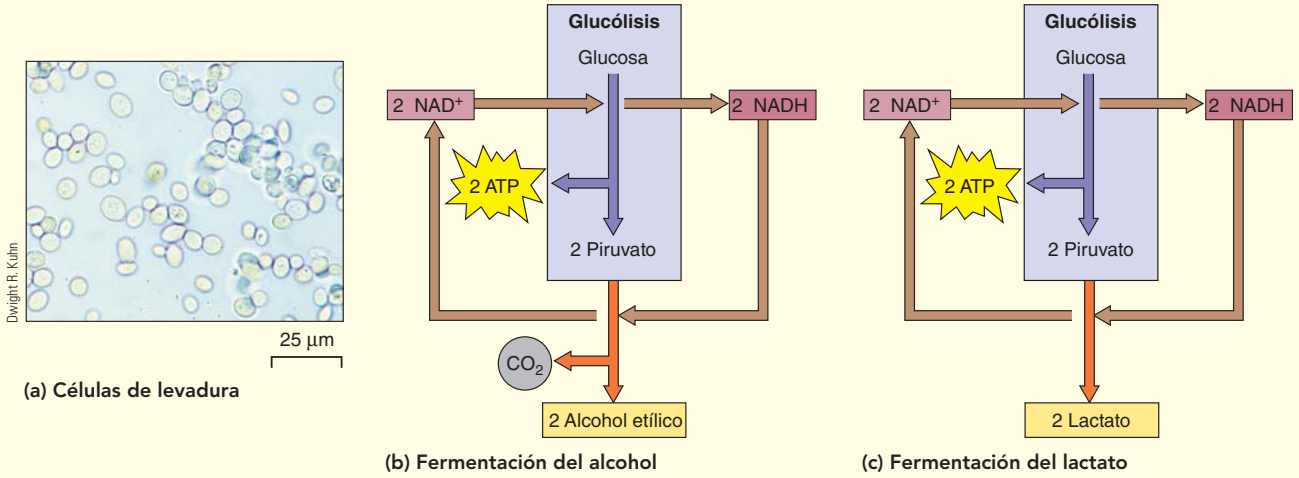


FIGURA 8-14 *Animada* Fermentación

(a) La microfotografía de luz, de la levadura de cerveza en vivo (*Saccharomyces cerevisiae*). Las células de levadura tienen mitocondrias y realizan la respiración aeróbica cuando el O_2 está presente. En ausencia de O_2, las levaduras realizan la fermentación alcohólica. **(b, c)** La glucólisis es la primera parte de las rutas de fermentación. En la fermentación de alcohol **(b)**, el CO_2 se separó, y el compuesto alcohol etílico de dos carbonos es el producto final. En la fermentación láctica **(c)** el producto final es el lactato compuesto de tres carbonos. Tanto en la fermentación alcohólica como en la de lactato, hay una ganancia neta de sólo dos ATP por molécula de glucosa. Observe que el NAD^+ utilizado durante la glucólisis se regenera tanto durante la fermentación alcohólica como en la fermentación del lactato.

producir dióxido de carbono, que provoca que la masa se infle; el alcohol se evapora durante la cocción.

Algunos hongos y bacterias realizan la **fermentación láctica** (**ácido láctico**). En esta ruta alternativa, el NADH producido durante la glucólisis transfiere átomos de hidrógeno al piruvato, reduciéndolo a *lactato* (**FIGURA 8-14c**). La capacidad de algunas bacterias para producir el lactato es aprovechada por los seres humanos, que utilizan estas bacterias para hacer yogur y para fermentar la col a col agria.

Las células musculares de los vertebrados también producen lactato. El ejercicio puede provocar fatiga y calambres musculares, debido posiblemente a la insuficiencia de oxígeno, agotamiento de las moléculas de combustible, y acumulación de lactato durante la actividad vigorosa. Esta acumulación de lactato se produce porque las células musculares cambian rápidamente a la fermentación láctica si la cantidad de oxígeno suministrado a las células musculares es insuficiente para sostener la respiración aeróbica. El cambio es sólo temporal, sin embargo, el oxígeno es necesario para un trabajo sostenido. Aproximadamente el 80% del lactato es finalmente exportado al hígado, donde se utiliza para regenerar más glucosa para las células musculares. El 20% restante del lactato se metaboliza en las células musculares en presencia de oxígeno. Por esta razón, se continúa respirando pesadamente después de haber dejado de hacer ejercicio: el oxígeno adicional es necesario para oxidar el lactato, con lo que las células musculares vuelven a su estado normal.

Aunque los seres humanos utilizan la fermentación del lactato para producir ATP durante sólo unos minutos, algunos animales pueden vivir sin oxígeno durante períodos mucho más largos. La tortuga de orejas rojas, una tortuga de agua dulce, permanece bajo el agua durante tanto tiempo como dos semanas. Durante este tiempo, es relativamente inactiva y por lo tanto no gasta una gran cantidad de energía. Se basa en la fermentación de lactato para la producción del ATP.

Tanto la fermentación alcohólica como la fermentación láctica son muy ineficaces porque el combustible se oxida sólo parcialmente. El alcohol, que es el producto final de la fermentación por células de levadura, se puede quemar e incluso se utiliza como combustible del automóvil, obviamente, que contiene una gran cantidad de energía que las células de levadura no puede extraer utilizando métodos anaeróbicos. El lactato es un compuesto de tres carbonos, contiene aún más energía que el alcohol de dos carbonos. Por el contrario, toda la energía disponible se elimina durante la respiración aeróbica debido a que las moléculas de combustible se oxidan completamente a CO_2. Se produce una ganancia neta de sólo 2 ATP por la fermentación de una molécula de glucosa, en comparación con hasta de 36 a 38 ATP cuando se dispone de oxígeno.

La ineficacia de la fermentación requiere un gran suministro de combustible. Para realizar la misma cantidad de trabajo, una célula dedicada a la fermentación debe consumir hasta 20 veces más glucosa u otro carbohidrato por segundo que una célula que utiliza la respiración aeróbica. Por esta razón, las células del músculo esquelético almacenan grandes cantidades de glucosa en forma de glucógeno, lo que les permite metabolizar anaeróbicamente durante períodos cortos.

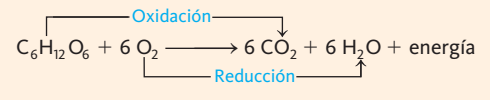
Repaso

- ¿Cuál es el destino de los átomos de hidrógeno eliminados de la glucosa durante la glucólisis cuando el oxígeno está presente en las células musculares? ¿Cómo se compara esto con el destino de los átomos de hidrógeno eliminados de la glucosa cuando la cantidad de oxígeno disponible es insuficiente para apoyar la respiración aeróbica?
- ¿Por qué es la producción de ATP de la fermentación sólo una pequeña fracción del rendimiento de la respiración aeróbica?

RESUMEN: ENFOQUE EN LOS OBJETIVOS DE APRENDIZAJE

8.1 *(página 173)*

1 Escribir una reacción resumida de la respiración aeróbica donde se muestre el reactivo que se oxida y el que se reduce.



- La **respiración aeróbica** es un proceso catabólico en el que una molécula de combustible como la glucosa se descompone para formar dióxido de carbono y agua. Esto incluye las **reacciones redox** que resultan de la transferencia de electrones de la glucosa (que se **oxida**) al oxígeno (que se **reduce**).
- La energía liberada durante la respiración aeróbica se utiliza para producir hasta 36 a 38 moléculas de ATP por molécula de glucosa.

8.2 *(página 173)*

2 Identificar y brevemente las cuatro etapas de la respiración aeróbica.

- Las reacciones químicas de la respiración aeróbica ocurren en cuatro etapas: la glucólisis, la formación de acetil CoA, el ciclo del ácido cítrico y la cadena de transporte de electrones y quimiosmosis.
- Durante la **glucólisis**, una molécula de glucosa se degrada a dos moléculas de **piruvato**. Dos moléculas (netas) de ATP se producen por **fosforilación a nivel del sustrato** durante la glucólisis. Cuatro átomos de hidrógeno se retiran y se utiliza para producir dos NADH.

CENGAGENOW™ **Vea el proceso de glucólisis haciendo clic sobre la figura en CengageNOW**

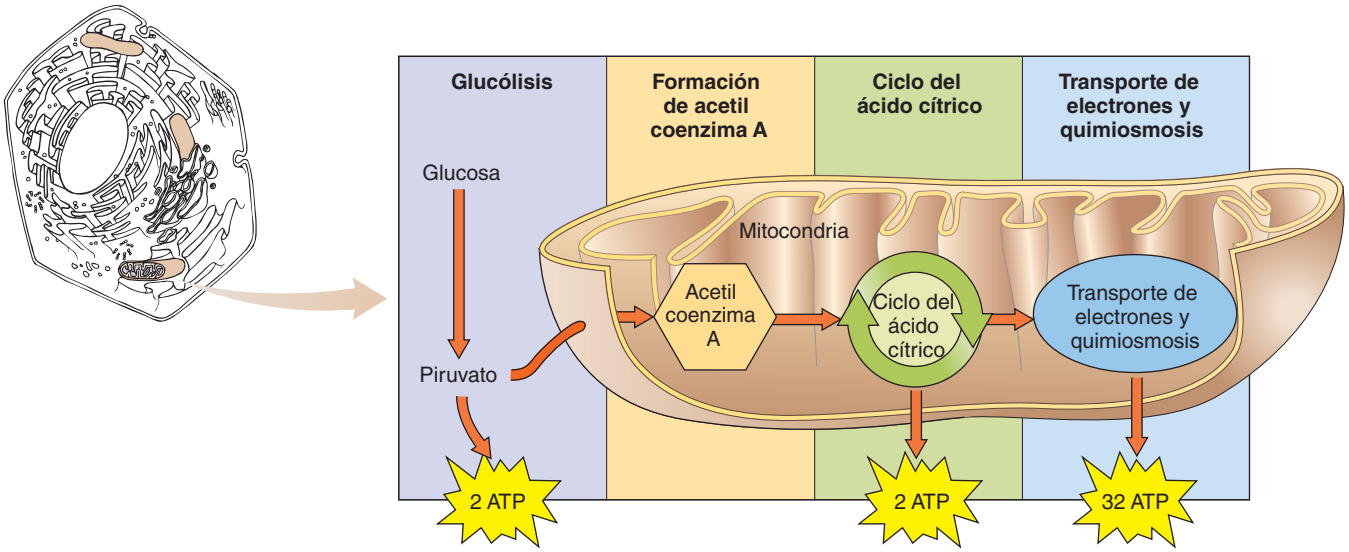
- Durante la formación de **acetil CoA**, cada una de las dos moléculas de piruvato pierde una molécula de dióxido de carbono, y cada grupo acetilo restante se combinan con la **coenzima A**, produciendo dos moléculas de acetil CoA; se produce un NADH por piruvato.
- Cada acetil CoA entra en el **ciclo del ácido cítrico** mediante la combinación con un compuesto de cuatro carbonos, el **oxaloacetato**, para formar **citrato**, un compuesto de seis carbonos. Dos moléculas de acetil CoA entran al ciclo por cada molécula de glucosa. Por cada dos átomos de carbono que entran al ciclo como parte de una molécula de acetil CoA, dos la dejan como dióxido de carbono. Por cada acetil CoA, los átomos de hidrógeno se transfieren a tres NAD^+ y un FAD; solamente se produce un ATP por fosforilación a nivel del sustrato.

CENGAGENOW™ **Interactúe con el ciclo del ácido cítrico haciendo clic sobre la figura en CengageNOW**

- Los átomos de hidrógeno (o sus electrones) eliminados de las moléculas de combustible se transfieren de un aceptor de electrones a otro en una **cadena de transporte de electrones** localizado en la membrana mitocondrial interna, en última instancia, estos electrones reducen el oxígeno molecular, formando agua. En la **fosforilación oxidativa**, las reacciones redox en la cadena de transporte de electrones se acoplan a la síntesis de ATP a través del mecanismo de **quimiosmosis**.

CENGAGENOW™ **Vea la cadena de transporte de electrones en acción haciendo clic sobre la figura en CengageNOW**

3 Indicar en qué parte de la célula eucariota se realiza cada etapa de la respiración aeróbica.



- La glucólisis se produce en el citosol, y las etapas restantes de la respiración aeróbica tienen lugar en la mitocondria.

4 Sumar o contabilizar la energía capturada (en forma de ATP, NADH y $FADH_2$) en cada etapa de la respiración aeróbica.

- En la glucólisis, cada molécula de glucosa produce 2 NADH y 2 ATP (neto). La conversión de 2 piruvatos a acetil CoA da como resultado la formación de 2 NADH. En el ciclo del ácido cítrico, se metabolizan las 2 moléculas de acetil CoA para formar 6 NADH, 2 $FADH_2$ y 2 moléculas de ATP. En resumen, tenemos 4 moléculas de ATP, 10 moléculas de NADH y 2 moléculas de $FADH_2$.
- Cuando los electrones donados por el 10 NADH y 2 $FADH_2$ pasan a través de la cadena transportadora de electrones, 32 a 34 ATP se producen por quimiosmosis. Por lo tanto, cada molécula de glucosa produce un total de hasta 36 a 38 moléculas de ATP.

5 Definir *quimiosmosis* y explicar cómo se establece un gradiente de protones a través de la membrana mitocondrial interna.

- En la quimiosmosis, parte de la energía de los electrones en la cadena de transporte de electrones se utiliza para bombear protones a través de la membrana mitocondrial interna en el espacio intermembranoso. Este bombeo establece un gradiente de protones a través de la membrana mitocondrial interna. Los protones (H^+) se acumulan en el espacio intermembranoso, lo que baja el pH.

6 Describir el proceso por el cual el gradiente de protones impulsa la síntesis de ATP en la quimiosmosis.

- La difusión de protones a través de canales se forma por la enzima **ATP sintasa**, que se extiende a través de la membrana mitocondrial interna del espacio intermembranoso a la matriz mitocondrial, proporciona la energía para sintetizar ATP.

8.3 *(página 186)*

7 Resumir cómo los productos del catabolismo de proteínas y lípidos entran en la misma ruta metabólica que la oxidación de la glucosa.

- Los aminoácidos se someten a **desaminación**, y sus cadenas carbonadas se convierten en intermediarios metabólicos de la respiración aeróbica.
- Tanto el glicerol como los componentes de ácidos grasos de los lípidos se oxidan como combustible. Los ácidos grasos se convierten en moléculas de acetil CoA por el proceso de ***β*-oxidación**.

8.4 *(página 187)*

8 Comparar y contrastar la respiración anaeróbica y la fermentación. Incluir el mecanismo de formación de ATP, el aceptor final de electrones y los productos finales.

- En la **respiración anaeróbica**, se transfieren electrones de las moléculas de combustible a una cadena de transporte de electrones que se acopla a la síntesis de ATP mediante quimiosmosis; el aceptor final de electrones es una sustancia inorgánica tal como nitrato o sulfato, y no el oxígeno molecular.
- La **fermentación** es un proceso anaeróbico que no utiliza una cadena transportadora de electrones. Hay una ganancia neta de sólo dos ATP por glucosa, que son producidos por fosforilación a nivel de sustrato durante la glucólisis. Para mantener el suministro esencial de NAD^+ para la glucólisis, los átomos de hidrógeno se transfieren desde el NADH a un compuesto orgánico derivado del nutriente inicial.
- Las células de levadura realizan la **fermentación de alcohol**, en el que el alcohol etílico y dióxido de carbono son los productos de desecho final.
- Ciertos hongos, procariotas y células animales realizan la **fermentación láctica (ácido láctico)**, en el que los átomos de hidrógeno se agregan al piruvato para formar lactato, un producto de desecho.

CENGAGENOW™ **Aprenda más acerca de la fermentación haciendo clic sobre la figura en CengageNOW**

Resumen de las reacciones para la respiración aeróbica

Resumen de las reacciones para la oxidación completa de la glucosa:

$$C_6H_{12}O_6 + 6\,O_2 + 6\,H_2O \longrightarrow 6\,CO_2 + 12\,H_2O + \text{energía (36 a 38 ATP)}$$

Resumen de la reacción para la glucólisis:

$$C_6H_{12}O_6 + 2\,ATP + 2\,ADP + 2\,P_i + 2\,NAD^+ \longrightarrow 2\,\text{piruvato} + 4\,ATP + 2\,NADH + H_2O$$

Resumen de la reacción para la conversión de piruvato a acetil CoA:

$$2\,\text{piruvato} + 2\,\text{coenzima A} + 2\,NAD^+ \longrightarrow 2\,\text{acetil CoA} + 2\,CO_2 + 2\,NADH$$

Resumen de la reacción para el ciclo del ácido cítrico:

$$2\,\text{acetil CoA} + 6\,NAD^+ + 2\,FAD + 2\,ADP + 2\,P_i + 2\,H_2O \longrightarrow 4\,CO_2 + 6\,NADH + 2\,FADH_2 + 2\,ATP + 2\,CoA$$

Resumen de reacciones para la transformación de los átomos de hidrógeno de NADH y $FADH_2$ en la cadena de transporte de electrones:

$$NADH + 3\ ADP + 3\ P_i + \tfrac{1}{2}O_2 \longrightarrow NAD^+ + 3\ ATP + H_2O$$

$$FADH_2 + 2\ ADP + 2\ P_i + \tfrac{1}{2}O_2 \longrightarrow FAD^+ + 2\ ATP + H_2O$$

Resumen de las reacciones para la fermentación

Resumen de reacción para la fermentación láctica:

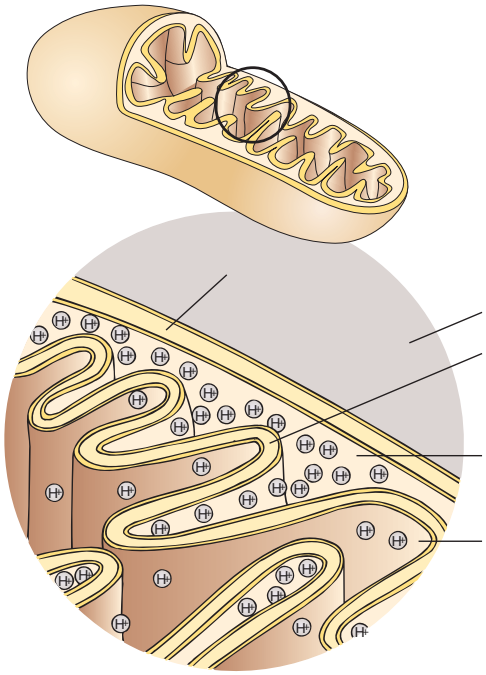
$$C_6H_{12}O_6 \longrightarrow 2\ \text{lactato} + \text{energía (2 ATP)}$$

Resumen de reacción para la fermentación de alcohol:

$$C_6H_{12}O_6 \longrightarrow 2\ CO_2 + 2\ \text{ethil alcohol} + \text{energía (2 ATP)}$$

EVALÚE SU COMPRENSIÓN

1. Un proceso químico durante el cual una sustancia gana electrones y energía se llama (a) oxidación (b) fosforilación oxidativa (c) desaminación (d) reducción (e) deshidrogenación
2. ¿Cuál de las siguientes es una clasificación correcta de las moléculas con respecto a su valor de energía de la glucólisis (*nota*: > significa "mayor que")? (a) dos piruvatos > una glucosa (b) una glucosa > una fructosa-1, 6-bifosfato (c) dos gliceraldehído-3-fosfatos (G3P)> una glucosa (d) dos piruvatos > una fructosa-1, 6-bifosfato (e) dos piruvatos > dos gliceraldehído-3-fosfatos (G3P)
3. Las reacciones de _____ tienen lugar en el citosol de las células eucariotas. (a) la glucólisis (b) la oxidación de piruvato (c) el ciclo del ácido cítrico (d) la quimiosmosis (e) la cadena de transporte de electrones
4. Antes de que el piruvato entre en el ciclo del ácido cítrico, se descarboxila, se oxida y se combina con la coenzima A, formando acetil CoA, dióxido de carbono, y una molécula de (a) NADH (b) $FADH_2$ (c) ATP (d) ADP (e) $C_6H_{12}O_6$
5. En la primera etapa del ciclo del ácido cítrico, la acetil CoA reacciona con el oxaloacetato para formar (a) piruvato (b) citrato (c) el NADH (d) ATP (e) CO_2
6. ¿Cuál de los siguientes es la principal fuente de electrones que fluyen a través de la cadena de transporte electrónico mitocondrial? (a) H_2O (b) ATP (c) NADH (d) ATP sintasa (e) Coenzima A
7. La parte "aeróbica" de la respiración celular aeróbica se produce durante la (a) la glucólisis (b) la conversión de piruvato a acetil CoA (c) el ciclo del ácido cítrico (d) el transporte de electrones (e) todos los anteriores son procesos aeróbicos
8. La fosforilación a nivel de sustrato (a) se produce a través de un mecanismo quimiosmótico (b) representa la mayor parte del ATP formado durante la respiración celular aeróbica (c) se produce durante la conversión del piruvato a acetil CoA (d) se produce durante la glucólisis y el ciclo del ácido cítrico (e) requiere electrones de alta energía del NADH
9. ¿Cuál de las siguientes es una clasificación correcta de las moléculas, de acuerdo con su valor energético en la fosforilación oxidativa (nota:> significa "mayor que")? (a) ATP = NADH (b) NAD^+ > NADH (c) FAD > $FADH_2$ (d) NADH > ATP
10. Una ganancia neta de sólo 2 ATP se pueden producir anaeróbicamente a partir del _____ de una molécula de glucosa, en comparación con un máximo de 38 ATP producidos en _____. (a) fermentación; respiración anaeróbica (b) respiración aeróbica; fermentación (c) respiración aeróbica; respiración anaeróbica (d) deshidrogenación; descarboxilación (e) fermentación; respiración aeróbica
11. Cuando son privadas de oxígeno, las células de levadura obtienen energía por fermentación, produciendo dióxido de carbono, ATP, y (a) acetil CoA (b) alcohol etílico (c) lactato (d) piruvato (e) citrato
12. Complete la figura. Utilice la figura 8-10 para comprobar sus respuestas



PENSAMIENTO CRÍTICO

1. ¿Cómo son las reacciones endergónicas de la primera fase de la glucólisis acopladas a la hidrólisis del ATP, que es una reacción exergónica? ¿Cómo son las reacciones exergónicas de la segunda fase de la glucólisis, acopladas a la síntesis endergónica de ATP y NADH?
2. ¿De qué manera la membrana mitocondrial interna es esencial para el acoplamiento del transporte de electrones y la síntesis de ATP? Podría la membrana llevar a cabo su función si su bicapa lipídica fuera fácilmente permeable a los iones de hidrógeno (protones)?
3. Con base en lo que ha aprendido en este capítulo, explique por qué un niño en edad escolar puede correr 17 millas por hora en una carrera de 100 yardas, pero un atleta entrenado sólo puede correr 11.5 millas por hora en un maratón de 26 millas.
4. Cuando una persona reduce su peso, ¿adónde se va tal peso?
5. **VÍNCULO CON LA EVOLUCIÓN.** Las reacciones de la glucólisis son idénticas en *todos* los organismos, procariotas, protistas, hongos, plantas y animales, que obtienen energía a partir del catabolismo de la glucosa. ¿Qué sugiere esta universalidad acerca de la evolución de la glucólisis?
6. **VÍNCULO CON LA EVOLUCIÓN.** El oxígeno molecular es tan reactivo que no existiría en la atmósfera de la Tierra actualmente si no se generará de manera consistente por los organismos que liberan oxígeno como producto de desecho de la fotosíntesis. ¿Qué sugiere este hecho acerca de la evolución de la respiración aeróbica y de los procesos fotosintéticos que liberan oxígeno?

CENGAGENOW™

Preguntas adicionales están disponibles en CengageNOW en www.cengage.com/login.

9 Fotosíntesis: captura de energía luminosa

© tbkmedia.de/Alamy

Fotosíntesis. Estos árboles utilizan la energía de la luz solar para realizar los procesos que incorporan el CO_2 a las moléculas orgánicas.

CONCEPTOS CLAVE

9.1 La energía luminosa activa la fotosíntesis, que es esencial para las plantas y para la mayor parte de la vida sobre la Tierra.

9.2 La fotosíntesis ocurre en los cloroplastos y requiere el pigmento clorofila.

9.3 La fotosíntesis es un proceso redox.

9.4 Las reacciones que dependen de la luz convierten la energía luminosa a energía química en forma de moléculas de NADPH y ATP.

9.5 Las reacciones de fijación de carbono incorporan CO_2 en las moléculas orgánicas.

9.6 La mayoría de los organismos fotosintéticos son fotoautótrofos.

9.7 La fotosíntesis es importante para las plantas y también para otros organismos.

Observe los organismos vivos que lo rodean, los árboles, su mascota pez-dorado, su propio cuerpo. La mayor parte de esa biomasa está hecha de moléculas biológicas que contienen carbono. ¿Cuál es la principal fuente de ese carbono? Sorpresivamente para algunos, esta fuente es el dióxido de carbono del aire. Aunque sus células no pueden tomar dióxido de carbono del aire para incorporarlo en las moléculas orgánicas, algunas células vegetales sí pueden hacerlo. Ellas realizan esto mediante la **fotosíntesis**, una secuencia de eventos donde la energía luminosa es convertida en energía química que se almacena en las moléculas orgánicas. La fotosíntesis es el primer paso del flujo de energía que ocurre a través de la mayor parte del mundo con vida, capturando gran cantidad de la energía que utilizan los organismos vivos. La fotosíntesis no sólo sustenta a las plantas (vea la fotografía) y a otros organismos fotosintéticos como las algas y bacterias fotosintéticas, sino que también sustenta de forma indirecta a gran parte de los organismos no fotosintéticos tales como animales, hongos, protozoarios, y la mayor parte de las bacterias.

Cada año los organismos que realizan la fotosíntesis convierten el CO_2 del aire en miles de millones de toneladas de moléculas orgánicas. Estas moléculas tienen dos importantes funciones tanto en los organismos fotosintéticos como en los no fotosintéticos: constituyen en ambos los componentes estructurales de las células y, como se vio en el capítulo 8, también son una fuente de energía química para realizar las reacciones metabólicas que sustentan casi toda la vida. Mediante la fotosíntesis también se libera O_2, que es esencial en la respiración celular aeróbica, proceso utilizado por plantas, animales, y gran parte de otros organismos para convertir esta

energía química en moléculas de ATP necesarias para impulsar diferentes procesos celulares.

En este capítulo primero se examina cómo se emplea la energía luminosa en la síntesis de ATP y de otras moléculas que poseen energía química temporalmente pero que no se pueden almacenar en la célula por su inestabilidad. Luego, se ve cómo se utiliza esta energía del ATP en la ruta anabólica mediante la cual la célula fotosintética sintetiza moléculas orgánicas estables a partir de CO_2 y agua, un par de compuestos inorgánicos simples. Por último, se explora la importancia de la función de la fotosíntesis en las plantas y en el ambiente terrestre en general.

9.1 LUZ Y FOTOSÍNTESIS

OBJETIVO DE APRENDIZAJE

1 Describir las propiedades físicas de la luz y explicar la relación entre la longitud de onda y su energía.

Debido a que gran parte de la vida en este planeta depende de la luz, directa o indirectamente, es importante entender la naturaleza de ella y su esencial participación en la fotosíntesis. La luz visible representa una pequeña parte del amplio rango de radiación continua llamado *espectro electromagnético* (**FIGURA 9-1**). En este espectro toda la radiación viaja como ondas. La **longitud de onda** es la distancia entre el pico de una onda y el de la próxima.

En un extremo del espectro electromagnético están los rayos gamma, con longitudes de onda muy cortas, que se miden en fracciones de nanómetros, o nm (1 nanómetro es igual a 10^{-9} m, una mil millonésima parte de un metro). En el otro extremo del espectro se encuentran las ondas de radio, cuyas longitudes de onda son tan largas que pueden medirse en kilómetros. La franja del espectro electromagnético con longitud de onda entre 380 y 760 nm se llama *espectro visible,* ya que los humanos pueden verlo. El espectro visible incluye todos los colores del arco iris (**FIGURA 9-2**); el violeta tiene la longitud de onda más corta, y el rojo la más larga.

La luz está compuesta de pequeñas partículas, o paquetes de energía, llamados **fotones**. La energía de un fotón es inversamente proporcional a su longitud de onda: la luz con menor longitud de onda tiene más energía por fotón que la luz con mayor longitud de onda.

¿Por qué la fotosíntesis depende de la luz que detecta el ojo humano (luz visible) más que de alguna otra longitud de onda de radiación? Sólo se puede especular la respuesta. Quizás la razón es que la radiación dentro de la franja visible del espectro excita ciertos tipos de moléculas biológicas, moviendo electrones hacia altos niveles energéticos. La radiación con longitudes de onda mayores que la luz visible no tiene suficiente energía para estimular a esas moléculas biológicas. La radiación con longitudes de onda menores que la luz visible es tan energética que rompería los enlaces de muchas moléculas biológicas. Así, la luz visible tiene justamente la correcta cantidad de energía para producir los tipos de cambios reversibles en las moléculas que son útiles en la fotosíntesis.

Cuando una molécula absorbe un fotón de energía luminosa, uno de sus electrones queda energizado, lo que significa que el electrón se transfiere de un orbital atómico de baja energía a otro orbital de alta energía más alejado del núcleo atómico. Entonces pueden presentarse dos situaciones para este electrón, dependiendo del átomo y sus alrededores (**FIGURA 9-3**). El átomo puede retornar a su estado fundamental, condición en la que todos sus electrones se encuentran en sus niveles normales de más baja energía. Cuando un electrón regresa a su estado fundamental, su energía se disipa como calor o como emisión de luz con longitud de onda más grande que en la luz absorbida; esta emisión de luz se llama **fluorescencia**. Alternativamente, el electrón energizado puede abandonar el núcleo y ser capturado por una molécula aceptora de elec-

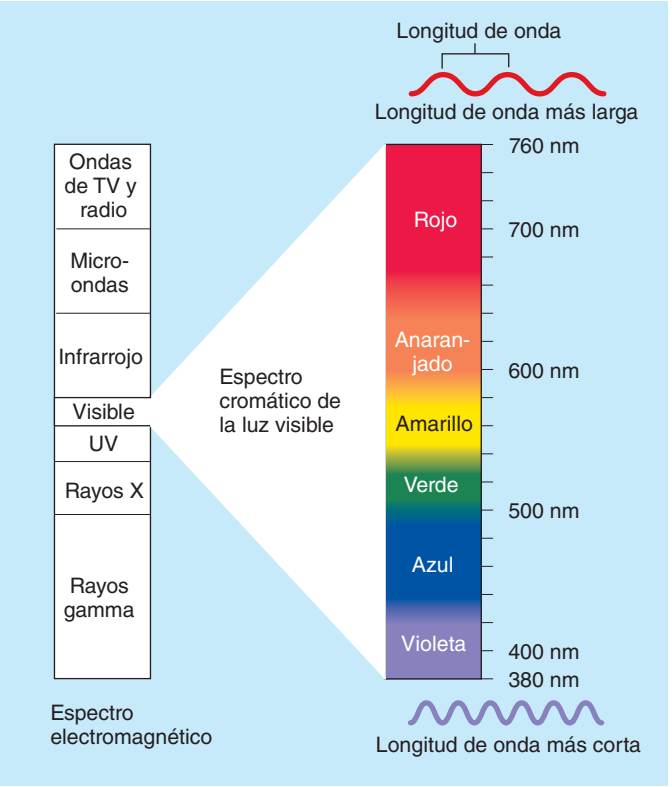


FIGURA 9-1 ***Animada*** **El espectro electromagnético**
Todas las ondas del espectro electromagnético tienen propiedades similares pero difieren en sus longitudes de onda. Las ondas de radio son las de mayor longitud de onda (y las menos energéticas), con valores cercanos a los 20 km. Las ondas de los rayos gamma son las de menor longitud de onda (y las más energéticas). La luz visible representa una pequeña fracción del espectro electromagnético y consiste en una mezcla de ondas cuya longitud de onda está en el rango entre 380 y 760 nm. La fotosíntesis utiliza la energía de las ondas de la luz visible.

FIGURA 9-2 **Radiación visible emitida por el Sol**
La radiación electromagnética del Sol incluye la radiación ultravioleta y la luz visible de diversos colores y longitudes de onda.

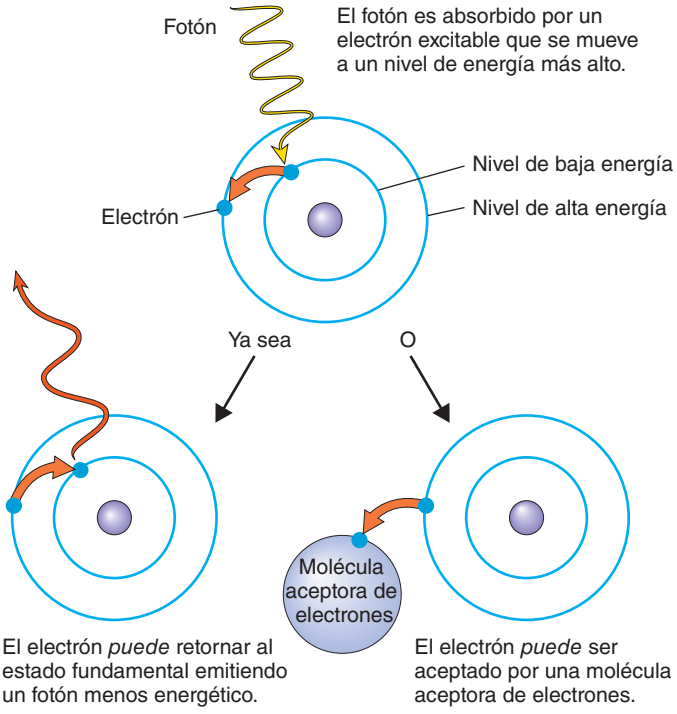


FIGURA 9-3 Interacciones entre la luz y átomos o moléculas
(*Arriba*) Cuando un fotón de energía luminosa choca con un átomo o a una molécula de la cual el átomo es una parte, la energía del fotón puede empujar a un electrón hacia un orbital más alejado del núcleo (es decir, en un nivel energético más alto). (*Abajo a la izquierda*) Si el electrón regresa al nivel de energía más bajo (más estable), entonces se puede liberar la energía como un fotón menos energético con mayor longitud de onda, conocido como fluorescencia (*que se observa*), o como calor. (*Abajo a la derecha*) Si hay aceptores de electrones disponibles, el electrón puede abandonar el átomo. Durante la fotosíntesis, un aceptor de electrones captura al electrón energizado y lo transfiere a una cadena de aceptores.

trones, la cual queda reducida en el proceso; esto es lo que sucede en la fotosíntesis.

Ahora que ya se entienden algunas de las propiedades de la luz, se considerarán los orgánulos que utilizan luz para realizar la fotosíntesis.

Repaso

- ¿Por qué la fotosíntesis requiere luz visible?
- ¿Qué color de luz tiene mayor longitud de onda, el violeta o el rojo?
- ¿Qué color de luz tiene mayor energía por fotón, el violeta o el rojo?

9.2 CLOROPLASTOS

OBJETIVOS DE APRENDIZAJE

2 Dibujar la estructura interna de un cloroplasto y explicar cómo interactúan sus componentes para facilitar el proceso de fotosíntesis.

3 Describir qué le ocurre a un electrón en una molécula biológica como la clorofila, cuando ésta absorbe un fotón de energía luminosa.

Si se examina una sección del tejido de una hoja al microscopio, puede verse que el pigmento verde, la clorofila, no está uniformemente distribuido en la célula sino que está confinado a orgánulos llamados cloroplastos. En las plantas, los **cloroplastos** están principalmente dentro de la hoja en las células del **mesófilo**, una capa con múltiples espacios de aire y una muy alta concentración de vapor de agua (**FIGURA 9-4a**). El interior de la hoja intercambia gases con el exterior mediante poros microscópicos, llamados **estomas**. Cada célula mesófila tiene de 20 a 100 cloroplastos.

El cloroplasto, como la mitocondria, está rodeado por las membranas externa e interna (**FIGURA 9-4b**). La membrana interna encierra una región llena de fluido llamada **estroma**, que contiene la mayor parte de las enzimas requeridas para producir moléculas de carbohidrato. En el estroma está suspendido un tercer sistema de membranas que forma un conjunto interconectado de sacos planos discoidales llamados **tilacoides**.

La membrana del tilacoide forma un espacio interior lleno de fluido, la **luz del tilacoide**. En algunas regiones del cloroplasto, los sacos tilacoides están acomodados en pilas o montones de nombre **grana** o granos. Cada grana se parece a una pila de monedas y cada "moneda" es un tilacoide. Algunas membranas tilacoides se extienden de una grana a otra. Las membranas tilacoides, como las membranas mitocondriales internas (vea el capítulo 8), están implicadas en la síntesis de ATP. (Las procariotas fotosintéticas no tienen cloroplastos, pero con frecuencia las membranas tilacoides se acomodan alrededor de la periferia celular como repliegues de la membrana plasmática).

La clorofila se localiza en la membrana del tilacoide

Las membranas tilacoides contienen varios tipos de *pigmentos*, que son sustancias que absorben luz visible. Distintos pigmentos absorben luz de diferentes longitudes de onda. La **clorofila**, el pigmento fundamental de la fotosíntesis, absorbe luz sobre todo en las regiones azul y rojo del espectro visible. La luz verde no es apreciablemente absorbida por la clorofila. Las plantas por lo común son verdes porque parte de la luz verde les incide, se dispersa o se refleja.

Una molécula de clorofila tiene dos partes importantes, una estructura de anillo y una larga cadena lateral (**FIGURA 9-5**). La estructura anular, llamada *anillo de porfirina*, se compone de pequeños anillos de átomos de carbono y nitrógeno; el anillo de porfirina absorbe energía luminosa. El anillo de porfirina de clorofila es muy similar a la parte o grupo hemo del pigmento rojo de hemoglobina en los glóbulos rojos de la sangre. Sin embargo, a diferencia del grupo hemo, que contiene un átomo de hierro en el centro del anillo, la clorofila tiene un átomo de magnesio en esa posición. La molécula de clorofila también contiene una larga cadena lateral hidrocarbonada que hace a la molécula extremadamente no polar que la fija a la membrana.

Todas las moléculas de clorofila que se encuentran en la membrana del tilacoide están asociadas a ella, mediante *proteínas de unión a clorofila*; los biólogos han identificado alrededor de 15 diferentes tipos. Cada membrana del tilacoide está llena de moléculas de clorofila con una orientación precisa para absorber la luz y de proteínas de unión a clorofila que facilitan la transferencia de energía de una molécula a otra.

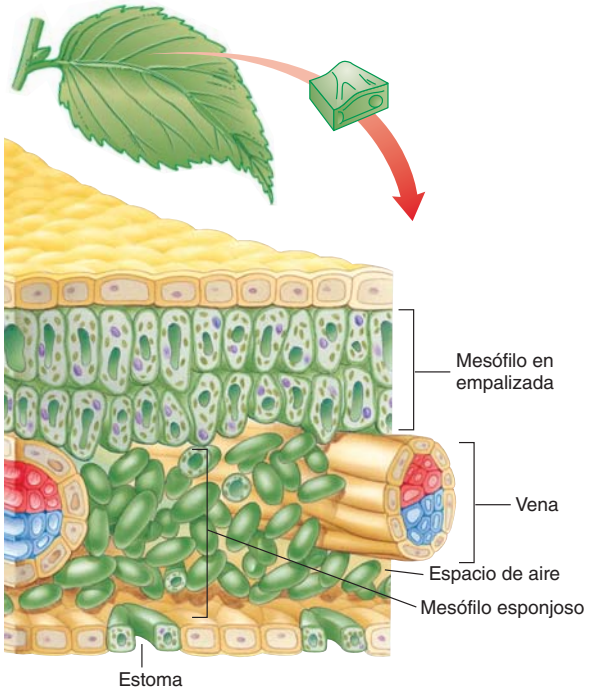
Existen varios tipos de pigmentos de clorofila. El más importante es la **clorofila *a***, que inicia las reacciones dependientes de luz en la fotosíntesis. La **clorofila *b*** es un pigmento accesorio que también participa en la fotosíntesis. Difiere de la clorofila *a* sólo en el grupo funcional unido al anillo de porfirina: el grupo metilo (—CH_3) en la clorofila *a* se reemplaza en la clorofila *b* por un grupo carbonilo terminal (—CHO). Esta

diferencia cambia el rango de longitudes de onda de la luz que absorbe y refleja la clorofila *b*, confiriéndole una coloración amarillo-verdosa, mientras que la clorofila *a* es verde brillante.

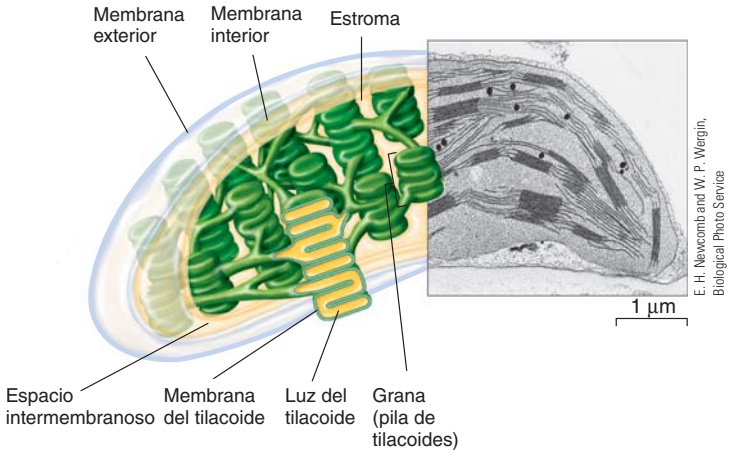
Los cloroplastos tienen otros pigmentos fotosintéticos accesorios, tales como los **carotenoides**, que son amarillo y anaranjado (vea la figura 3-14). Los carotenoides absorben longitudes de onda de luz diferentes a las absorbidas por la clorofila, expandiendo así el espectro de luz que proporciona energía para la fotosíntesis. La clorofila puede ser excitada directamente mediante la energía proveniente de una fuente luminosa, o indirectamente por la energía transferida de los pigmentos accesorios que han sido excitados por la luz. Cuando una molécula carotenoide es excitada, su energía se puede transferir a la clorofila *a*. Además, los carotenoides son antioxidantes que desactivan formas altamente reactivas del oxígeno generado en los cloroplastos.

La clorofila es el principal pigmento fotosintético

Como se ha visto, la membrana del tilacoide contiene varios tipos de pigmento. El instrumento llamado *espectrofotómetro* mide la capacidad relativa de uno o diferentes pigmentos para absorber las distintas longitudes de onda de la luz. El **espectro de absorción** de un pigmento es una gráfica de la absorción de diferentes longitudes de onda de luz. La **FIGURA 9-6a** muestra los espectros de absorción de las clorofilas *a* y *b*.



(a) Este corte transversal de la hoja revela que el mesófilo es el tejido fotosintético. El CO_2 entra a la hoja a través de minúsculos poros o estomas, y las venas llevan el H_2O al mesófilo.



(b) En el cloroplasto, los pigmentos necesarios para las reacciones de captura de luz forman parte de las membranas tilacoides, mientras que las enzimas para la síntesis de moléculas de carbohidrato están en el estroma.

FIGURA 9-4 ***Animada*** **El lugar de la fotosíntesis**

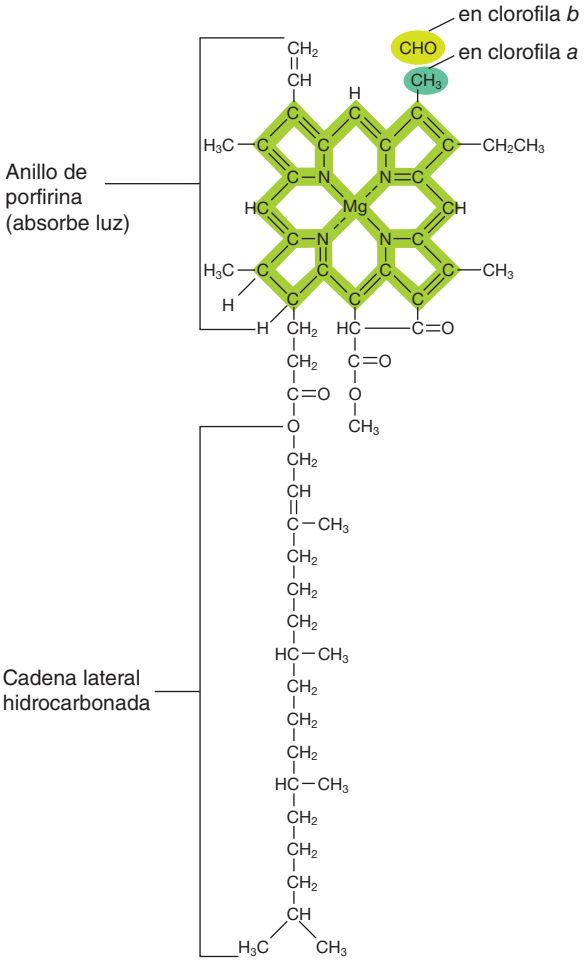
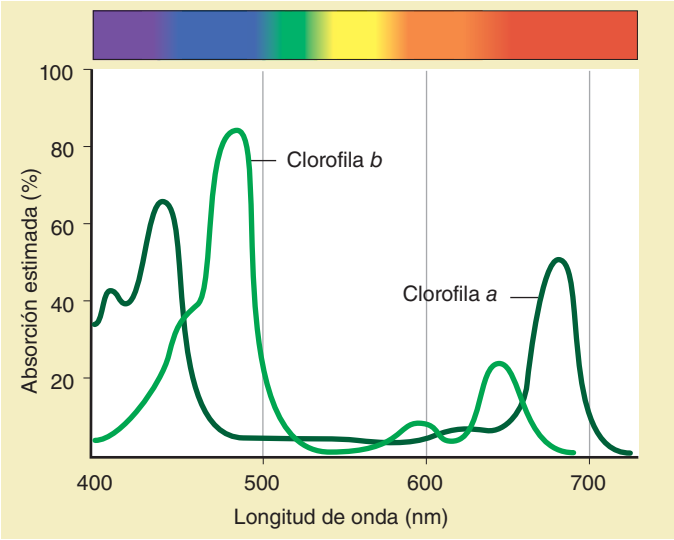


FIGURA 9-5 **Estructura de la clorofila**

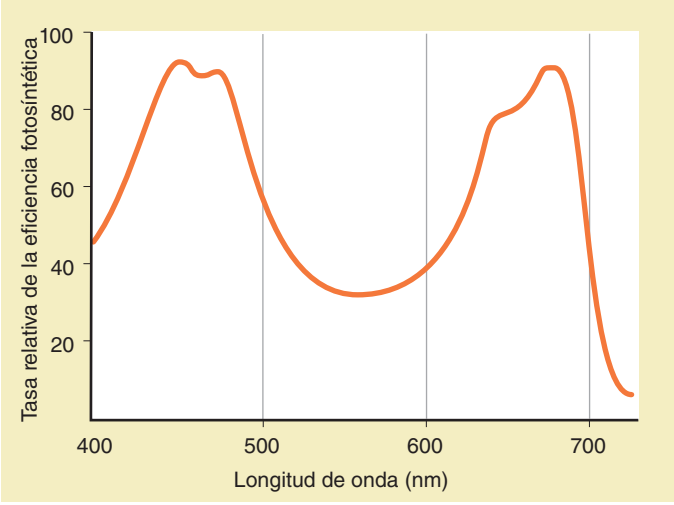
La clorofila consiste en un anillo de porfirina y una cadena lateral hidrocarbonada. El anillo de porfirina, con un átomo de magnesio en su centro, contiene un sistema alternativo de enlaces simples y dobles; por lo común se encuentran en moléculas que absorben fuertemente ciertas longitudes de onda de luz visible y reflejan otras (la clorofila refleja el verde). Observe que arriba a la derecha, en el diagrama, el grupo metilo (—CH_3) distingue a la clorofila *a* de la *b*, que tiene un grupo carbonilo (—CHO) en esta posición. La cadena lateral hidrocarbonada es de carácter hidrófobo y fija la clorofila a la membrana del tilacoide.

Un **espectro de acción** de la fotosíntesis es una gráfica de la eficiencia relativa de este proceso con distintas longitudes de onda de la luz. Para obtener un espectro de acción, los científicos miden la tasa de eficiencia fotosintética , en cada longitud de onda, para células vegetales o en tejidos expuestos a luz monocromática (luz de una longitud de onda determinada)(**FIGURA 9-6b**).

En un experimento clásico de biología, el biólogo alemán T. W. Engelmann obtuvo el primer espectro de acción en 1883. El experimento de Engelmann, descrito en la **FIGURA 9-7**, aprovechó la forma de los cloroplastos en una especie del alga verde *Spirogyra*. Sus largas hebras filamentosas se encuentran en hábitats de agua dulce, especialmente en aguas quietas o de flujo lento. Cada célula de *Spirogyra* contiene un largo cloroplasto verde-esmeralda en espiral, inmerso en el citoplasma.



(a) Las clorofilas a y *b* absorben las longitudes de onda de la luz principalmente en las regiones azul (422 a 492 nm) y roja (647 a 760 nm).



(b) El espectro de acción de la fotosíntesis indica la eficiencia de este proceso con diferentes longitudes de onda de la luz. Muchas especies vegetales presentan un espectro de acción fotosintética similar al que se muestra en esta gráfica.

FIGURA 9-6 Comparación del espectro de absorción de las clorofilas *a* y *b* y el espectro de acción de la fotosíntesis

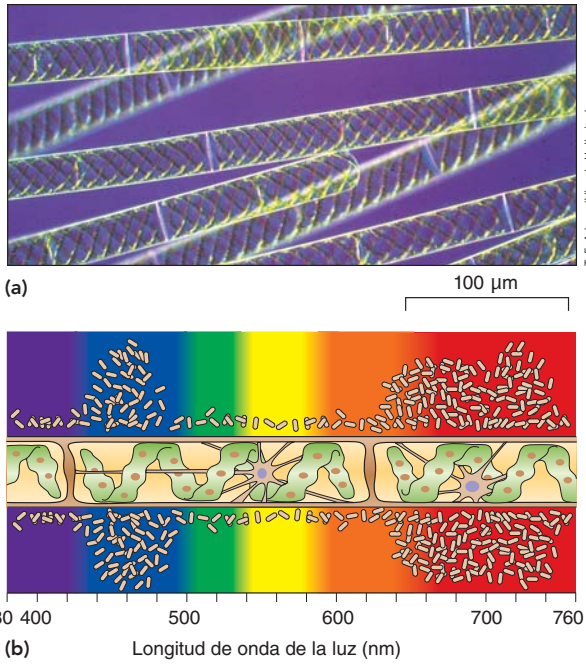
Engelmann expuso estas células al espectro de colores que se produce por el paso de la luz a través de un prisma. Él formuló la hipótesis de que si la clorofila fuera innegablemente el pigmento responsable de la fotosíntesis, el proceso ocurriría con más eficiencia en aquellas áreas del cloroplasto que fueran iluminadas con los colores mejor absorbidos por la clorofila.

EXPERIMENTO CLAVE

PREGUNTA: ¿ Es responsable de la fotosíntesis, un pigmento en el cloroplasto?

HIPÓTESIS: Engelmann supuso que la clorofila era el principal pigmento fotosintético. Con base en ello, predijo que observaría diferencias en la cantidad de fotosíntesis realizada, medida por la cantidad de oxígeno producido y longitudes de onda lumínicas utilizadas, así mismo, que tales longitudes de onda serían consistentes con el espectro de absorción de la clorofila que ya se conocía.

EXPERIMENTO: La fotografía (a) muestra algunas células del alga filamentosa *Spirogyra*, las cuales presentan un cloroplasto largo en forma de espiral. La ilustración (b) muestra la forma cómo Engelmann utilizó un prisma para separar la luz en varias longitudes de onda y así exponer las células a ellas. Él estimó la formación de oxígeno (que sabía era un producto de la fotosíntesis) con base en su conocimiento sobre la atracción de ciertas bacterias por el oxígeno. Como un control (*que no se muestra*), Engelmann también expuso las bacterias al espectro luminoso en ausencia de las células de *Spirogyra*.



RESULTADOS Y CONCLUSIÓN: Aunque las bacterias solas (*control*) no mostraron preferencia por una longitud de onda en particular, gran cantidad de ellas fueron atraídas hacia las células que fotosintetizaron en las franjas de luz roja o azul, cuyas longitudes de onda son fuertemente absorbidas por la clorofila (vea la figura 9-6). Así, Engelmann concluyó que la clorofila es responsable de la fotosíntesis.

FIGURA 9-7 ***Animada*** **El primer espectro de acción de la fotosíntesis**

¿Cómo pudo medirse la fotosíntesis en aquellos días sin emplear tecnología sofisticada? Engelmann sabía que la fotosíntesis produce oxígeno y que ciertas bacterias móviles son atraídas hacia áreas de alta concentración de oxígeno. Él determinó el espectro de acción de la fotosíntesis observando que las bacterias nadan, en las regiones azul y roja del espectro, hacia los filamentos de la *Spirogyra*. ¿Cómo supo Engelmann que las bacterias no eran simplemente atraídas por la luz azul o roja? Como un control, Engelmann expuso bacterias al espectro de luz visible en la ausencia de la *Spirogyra*. Las bacterias no mostraron preferencia por alguna longitud de onda luminosa en particular. Como el espectro de acción de la fotosíntesis ajusta muy cercanamente al espectro de absorción de la clorofila, Engelmann concluyó que la clorofila en los cloroplastos (y no otro compuesto en otro orgánulo) es responsable de la fotosíntesis. Desde entonces, numerosos estudios que utilizan sofisticados instrumentos han confirmado las conclusiones de Engelmann.

Si examina la figura 9-6 con cuidado, observará que el espectro de acción de la fotosíntesis no concuerda exactamente con el espectro de absorción de la clorofila. Esta diferencia ocurre porque pigmentos accesorios, como los carotenoides, transfieren parte de la energía de excitación (producida por la luz verde) hacia las moléculas de clorofila. La presencia de esos pigmentos fotosintéticos accesorios puede demostrarse mediante el análisis químico de casi cualquier hoja, no obstante que esto es obvio en climas templados cuando las hojas cambian de color en el otoño. Hacia el final del período de crecimiento, la clorofila se descompone (y su magnesio se almacena en los tejidos permanentes del árbol), dejando en las hojas los pigmentos accesorios anaranjado y amarillo.

Repaso

- ¿Qué membrana del cloroplasto es más importante en la fotosíntesis? ¿Y en cuáles dos compartimentos se separa?
- ¿Qué significa el hecho de que los espectros de absorción combinados de las clorofilas *a* y *b* ajusten toscamente al espectro de acción de la fotosíntesis? ¿Por qué no coinciden exactamente?
- ¿La fluorescencia desempeña una función en la fotosíntesis?

9.3 RESUMEN GENERAL DE FOTOSÍNTESIS

OBJETIVOS DE APRENDIZAJE

4 Describir la fotosíntesis como un proceso redox.

5 Distinguir entre reacciones dependientes de luz y reacciones de fijación de carbono de la fotosíntesis.

Durante la fotosíntesis, una célula utiliza energía luminosa capturada por la clorofila para realizar la síntesis de carbohidratos. La reacción general de la fotosíntesis puede resumirse como sigue:

$$\underset{\text{Dióxido de carbono}}{6\,CO_2} + \underset{\text{Agua}}{12\,H_2O} \xrightarrow[\text{Clorofila}]{\text{Energía luminosa}} \underset{\text{Glucosa}}{C_6H_{12}O_6} + \underset{\text{Oxígeno}}{6\,O_2} + \underset{\text{Agua}}{6\,H_2O}$$

Usualmente, la ecuación se escribe en la forma dada, con H_2O en ambos lados, porque el agua es un reactivo en algunas reacciones y un producto en otras. Además, todo el oxígeno producido proviene del agua, por tanto se requieren 12 moléculas de agua para producir 12 átomos de oxígeno. Sin embargo, como no existe rendimiento neto de H_2O, para realizar un análisis se puede simplificar la ecuación resumida de la fotosíntesis:

$$6\,CO_2 + 6\,H_2O \xrightarrow[\text{Clorofila}]{\text{Luz}} C_6H_{12}O_6 + 6\,O_2$$

Cuando se analiza este proceso, resulta que los átomos de hidrógeno se transfieren del H_2O al CO_2 para formar carbohidratos, así que puede reconocerse como una reacción redox. Del capítulo 7, recuerde que en una reacción redox uno o más electrones, usualmente como parte de uno o más átomos de hidrógeno, se transfieren de un donador de electrones (un agente reductor) a un aceptor (un agente oxidante).

$$6\,CO_2 + 6\,H_2O \xrightarrow[\text{Clorofila}]{\text{Luz}} C_6H_{12}O_6 + 6\,O_2$$

Reducción

Oxidación

Cuando los electrones se transfieren, también parte de su energía se transfiere. Sin embargo, la ecuación resumida de la fotosíntesis es algo imprecisa o errónea porque realmente no ocurre una transferencia directa de átomos de hidrógeno. Dicha ecuación resumida describe *qué* pasa pero no *cómo* ocurre. El *cómo* es más complejo e implica múltiples pasos, que incluyen reacciones redox.

Las reacciones de fotosíntesis se dividen en dos fases: aquellas dependientes de luz (corresponde a la parte *foto* de la fotosíntesis) y aquellas reacciones de fijación de carbono (la parte *síntesis* de la fotosíntesis). Cada conjunto de reacciones ocurre en una parte distinta del cloroplasto: las reacciones dependientes de luz están asociadas con los tilacoides, y las reacciones de fijación de carbono ocurren en el estroma (**FIGURA 9-8**).

El ATP y el NADPH son productos de las reacciones dependientes de luz: Un resumen general

La energía luminosa se convierte en energía química en las **reacciones dependientes de luz**, las cuales están asociadas con los tilacoides. Las reacciones dependientes de luz inician conforme la clorofila captura energía luminosa, causando que uno de sus electrones se mueva a un estado de mayor energía. El electrón energizado se transfiere a una molécula aceptora y se reemplaza por un electrón del H_2O. Cuando esto sucede, el H_2O se rompe y se libera oxígeno molecular (**FIGURA 9-9**). Algo de energía de los electrones energizados se utiliza en la fosforilación de **difosfato de adenosina (ADP)**, formándose **trifosfato de adenosina (ATP)**. Además, la **nicotinamida adenina dinucleótido fosfato ($NADP^+$)** se reduce y se produce **NADPH**.[1] El NADPH es un transportador de hidrógeno, similar al NADH, difiriendo por la adición de un grupo fosfato. A diferencia del NADH, que generalmente está asociado con rutas catabólicas semejantes a la respiración celular aeróbica, el NADPH tiene la capacidad de proporcionar electrones de alta energía para impulsar ciertas reacciones en rutas anabólicas, tales como las reacciones de fijación de carbono de la fotosíntesis.

[1]No obstante que la manera correcta de escribir la forma reducida de $NADP^+$ es $NADPH + H^+$, en este libro por simplicidad se presenta la forma reducida como NADPH.

PUNTO CLAVE Las reacciones dependientes de luz que ocurren en los tilacoides capturan moléculas de energía como ATP y NADPH, capaces de impulsar reacciones de fijación de carbono en el estroma.

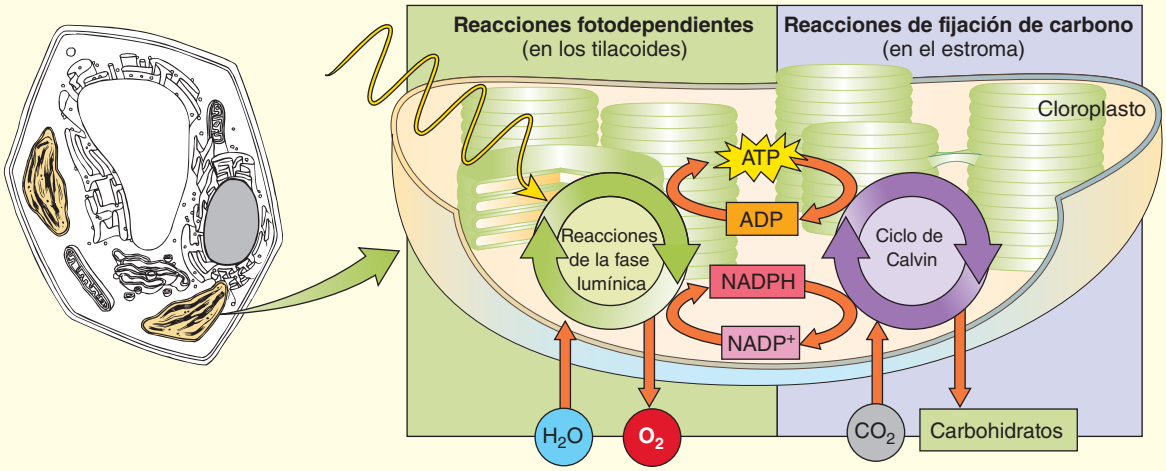


FIGURA 9-8 *Animada* Descripción de la fotosíntesis

Así, los productos de las reacciones dependientes de luz, ATP y NADPH, se necesitan en las reacciones de fijación de carbono que necesitan energía.

Los carbohidratos se producen durante las reacciones de fijación de carbono: Una descripción

La estructura de las moléculas de ATP y de NADPH producidas durante la fase dependiente de luz permite transferir energía química pero no para almacenarla por largos períodos. Por esta razón, parte de esta energía se transfiere a los enlaces químicos en los carbohidratos, que se pueden producir en grandes cantidades y almacenar para uso posterior. Conocidas como **fijación de carbono**, esas reacciones "fijan" los átomos de carbono del CO_2 a cadenas carbonadas ya existentes de moléculas orgánicas. Las reacciones de fijación de carbono no tienen una directa necesidad de luz, así que previamente se les llamó reacciones "oscuras". Sin embargo, ellas no requieren oscuridad; en efecto, muchas de las enzimas que participan en la fijación de carbono son mucho más activas en la luz que en la oscuridad. Además, las reacciones de fijación de carbono dependen de los productos de las reacciones dependientes de luz. Las reacciones de fijación de carbono ocurren en el estroma del cloroplasto.

Ahora que ya se ha presentado una descripción de la fotosíntesis, se examinará el proceso entero con más detalle.

© Kel Shorting/Shutterstock

FIGURA 9-9 Oxígeno producido por la fotosíntesis
En días soleados, algunas veces el oxígeno liberado por las plantas acuáticas es visible como burbujas en el agua. Esta planta (*Elodea*) está realizando la fotosíntesis de manera muy activa.

Repaso

- ¿Cuál está más oxidado, el oxígeno que es parte de una molécula de agua o el oxígeno molecular?
- ¿De qué maneras las reacciones de fijación de carbono dependen de las reacciones dependientes de luz?

9.4 REACCIONES DEPENDIENTES DE LUZ

OBJETIVOS DE APRENDIZAJE

6 Describir el flujo de electrones a través de los fotosistemas I y II en la ruta de transporte acíclico de electrones y los productos resultantes. Comparar esto con el transporte cíclico de electrones.

7 Explicar cómo se establece un gradiente de protones (H^+) a través de la membrana del tilacoide y cómo este gradiente funciona en la síntesis de ATP.

En las reacciones dependientes de luz, la energía radiante de la luz solar efectúa la fosforilación del ADP, produciendo ATP, y reduciendo el $NADP^+$, para formar NADPH. La energía luminosa que la clorofila

captura se almacena temporalmente en esos dos compuestos. Las reacciones dependientes de luz se resumen como sigue:

$$12\,H_2O + 12\,NADP^+ + 18\,ADP + 18\,P_i \xrightarrow[\text{Clorofila}]{\text{Luz}} 6\,O_2 + 12\,NADPH + 18\,ATP$$

Los fotosistemas I y II consisten en un centro de reacción y de múltiples complejos antena

Las reacciones dependientes de luz de la fotosíntesis inician cuando la clorofila *a* y (o) los pigmentos accesorios absorben luz. De acuerdo con el modelo actualmente aceptado, las clorofilas *a* y *b* y las moléculas de pigmento accesorio están organizadas con proteínas de unión a pigmentos en la membrana del tilacoide, en unidades llamadas **complejos antena**. Los pigmentos y las proteínas asociadas están acomodadas en grupos altamente ordenados con alrededor de 250 moléculas de clorofila relacionadas con enzimas específicas y otras proteínas. Cada complejo antena absorbe energía luminosa y la transfiere al **centro de reacción**, que consiste en moléculas de clorofila y proteínas, incluyendo componentes de transferencia de electrones, que participan directamente en la fotosíntesis (**FIGURA 9-10**). La energía luminosa se convierte en energía química en los centros de reacción fotosintético mediante una serie de reacciones de transferencia de electrones.

Dos tipos de unidades fotosintéticas, designadas como fotosistema I y fotosistema II, participan en la fotosíntesis. Sus centros de reacción son distinguibles porque están asociados con proteínas de tal manera que causan un ligero desplazamiento en sus espectros de absorción. Normalmente, la clorofila *a* presenta un fuerte pico de absorción próximo a los 660 nm. En contraste, el centro de reacción del **fotosistema I** consiste en un par de moléculas de clorofila *a* con un pico de absorción en 700 nm, que se refiere como **P700**. El centro de reacción del **fotosistema II** está formado por un par de moléculas de clorofila *a* con un pico de absorción cercano a 680 nm, referido como **P680**.

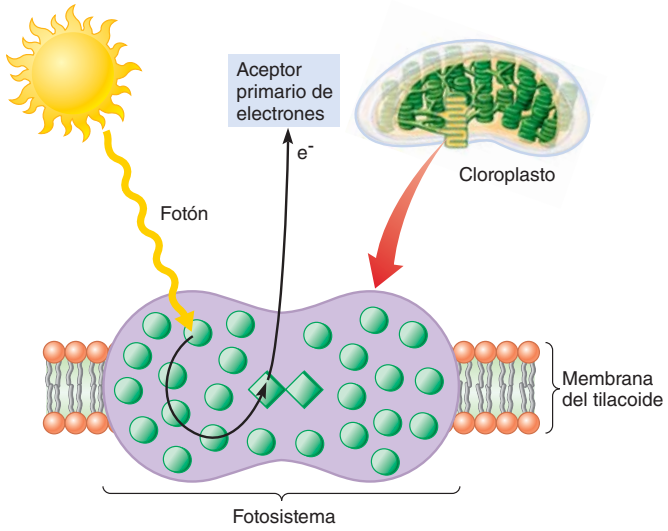


FIGURA 9-10 ***Animada*** **Vista esquemática de un fotosistema**
Las moléculas de clorofila (*círculos verdes*) y los pigmentos accesorios (*que no* se *muestran*) están organizados en arreglos captadores de luz, o complejos antena. Se muestra una parte de tal estructura dentro de un fotosistema. Cada complejo consiste de varios cientos de moléculas de pigmento, en asociación con proteínas especiales (*que no* se *muestran*). Esas proteínas mantienen a los pigmentos en una disposición espacial altamente ordenada, en forma tal que cuando la molécula de un complejo antena absorbe un fotón, la energía derivada de ese fotón se transfiere fácilmente de una molécula de pigmento a otra (*flecha negra*). Cuando esta energía llega a una de las dos moléculas de clorofila en el centro de reacción fotoquímico (*diamantes verdes*), se excita un electrón y es capturado por un aceptor primario de electrones.

Cuando una molécula de pigmento absorbe energía luminosa, esa energía se transfiere, a través de un proceso conocido como *resonancia*, directamente de una molécula de pigmento a otra dentro del complejo antena hasta que la energía llega al centro de reacción fotoquímico. Cuando la energía llega a una molécula P700 (en un centro de reacción del fotosistema I) o P680 (en un centro de reacción del fotosistema II), entonces un electrón se eleva a un nivel de alta energía. Como se explica en la siguiente sección, este electrón energizado puede ser donado a un aceptor electrónico que se reduce en el proceso.

El transporte acíclico de electrones produce ATP y NADPH

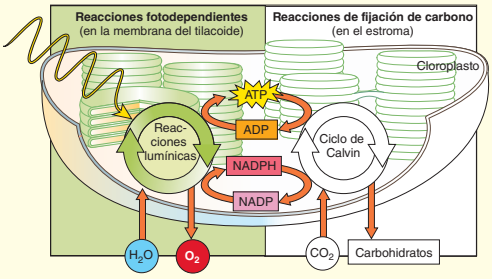
El análisis del **transporte acíclico de electrones** incluye los eventos que ocurren en el fotosistema I (**FIGURA 9-11**). Una molécula de pigmento de un complejo antena asociado con el fotosistema I absorbe un fotón de luz. La energía absorbida se transfiere de una molécula de pigmento a otra hasta que llega al centro de reacción fotoquímico, en donde excita a un electrón en una molécula P700. Este electrón energizado se transfiere a un aceptor primario de electrones, una molécula especial de clorofila *a*, que es el primero de una serie de varios aceptores de electrones. El electrón energizado se transfiere, a lo largo de una **cadena de transporte de electrones**, de un aceptor de electrones a otro, hasta que llega a una *ferredoxina*, una proteína que contiene hierro. La ferredoxina transfiere el electrón al $NADP^+$ en la presencia de la enzima *ferredoxina –$NADP^+$ reductasa*.

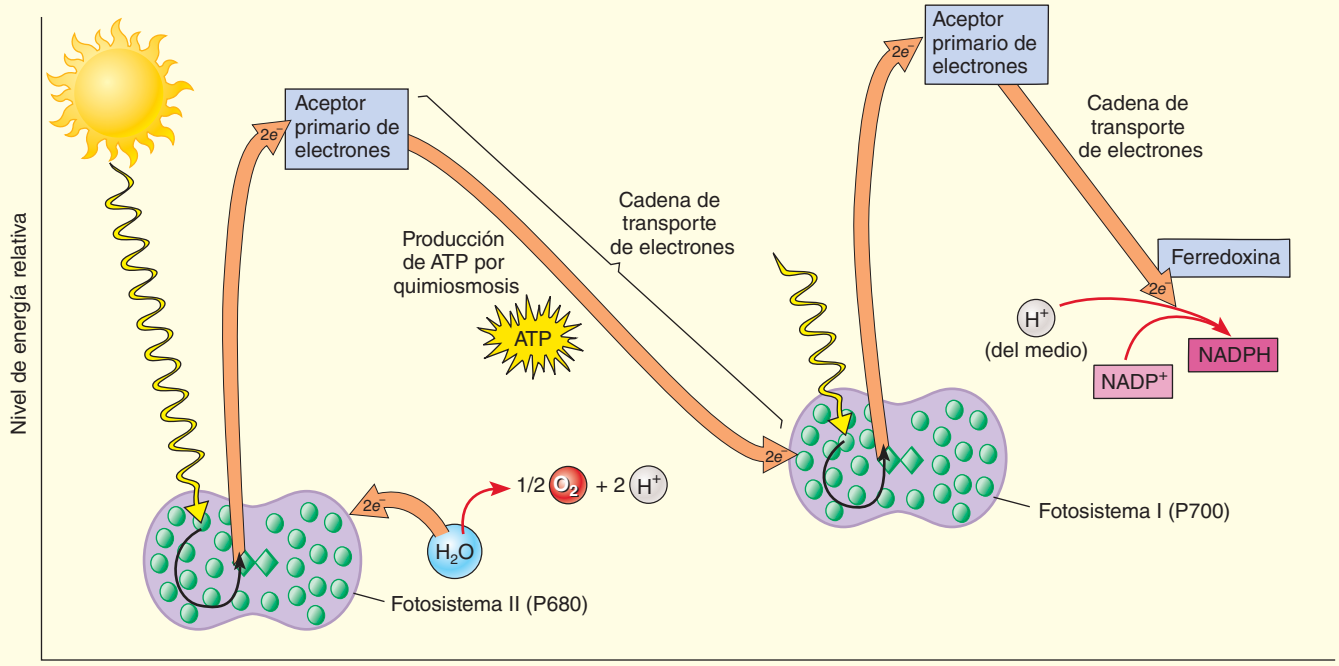
Cuando el $NADP^+$ acepta dos electrones, éstos se unen con un protón (H^+); así, la forma reducida de $NADP^+$ es NADPH, que se libera en el estroma. El P700 queda cargado positivamente cuando cede un electrón al aceptor primario de electrones; el electrón perdido se reemplaza por otro donado por el fotosistema II.

Como en el fotosistema I, el fotosistema II se activa cuando una molécula de pigmento en un complejo antena absorbe un fotón de energía luminosa. La energía se transfiere al centro de reacción, en donde provoca el movimiento de un electrón de una molécula de P680 a un mayor nivel energético. Este electrón energizado es recibido por un aceptor primario de electrones (una molécula de clorofila altamente modificada conocida como *feofitina*) y entonces se transfiere por una cadena de transporte de electrones hasta que es donado al P700 en el fotosistema I.

¿Cómo se reemplaza el electrón que ha sido donado a la cadena de transporte de electrones? Esto ocurre mediante la **fotólisis** (rompimiento con luz) del agua, un proceso que no sólo produce electrones sino que también es la fuente de casi todo el oxígeno en la atmósfera terrestre. Una molécula de P680 que ha cedido un electrón energizado al aceptor primario de electrones está cargado positivamente ($P680^+$). El $P680^+$ es un agente oxidante tan fuerte que es capaz de arrancar los electrones del átomo de oxígeno que hace parte de una molécula de H_2O. En una reacción catalizada por una única enzima que contiene manganeso, el agua se descompone en sus componentes: dos electrones, dos protones, y oxígeno. Cada electrón es donado a una molécula P680, que a su vez pierde su carga positiva; los protones son liberados en la luz del tilacoide. Puesto que no existe oxígeno en forma atómica, el oxígeno producido por el rompimiento de una molécula de H_2O se escribe como $\frac{1}{2}O_2$. Se deben romper dos moléculas de agua para producir

PUNTO CLAVE El transporte acíclico de electrones convierte energía luminosa a energía química en forma de ATP y NADPH.





1 Los electrones proporcionados al sistema provienen de la disociación del H_2O por el fotosistema II, con la liberación de O_2 como subproducto. Cuando se activa el fotosistema II mediante la absorción de fotones, los electrones pasan a través de la cadena de transporte de electrones y por último son donados al fotosistema I.

2 Los electrones en el fotosistema I son "reenergizados" mediante absorción de energía luminosa adicional y son transferidos al $NADP^+$, formando NADPH.

FIGURA 9-11 ***Animada*** **Transporte acíclico de electrones**

En el transporte acíclico (no cíclico) de electrones, la formación de ATP está acoplada a una ruta específica para el flujo de los electrones energizados (*flechas naranjas*) del H_2O (*abajo a la izquierda*) hacia el $NADP^+$ (*a la derecha*). En realidad sólo pasa un electrón por la cadena de transporte de electrones; en esta figura se muestran dos porque se necesitan dos electrones para formar una molécula de NADPH.

una molécula de oxígeno. La fotólisis del agua es una reacción importante, pero su nombre es malinterpretado ya que implica que el agua se descompone por la luz. Realmente, la luz descompone al agua de manera indirecta al hacer que el P680 se oxide.

El transporte acíclico de electrones es un proceso lineal continuo

En presencia de luz, existe un flujo unidireccional continuo de electrones desde la principal fuente de electrones, el H_2O, hacia el aceptor terminal de electrones, el $NADP^+$. La fotólisis del agua es catalizada enzimáticamente para reemplazar a los electrones energizados que son donados a la cadena de transporte de electrones por las moléculas de P680 en el fotosistema II. Esos electrones viajan por la cadena de transporte de electrones que conecta al fotosistema II con el fotosistema I. Así, estos proporcionan un suministro continuo de electrones energizados para remplazar los que han sido dados al P700.

Conforme los electrones se transfieren por la cadena de transporte de electrones que conecta al fotosistema II con el fotosistema I, pierden energía. Parte de la energía liberada se emplea para bombear protones a través de la membrana del tilacoide, desde el estroma hacia la luz del tilacoide, produciéndose así un gradiente de protones. La energía de este gradiente de protones es aprovechada para producir ATP a partir del ADP mediante *quimiosmosis*, la cual se analizará más adelante en este capítulo. El ATP y el NADPH, productos de las reacciones dependientes

de luz, son liberados en el estroma, en donde ambos son requeridos por las reacciones de fijación de carbono.

El transporte cíclico de electrones produce ATP pero no NADPH

Sólo el fotosistema I está implicado en el **transporte cíclico de electrones**, la reacción dependiente de luz más simple. La ruta es cíclica porque los electrones energizados, que se originan del P700 en el centro de reacción fotoquímica, finalmente retornan al P700. En presencia de luz, los electrones continuamente fluyen a través de una cadena de transporte de electrones dentro de la membrana del tilacoide. Conforme pasan de un aceptor a otro, los electrones pierden energía, parte de la cual se emplea para bombear protones a través de la membrana del tilacoide. Una enzima (ATP sintasa) en la membrana del tilacoide utiliza la energía del gradiente de protones para elaborar ATP. El NADPH no es producido, no se disocia el H_2O, y no se genera oxígeno. Por sí mismo, el transporte cíclico de electrones no podría servir como base de la fotosíntesis porque, como se explica más adelante en este capítulo, se necesita el NADPH para reducir CO_2 a carbohidrato.

No es clara aún, la importancia del transporte cíclico de electrones para la fotosíntesis en las plantas. El transporte cíclico de electrones puede ocurrir en células vegetales cuando existe muy poco $NADP^+$ para aceptar electrones de la ferredoxina. Hay evidencia de que el flujo electrónico cíclico puede ayudar a mantener la óptima razón de ATP a NADPH requerida para la fijación de carbono, como también para proporcionar ATP extra para alimentar a otros procesos que necesitan ATP en los cloroplastos. Generalmente, los biólogos concuerdan en que antiguas bacterias emplearon este proceso para elaborar ATP a partir de energía luminosa. Una ruta de reacción análoga al transporte cíclico de electrones en plantas está presente en algunas modernas procariotas fotosintéticas. En la **TABLA 9-1** se comparan los transportes acíclicos y cíclicos de electrones.

La síntesis de ATP ocurre por quimiosmosis

Cada miembro de la cadena de transporte de electrones que une al fotosistema II con el fotosistema I puede existir en una forma oxidada (baja energía) y en una forma reducida (alta energía). El electrón del P680 capturado por el aceptor primario de electrones es altamente energizado; y se transfiere de un mensajero al siguiente en una serie de reacciones redox exergónicas, perdiendo algo de su energía en cada etapa. Sin embargo, parte de la energía cedida por el electrón no la pierde el sistema; se emplea para dar energía a la síntesis de ATP. La síntesis de ATP (es decir, la fosforilación de ADP) está acoplada al transporte de electrones que han sido energizados por fotones, entonces el proceso se conoce como **fotofosforilación**.

TABLA 9-1 Comparación de transporte cíclico y acíclico de electrones

	Transporte acíclico de electrones	Transporte cíclico de electrones
Fuente de electrones	H_2O	Ninguna—los electrones circulan por el sistema
¿Se libera oxígeno?	Sí (del H_2O)	No
Aceptor terminal o final de electrones	$NADP^+$	Ninguna—los electrones circulan por el sistema
Forma en la cual la energía es capturada temporalmente (quimiosmosis)	ATP (por quimiosmosis); NADPH	ATP (por quimiosmosis)
Fotosistema(s) requerido(s)	PS I (P700) y PS II (P680)	Solamente PS I (P700)

El modelo quimiosmótico explica el acoplamiento de la síntesis de ATP y el transporte de electrones

Como ya se analizó, los pigmentos y los aceptores de electrones de las reacciones dependientes de luz están inmersos en la membrana del tilacoide. La energía liberada por los electrones que pasan a través de la cadena de aceptores se utiliza para bombear protones del estroma, a través de la membrana del tilacoide, hacia la luz del tilacoide (**FIGURA 9-12**). Así, el bombeo de protones resulta en la formación de un gradiente de protones a través de la membrana del tilacoide. Los protones también se acumulan en la luz del tilacoide conforme el agua se descompone durante el transporte acíclico de electrones. Los protones son realmente iones de hidrógeno (H^+), entonces la acumulación de protones hace que el pH del interior del tilacoide baje a un pH cercano a 5 en la luz del tilacoide, comparado con un pH cercano a 8 en el estroma. Esta diferencia de 3 unidades en el pH, a través de la membrana del tilacoide, significa que existe una diferencia de miles de veces en la concentración de iones de hidrógeno.

El gradiente de protones tiene gran cantidad de energía libre porque su estado es de baja entropía. ¿Cómo convierte el cloroplasto esa energía a una forma más útil? De acuerdo con los principios generales de difusión, podría esperarse que los protones concentrados dentro del tilacoide se difundieran rápidamente hacia su exterior. Sin embargo, esto se evita porque la membrana del tilacoide es impermeable al H^+ excepto a través de ciertos canales formados por la enzima **ATP sintasa**. Esta enzima, una

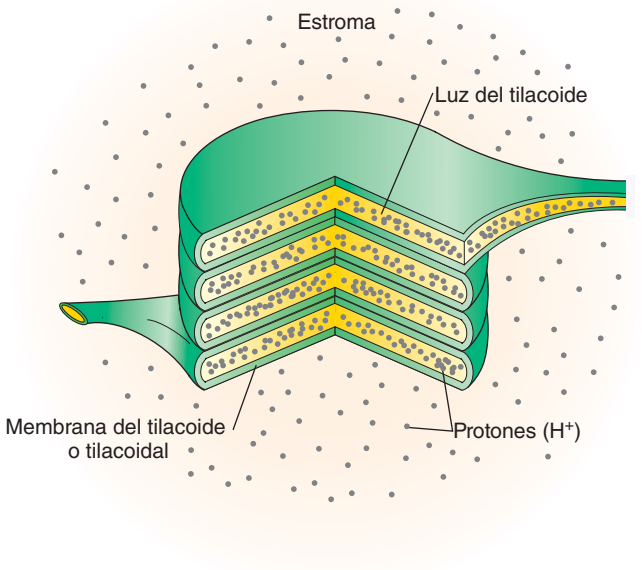
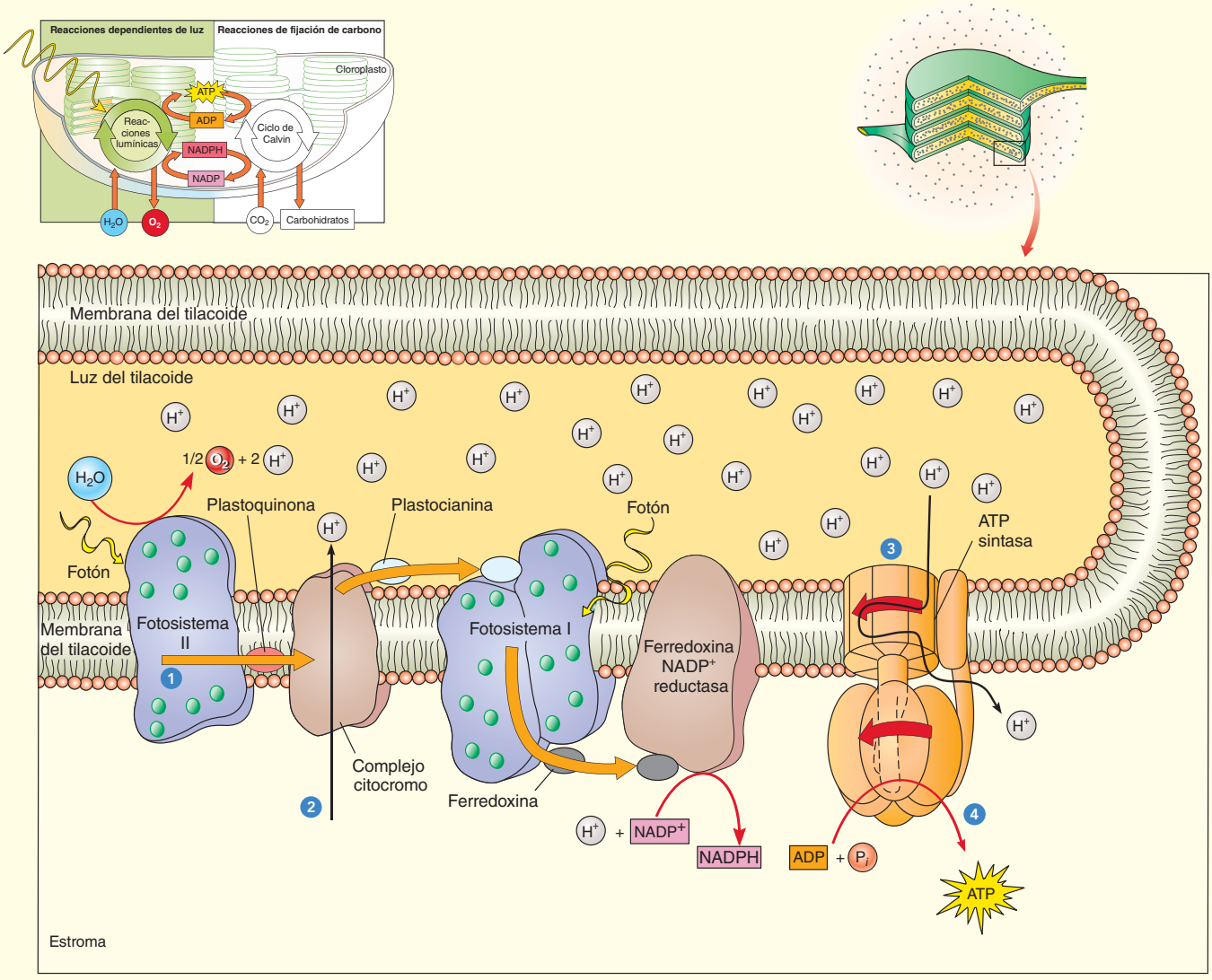


FIGURA 9-12 **Acumulación de protones en la luz del tilacoide**
Conforme los electrones se mueven por la cadena de transporte de electrones, los protones (H^+) se trasladan del estroma hacia la luz del tilacoide, creando un gradiente de protones. La gran concentración de H^+ en la luz del tilacoide disminuye el pH.

proteína transmembrana también se encuentra en la mitocondria, forma complejos tan grandes que pueden observarse en micrografías electrónicas (vea la figura 8-11b). Los complejos de ATP sintasa se observan como proyecciones en el estroma. Conforme los protones se difunden por una estructura ATP sintasa, la energía libre disminuye porque la entropía aumenta. Cada estructura de ATP sintasa acopla este proceso exergónico de difusión (asociado a un gradiente de concentración) al proceso endergónico de la fosforilación de ADP para formar ATP, que se libera en el estroma (**FIGURA 9-13**). Se cree que el movimiento de protones a través de la ATP sintasa induce cambios en la configuración de la enzima que son necesarios para la síntesis de ATP. Se estima que por cada cuatro protones que se desplazan por la ATP sintasa, se sintetiza una molécula de ATP.

El mecanismo mediante el cual la fosforilación de ADP se acopla a la difusión a favor del gradiente de protones se llama **quimiosmosis**. La quimiosmosis, como conexión esencial entre el transporte de electrones y la fosforilación de ADP, es un mecanismo básico de acoplamiento

PUNTO CLAVE **Los portadores de electrones asociados con la membrana del tilacoide transfieren electrones energizados del agua hacia el $NADP^+$ y forman NADPH. El ATP se genera por quimiosmosis.**



1. Las flechas naranjas indican la ruta de los electrones a lo largo de la cadena de transporte de electrones en la membrana del tilacoide. Los portadores de electrones dentro de la membrana son reducidos y oxidados alternativamente, conforme aceptan y donan electrones.
2. La energía liberada durante el transporte de electrones se utiliza para transferir H^+ del estroma a la luz del tilacoide, aumentando su concentración de H^+.
3. La difusión inversa de H^+ en el estroma se evita porque su paso sólo es posible mediante canales especiales formados por la enzima ATP sintasa en la membrana del tilacoide.
4. El H^+ fluye por la enzima ATP sintasa, generando ATP.

FIGURA 9-13 Una mirada detallada al transporte de electrones y a la quimiosmosis

TABLA 9-2 Comparación de la fotosíntesis con la respiración aeróbica

	Fotosíntesis	Respiración aeróbica
Tipo de reacción metabólica	Anabolismo	Catabolismo
Materias primas	CO_2, H_2O	$C_6H_{12}O_6$, O_2
Productos finales	$C_6H_{12}O_6$, O_2	CO_2, H_2O
¿Cuáles células realizan esos procesos?	Células que contienen clorofila (algas, ciertas células vegetales, y algunas bacterias)	Toda célula metabólicamente activa realiza la respiración aeróbica o alguna otra ruta liberadora de energía
Sitios implicados (en células eucariotas)	Cloroplastos	Citosol (glicólisis); mitocondria
Producción de ATP	Por fotofosforilación (proceso quimiosmótico)	Fosforilación a nivel sustrato y por fosforilación oxidativa (proceso quimiosmótico)
Principal compuesto para transferir electrones	$NADP^+$ es reducido para formar NADPH*	NAD^+ se reduce para formar NADH*
Localización de la cadena de transporte de electrones	Membrana del tilacoide	Membrana interna de la mitocondria (crestas)
Fuente de electrones para la cadena de transporte de electrones	En el transporte acíclico de electrones: H_2O (experimenta fotólisis para producir electrones, protones y oxígeno)	Fuente inmediata: NADH, $FADH_2$ Fuente final: glucosa u otro carbohidrato
Aceptor final de electrones en la cadena de transporte de electrones	En el transporte acíclico de electrones: $NADP^+$ (se reduce para formar NADPH)	O_2 (se reduce para formar H_2O)

*NADPH y NADH son transportadores de hidrógeno muy similares (es decir, de electrones), sólo difieren en un grupo fosfato. Sin embargo, en general el NADPH se relaciona con enzimas en rutas anabólicas, como la fotosíntesis. El NADH se asocia con rutas catabólicas, como la respiración celular.

energético en las células. Del capítulo 8, recuerde que la quimiosmosis también se presenta en la respiración aeróbica (vea la **TABLA 9-2**).

Repaso

- ¿Por qué el oxígeno molecular es un subproducto necesario de la fotosíntesis?
- ¿Qué proceso constituye el mecanismo de la fotofosforilación?
- ¿Por qué los fotosistemas I y II se requieren para la fotosíntesis? ¿La fosforilación cíclica es suficiente para sostener la fotosíntesis? Explique su respuesta.

9.5 REACCIONES DE FIJACIÓN DE CARBONO

OBJETIVOS DE APRENDIZAJE

8 Resumir las tres fases del ciclo de Calvin e indicar los papeles del ATP y NADPH en el proceso.
9 Analizar cómo la fotorrespiración reduce la eficiencia fotosintética.
10 Comparar las rutas del C_4 y del CAM.

En las reacciones de fijación de carbono, se utiliza la energía del ATP y del NADPH para la formación de moléculas orgánicas a partir del CO_2. Las reacciones de fijación de carbono se pueden resumir así:

$$12\,NADPH + 18\,ATP + 6\,CO_2 \longrightarrow C_6H_{12}O_6 + 12\,NADP^+ + 18\,ADP + 18\,P_i + 6\,H_2O$$

La mayoría de las plantas utilizan el ciclo de Calvin para fijar el carbono

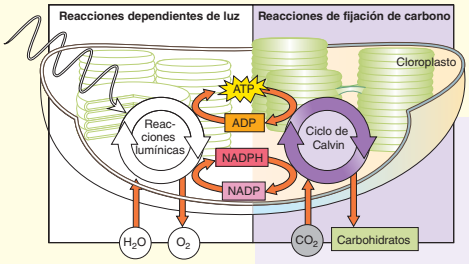
La fijación de carbono ocurre en el estroma mediante una secuencia de 13 reacciones conocidas como el **ciclo de Calvin**. Durante la década de 1950, los investigadores Melvin Calvin y Andrew Benson (de la Universidad de California), y otros, lograron aclarar los detalles de este ciclo. Calvin ganó el Premio Nobel de Química en 1961.

Las 13 reacciones del ciclo de Calvin se dividen en tres fases: Absorción de CO_2, reducción de carbono, y regeneración de RuBP (**FIGURA 9-14**). Todas las 13 enzimas que catalizan los diferentes pasos en el ciclo de Calvin están localizadas en el estroma del cloroplasto. Diez de las enzimas también participan en la glucólisis (vea el capítulo 8). Estas enzimas catalizan reacciones reversibles, degradando moléculas de carbohidratos en la respiración celular y sintetizando moléculas de carbohidratos en la fotosíntesis.

1. *Absorción de CO_2.* La primera fase del ciclo de Calvin consiste en una reacción individual en la que una molécula de CO_2 reacciona con un compuesto de cinco carbonos fosforilado, la **ribulosa bifosfato (RuBP)**. Esta reacción se cataliza por la enzima *ribulosa bifosfato carboxilasa oxigenasa*, también conocida como **rubisco**. El cloroplasto contiene más enzima rubisco que cualquier otra proteína, y esta enzima puede ser una de las más abundantes proteínas en la biosfera. El producto de esta reacción es un intermediario de seis carbonos inestable, que inmediatamente se rompe en dos moléculas de **fosfoglicerato (PGA)** con tres carbonos cada uno.

   El carbono que originalmente fue parte de una molécula de CO_2 ahora se hace parte de una cadena carbonada; el carbono se ha "fijado". El ciclo de Calvin también se conoce como la **ruta C_3** porque el producto de la reacción de fijación de carbono inicial es un compuesto de tres carbonos. Las plantas que inicialmente fijan el carbono de esta manera se conocen como **plantas C_3**.
2. *Reducción de carbono.* La segunda fase del ciclo de Calvin consiste en dos pasos en los cuales la energía y la potencia reducida del ATP y del NADPH (ambos producidos en las reacciones dependientes de luz) se utilizan para convertir las moléculas de PGA a **gliceraldehído-3-fosfato (G3P)**. Como se muestra en la figura 9-14, por cada seis carbonos que entran al ciclo como CO_2, seis carbonos pueden

PUNTO CLAVE Las moléculas de ATP y NADPH aportan la energía que controla la fijación de carbono en el ciclo de Calvin.



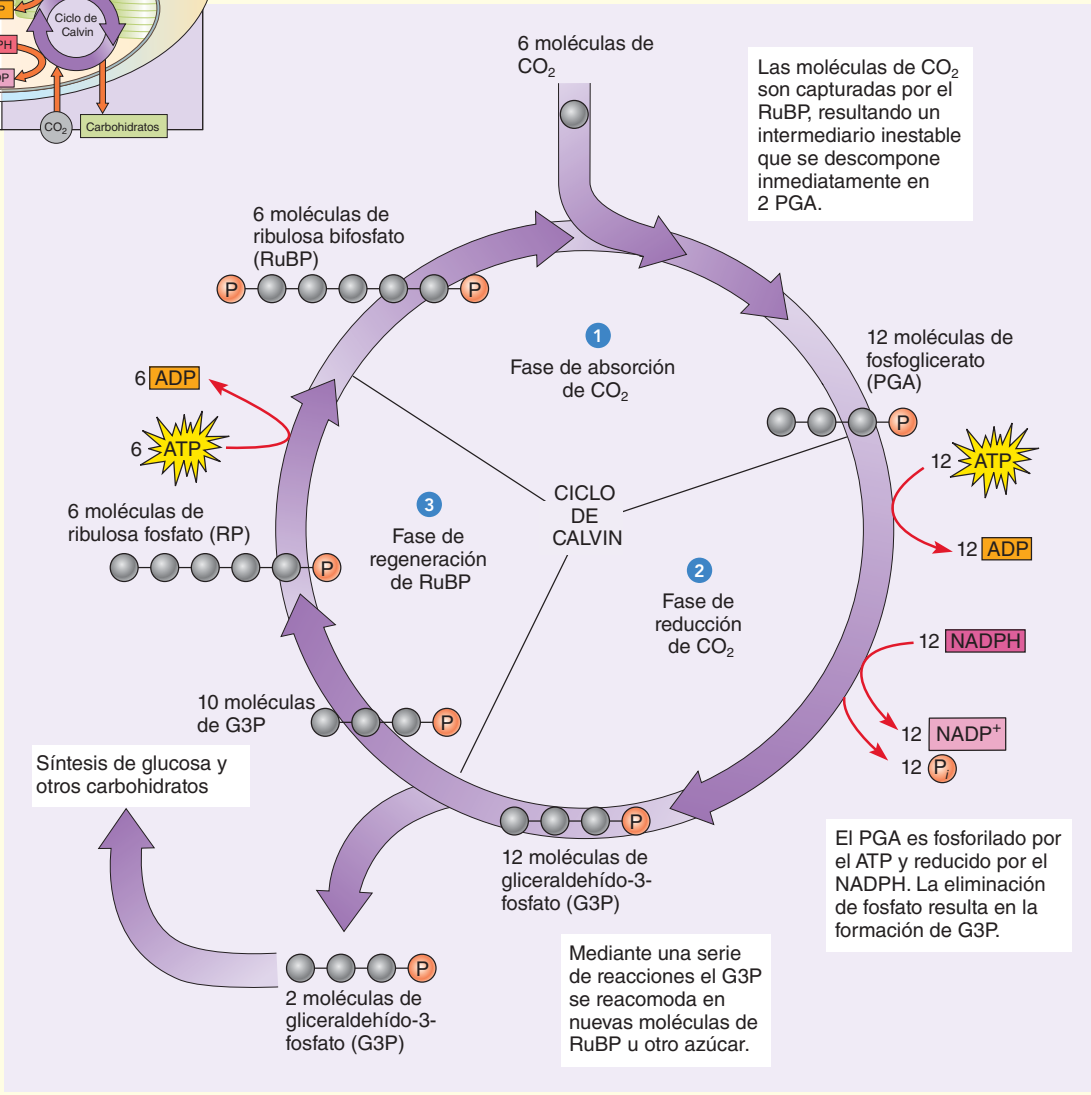


FIGURA 9-14 ***Animada*** **Vista detallada del ciclo de Calvin**

1 Este diagrama, en que los átomos de carbono se representan con bolas negras, muestra que seis moléculas de CO_2 se deben "fijar" (incorporadas en cadenas carbonadas preexistentes) en la fase de absorción de CO_2 para producir una molécula de azúcar de seis carbonos como la glucosa. 2 El gliceraldehído-3-fosfato (G3P) se forma en la fase de reducción de carbono. Dos moléculas de G3P "abandonan" el ciclo por cada glucosa formada. 3 El ribulosa bifosfato (RuBP) se regenera, y puede empezar un nuevo ciclo. Aunque esas reacciones no requieren luz directamente, la energía que controla el ciclo de Calvin proviene del ATP y del NADPH, que son los productos de reacciones dependientes de luz.

abandonar el sistema como dos moléculas de G3P, para ser empleadas en la síntesis de carbohidratos. Cada una de esas moléculas de tres carbonos de G3P es esencialmente la mitad de una molécula de hexosa (azúcar de seis carbonos). (En efecto, se puede recordar que el G3P es un intermediario clave en la descomposición de azúcar en glucólisis; vea las figuras 8-3 y 8-4).

La reacción de dos moléculas de G3P es exergónica y conduce a la formación de glucosa y fructosa. En algunas plantas, la glucosa y la fructosa se unen para producir sacarosa (azúcar de mesa común). (La sacarosa se puede obtener de la caña de azúcar, de la remolacha, y de la savia de arce). La célula vegetal también utiliza glucosa para producir almidón o celulosa.

TABLA 9-3 Resumen de la fotosíntesis

Serie de reacciones	Resumen del proceso	Materiales necesarios	Productos finales
Reacciones dependientes de luz (ocurren en las membranas tilacoides)	La energía solar es utilizada para descomponer el agua, fabricar ATP, y reducir el $NADP^+$		
Reacciones fotoquímicas	Se activa la clorofila; el centro de reacción dona electrones fotoexcitados al aceptor de electrones	Energía lumínica; pigmentos (clorofila)	Electrones
Transporte de electrones	Los electrones son transportados por la cadena de aceptores en las membranas tilacoides; los electrones reducen el $NADP^+$; la descomposición del agua proporciona H^+ que se acumula en la luz del tilacoide	Electrones, $NADP^+$, H_2O, aceptores de electrones	NADPH, O_2
Quimiosmosis	Los H^+ se difunden a través de la membrana del tilacoide a favor de su gradiente; cruzan la membrana por canales especiales en el complejo de ATP sintasa; la energía liberada se utiliza para producir ATP.	Gradiente de protones, ADP + P_i, ATP sintasa	ATP
Reacciones de fijación de carbono (ocurren en el estroma)	Fijación de carbono; el dióxido de carbono se utiliza para sintetizar carbohidratos	Ribulosa bifosfato, CO_2, ATP, NADPH, enzimas necesarias	Carbohidratos ADP + P_i, $NADP^+$

3. *Regeneración de RuBP*. Observe que aunque se eliminan 2 moléculas de G3P del ciclo, restan 10 moléculas de G3P; esto representa un total de 30 átomos de carbono. Mediante una serie de 10 reacciones que constituyen la tercera fase del ciclo de Calvin, esos 30 carbonos y sus átomos asociados se reacomodan en seis moléculas de ribulosa fosfato, cada una de las cuales queda fosforilada por el ATP para producir RuBP, el compuesto de cinco carbonos con el que inició el ciclo. Estas moléculas de RuBP inician el proceso de fijación de CO_2 y otra vez la producción final de G3P.

En resumen, los insumos requeridos para las reacciones de fijación de carbono son seis moléculas de CO_2 (la fuente de carbonos y oxígenos en los carbohidratos), fosfatos transferidos del ATP, y electrones (como hidrógeno) aportados por el NADPH (pero principalmente obtenidos por la fotólisis del agua). Al final, los seis carbonos del CO_2 forman parte de una molécula hexosa. Las restantes moléculas de G3P se utilizan para sintetizar las moléculas RuBP que se pueden combinar con más moléculas de CO_2. En la **TABLA 9-3** se presenta un resumen de la fotosíntesis.

La fotorrespiración reduce la eficiencia fotosintética

Muchas plantas C_3, incluidos ciertos cultivos de importancia en la agricultura como soya, trigo y papas, no producen tantos carbohidratos mediante la fotosíntesis, como sería de esperar, especialmente durante períodos de altas temperaturas en el verano. Este fenómeno es una consecuencia del proceso de equilibrio que debe mantener la planta entre el CO_2 que requiere para la fotosíntesis y su necesidad de evitar la pérdida de agua. Recuerde que la mayor parte de la fotosíntesis ocurre en las células mesófilas dentro de la hoja y que la entrada y salida de gases desde el interior de la hoja está regulada por los estomas, minúsculos poros concentrados en la parte inferior de la hoja (vea la figura 9-4a). En días calurosos y secos, las plantas cierran sus estomas para conservar agua. Una vez que los estomas están cerrados, la fotosíntesis utiliza rápidamente el CO_2 que queda en la hoja y produce O_2, que se acumula en los cloroplastos.

Recuerde que la enzima RuBP carboxilasa oxigenasa (rubisco) cataliza la fijación de CO_2 en el ciclo de Calvin agregando CO_2 al RuBP. Como está implícito en su nombre completo , el rubisco no sólo actúa como una carboxilasa sino también como una oxigenasa porque los altos niveles de O_2 compiten con el CO_2 por el sitio activo del rubisco. Algunos de los intermediarios participantes en el ciclo de Calvin son degradados a CO_2 y H_2O en un proceso llamado **fotorrespiración** porque (1) ocurre en presencia de luz; y al igual que en una respiración aeróbica, (2) requiere oxígeno y (3) produce CO_2 y H_2O. Sin embargo, la fotorrespiración no produce ATP, y reduce la eficiencia fotosintética porque elimina parte de los intermediarios empleados en el ciclo de Calvin.

Aún no se entienden por completo las razones de la fotorrespiración, pero los científicos suponen que refleja el origen del rubisco en un tiempo muy antiguo cuando los niveles de CO_2 eran altos y los de oxígeno eran bajos. Esta opinión se apoya en recientes evidencias de que algunas secuencias de aminoácidos en el rubisco son similares a las secuencias en determinadas proteínas bacteriales, que en apariencia evolucionaron antes que el ciclo de Calvin. La producción de plantas con rubisco, mediante ingeniería genética, que presenten una afinidad por el oxígeno mucho más baja es una prometedora área de investigación para mejorar las cosechas de ciertos cultivos de vegetales muy apreciados.

La etapa inicial de la fijación del carbono difiere en las plantas C_4 y en las plantas CAM

La fotorrespiración no es el único problema que enfrentan las plantas durante la fotosíntesis. El CO_2 no es un gas muy abundante (sólo representa el 0.038% de la atmósfera), así que para las plantas no es fácil obtener el CO_2 que necesitan. Ya se ha aprendido que cuando las condiciones son calurosas y secas, los estomas se cierran para reducir la pérdida de vapor de agua, disminuyendo mucho el abastecimiento de CO_2. Irónicamente, el CO_2 está potencialmente menos disponible en los momentos en que la máxima luz solar está impulsando las reacciones dependientes de luz.

Muchas especies vegetales que viven en ambientes secos y calientes han desarrollado adaptaciones que facilitan la fijación de carbono. Las **plantas C_4** primero fijan el CO_2 en un compuesto de cuatro carbonos, el **oxaloacetato**. Las **plantas CAM** inicialmente fijan el carbono en la noche mediante la formación de oxaloacetato. Estas rutas especiales que se presentan en las plantas de C_4 y CAM preceden al ciclo de Calvin (ruta C_3); no lo reemplazan.

La ruta C_4 fija eficientemente el CO_2 en bajas concentraciones

La **ruta C_4**, en la cual el CO_2 se fija con la formación de oxaloacetato, no sólo ocurre antes de la ruta C_3 sino también en diferentes células. La anatomía de la hoja es usualmente distintiva en las plantas C_4. Las células mesófilas fotosintéticas se unen estrechamente para formar las abultadas **células de la vaina del haz** que contienen abundantes cloroplastos, encerrando herméticamente las venas de la hoja (**FIGURA 9-15**). La ruta C_4 ocurre en las células mesófilas, mientras que el ciclo de Calvin sucede dentro de las células de la vaina en haz.

El componente clave de la ruta C_4 es una importante enzima que tiene una afinidad extremadamente alta por el CO_2, al que se une de manera efectiva aunque se encuentre en concentraciones inusualmente bajas. Esta enzima, **PEP carboxilasa**, cataliza la reacción mediante la cual el CO_2 reacciona con el compuesto de tres carbonos **fosfoenolpiruvato (PEP)**, formando oxoalacetato (**FIGURA 9-16**).

En una etapa que requiere NADPH, el oxaloacetato se convierte a algún otro compuesto de cuatro carbonos, generalmente malato. Entonces el malato pasa a los cloroplastos dentro de las células de la vaina en paquete, en donde una diferente enzima cataliza la descarboxilación de malato para producir piruvato (que tiene tres carbonos) y CO_2. El NADPH se forma, reemplazando al utilizado previamente.

$$\text{Malato} + NADP^+ \longrightarrow \text{piruvato} + CO_2 + NADPH$$

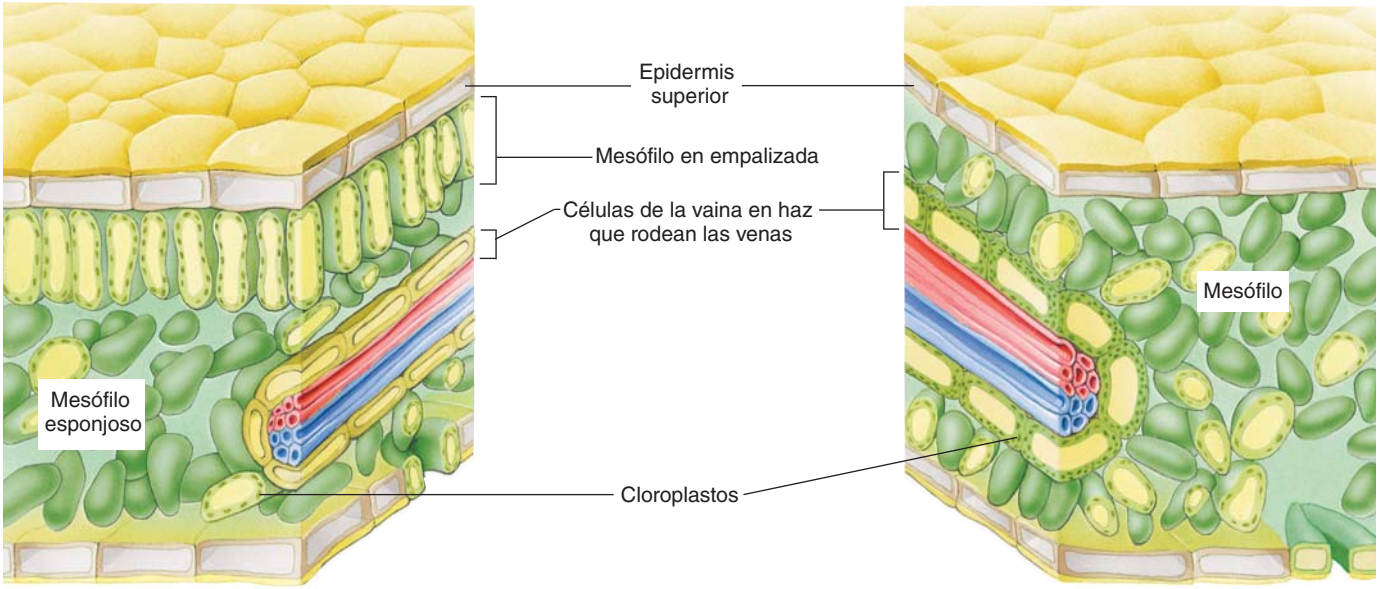
El CO_2 liberado en las células de la vaina en haz se combina con ribulosa bifosfato en una reacción catalizada por rubisco y procede al ciclo de Calvin en la forma acostumbrada. El piruvato formado en la reacción de descarboxilación regresa a la célula mesófila, en donde reacciona con ATP para regenerar el fosfoenolpiruvato.

Debido a que la ruta C_4 captura CO_2 y lo proporciona eficientemente a las células de la vaina en haz, la concentración de CO_2 dentro de estas células es aproximadamente 10 a 60 veces mayor que su concentración en las células mesófilas de plantas que sólo tienen la ruta C_3. La fotorrespiración es despreciable en las plantas C_4, como el pasto silvestre, porque en las células de la vaina en haz (en donde está presente el rubisco) la concentración de CO_2 siempre se mantiene alta.

La ruta combinada C_3–C_4 implica gastos de 30 ATP por hexosa, en lugar de los 18 ATP empleados por la ruta C_3 individual. El gasto de energía extra requerido para regenerar el PEP a partir del piruvato, vale la pena en altas intensidades lumínicas porque ello asegura una elevada concentración de CO_2 en las células de la vaina en haz y les permite efectuar la fotosíntesis rápidamente. A temperaturas e intensidades lumínicas bajas, las plantas C_3 son favorecidas. Por ejemplo, el centeno invernal, una planta C_3, crece de forma abundante en climas fríos, cuando la hierba silvestre no puede hacerlo porque requiere más energía para fijar el CO_2.

Las plantas CAM fijan el CO_2 durante la noche

Las plantas que viven en condiciones secas, o *xéricas*, presentan numerosas adaptaciones estructurales que les permiten sobrevivir. Muchas plantas xéricas también presentan adaptaciones fisiológicas, incluyendo una ruta especial de fijación de carbono, la **ruta del metabolismo ácido de las crasuláceas (CAM)**. El nombre viene de la familia de la planta uva de gato (la Crasulácea), planta trepadora, que utiliza la ruta CAM, no



(a) En las plantas C_3, el ciclo de Calvin ocurre en las células mesófilas, las células de la vaina en haz no son fotosintéticas.

(b) En las plantas C_4, las reacciones que fijan el CO_2 en compuestos de cuatro carbonos se presentan en las células mesófilas. Los compuestos de cuatro carbonos se transfieren de las células mesófilas a las células de la vaina en haz fotosintéticas, en donde ocurre el ciclo de Calvin.

FIGURA 9-15 Comparación de las estructuras de las plantas C_3 y C_4

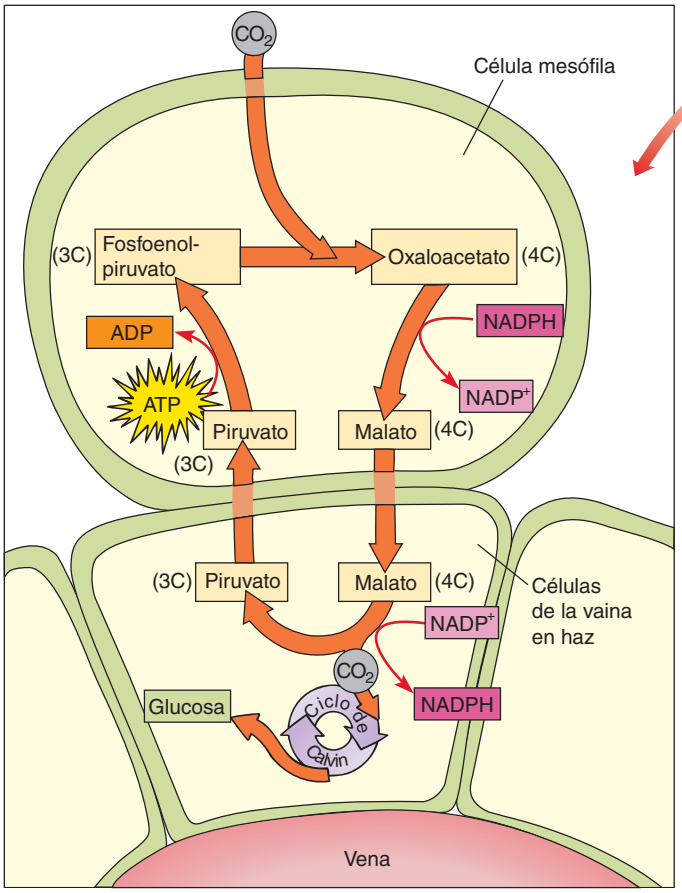


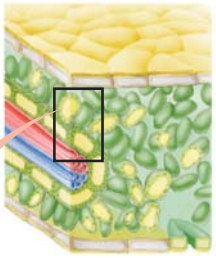
FIGURA 9-16 ***Animada*** **Resumen de la ruta C4**

El CO_2 se combina con el fosfoenolpiruvato (PEP) en los cloroplastos de las células mesófilas, formando un compuesto de cuatro carbonos que se convierte a malato. El malato va a los cloroplastos de las células de la vaina en haz, donde es descarboxilado. El CO_2 liberado en las células de la vaina en haz se emplea para elaborar carbohidrato mediante el ciclo de Calvin.

Robert W. Domm/Visuals Unlimited

FIGURA 9-17 **Planta típica CAM**

El nopal (*Opuntia*) es una planta CAM. Más de 200 especies de *Opuntia* que existen actualmente se originaron en varios hábitats xéricos en Norte y Sudamérica.



obstante que la ruta ha evolucionado independientemente en algunos miembros de más de 25 familias vegetales, incluyendo la familia de los cactus (Cactáceas), la familia de los lirios (Liliáceas), y la familia de orquídeas (Orquidáceas) (**FIGURA 9-17**).

A diferencia de la mayoría de las plantas, las plantas CAM abren sus estomas durante la noche, admitiendo CO_2 mientras minimizan la pérdida de agua. Utilizan la enzima PEP carboxilasa para fijar el CO_2, formando oxaloacetato, que se convierte a malato y se almacena en vacuolas celulares. Durante el día, cuando los estomas están cerrados y no puede darse el intercambio de gas entre la planta y la atmósfera, el CO_2 se elimina del malato mediante una reacción de descarboxilación. Ahora el CO_2 queda disponible dentro del tejido de la hoja para ser fijado en azúcar por el ciclo de Calvin (ruta C_3).

La ruta CAM es muy similar a la ruta C_4 pero con importantes diferencias. Las plantas C_4 inicialmente fijan el CO_2 en ácidos orgánicos de cuatro carbonos en células mesófilas. Después los ácidos son descarboxilados para producir CO_2, que se fija por la ruta C_3 en las células de la vaina en paquete. En otras palabras, las rutas C_3 y C_4 ocurren en *distintas ubicaciones* dentro de la hoja de una planta C_4. En las plantas CAM, la fijación inicial de CO_2 sucede durante la noche. La descarboxilación del malato y la subsecuente producción de azúcar a partir del CO_2 por la ruta normal fotosintética C_3 se realiza durante el día. En otras palabras, las rutas CAM y C_3 ocurren en *diferentes momentos* dentro de la misma célula vegetal CAM.

Aunque esto no promueve el rápido crecimiento en la manera que lo hace la ruta C_4, la ruta CAM es una muy exitosa adaptación a las condiciones xéricas. Las plantas CAM pueden intercambiar gases para la fotosíntesis y reducir significativamente la pérdida de agua. Las plantas con fotosíntesis CAM sobreviven en desiertos en donde no pueden lograrlo las plantas C_3 o C_4.

Repaso

- ¿Cuáles son las tres fases del ciclo de Calvin?
- ¿Cuál fase del ciclo de Calvin requiere ATP y NADPH?
- ¿En qué aspectos difiere la fotorrespiración de la respiración aeróbica?
- ¿Todas las plantas C_3, C_4, y CAM tienen rubisco? ¿PEP carboxilasa?

9.6 DIVERSIDAD METABÓLICA

OBJETIVO DE APRENDIZAJE

11 Comparar fotoautótrofos y quimioheterótrofos, respecto a sus fuentes de energía y de carbono.

Las plantas terrestres, algas, y ciertas procariotas son conocidas como **fotoautótrofas**. Ellas son **fotótrofas** porque utilizan energía luminosa para elaborar ATP y NADPH, moléculas que retienen la energía química temporalmente pero que debido a su inestabilidad no pueden ser almacenadas en la célula. Así mismo, son **autótrofas** (del griego *auto*, que significa "a sí mismo", y *trophos*, que significa "alimentar") porque sintetizan compuestos orgánicos complejos a partir de materias primas inorgánicas más simples. La energía química del ATP y NADPH regulan la fijación de carbono, ruta anabólica en la cual se sintetizan moléculas

orgánicas estables a partir del CO_2 y agua. Estos compuestos orgánicos no sólo se emplean como materiales de base para sintetizar a todos los otros compuestos orgánicos que necesita el organismo fotosintético (como carbohidratos complejos, aminoácidos, y lípidos) sino también para almacenar energía. La glucosa y otros carbohidratos producidos durante la fotosíntesis son compuestos relativamente reducidos que pueden ser oxidados de manera subsecuente mediante respiración aeróbica o por alguna otra ruta catabólica (vea el capítulo 8).

En contraste, los animales, hongos, y la mayoría de las bacterias se conocen como **quimioheterótrofos**. Son **quimiotrofos** porque obtienen energía a partir de sustancias químicas, usualmente por reacciones redox (vea los capítulos 7 y 8). Son **heterótrofos** (del griego *heter*, que significa "otros", y *trophos*, que significa "alimentar") porque no pueden fijar carbono; por ello utilizan moléculas orgánicas, producidas por *otros* organismos, como materiales básicos a partir de los cuales sintetizan los compuestos de carbono que necesitan.

Existe alguna familiaridad al referirse a las plantas como fotoautótrofas y a los animales, incluyendo los humanos como quimioheterótrofos, por eso se tiende a pensar que todos los organismos deberían ajustar en esas dos categorías "principales". En ciertas bacterias se han encontrado otros dos tipos de nutrición. Unas pocas bacterias, conocidas como bacterias púrpura no azufradas, son **fotoheterótrofos**, capaces de emplear energía lumínica pero incapaces de realizar la fijación de carbono, por lo que deben obtener carbono a partir de compuestos orgánicos. Algunas otras bacterias son **quimioautótrofas**, que obtienen su energía de la oxidación de moléculas inorgánicas reducidas como el sulfuro de hidrógeno (H_2S), nitrito (NO_2^-), o amoniaco (NH_3). Parte de esta energía capturada se utiliza subsecuentemente para efectuar la fijación de carbono.

Repaso

- ¿Cómo obtiene energía una planta verde? ¿Y carbono? ¿Cómo obtiene su cuerpo estas cosas?

9.7 FOTOSÍNTESIS EN PLANTAS Y EN EL AMBIENTE

OBJETIVO DE APRENDIZAJE

12 Establecer la importancia de la fotosíntesis tanto para una planta como para otros organismos.

Aunque las plantas se caracterizan como fotoautótrofas, no todas las células vegetales realizan la fotosíntesis, y aún las células con cloroplastos también tienen mitocondrias y efectúan la respiración aeróbica. En efecto, la respiración que utiliza moléculas orgánicas, que la planta ha hecho por sí misma, es la fuente directa del ATP necesario para la mayor parte del metabolismo vegetal.

Varios mecanismos regulan las actividades relativas de la fotosíntesis y la respiración aeróbica en las plantas. Aunque las enzimas del ciclo de Calvin no requieren luz para funcionar, están realmente reguladas por la luz. Como consecuencia de las reacciones dependientes de luz, el estroma adquiere un caracter más básico (aproximadamente pH de 8), activando el rubisco y a otras enzimas del ciclo de Calvin. En contraste, la luz tiende a inhibir las enzimas de la glicólisis en el citosol. Así que la fotosíntesis, no la respiración aeróbica, se favorece con la luz. Cuando la luz es muy débil, en un punto conocido como el *punto de compensación lumínica*, la fotosíntesis aún ocurre, pero esto no es evidente porque la tasa de fijación de CO_2 por fotosíntesis es igual a la tasa de liberación de CO_2 mediante respiración aeróbica. Por otro lado, cuando la luz es muy brillante, la fotorrespiración puede disminuir significativamente la producción fotosintética.

En este capítulo, ya se ha visto que las reacciones del ciclo de Calvin proporcionan una producción neta de azúcar fosforilado de tres carbonos G3P. ¿Cuáles son los distintos destinos del G3P en la planta? Considere una célula de una hoja que realiza la fotosíntesis en forma activa. Una serie de enzimas puede convertir parte del G3P a glucosa y después a almidón. Éste se almacena en gránulos de almidón que se forman dentro de los cloroplastos. Se ha demostrado recientemente que cuando este almidón se rompe, por lo común se forma maltosa disacárida (vea la figura 3-8a). La maltosa sale del cloroplasto y se rompe en el citosol, aportando glucosa para la respiración aeróbica. No todos los G3P terminan como carbohidratos; una parte al final se convierten a aminoácidos, ácidos grasos, y a otras moléculas orgánicas necesarias por la célula fotosintética.

Una parte del G3P es exportada al citosol, en donde las enzimas lo convierten a sacarosa disacárida (vea la figura 3-8b). Entonces la sacarosa se transporta activamente fuera de la célula, para moverse por el sistema vascular de la planta (vea el capítulo 35 para un análisis del transporte vegetal), y se transporta activamente a las diversas células. La sacarosa se puede descomponer a glucosa y fructosa, que son empleadas en la respiración aeróbica o como puntos de arranque para la síntesis de las múltiples moléculas orgánicas que necesitan las células, como los aminoácidos, lípidos, y carbohidratos. Los carbohidratos importantes incluyen a la celulosa para las paredes celulares (vea la figura 3-10) y almidón, particularmente en estructuras almacenadoras de almidón como las raíces (vea la figura 3-9a) y semillas en desarrollo y tubérculos (como las papas).

Son asombrosos los beneficios de la fotosíntesis para el ambiente. De hecho, al fijar carbono, los fotoautótrofos son la fuente principal de prácticamente todas las moléculas orgánicas empleadas como energía y fuentes de carbono por los quimioheterótrofos como nosotros mismos (para una excepción, vea *Preguntas acerca de*: *La vida sin Sol*, capítulo 55). Al realizar la fijación de carbono, los fotoautótrofos eliminan CO_2 de la atmósfera, disminuyendo así el calentamiento global (vea el capítulo 57). También de primordial importancia es el hecho que la fotólisis del agua por medio del fotosistema II libera el O_2 que todos los organismos aeróbicos necesitan para la respiración aeróbica. El oxígeno molecular es tan reactivo que no podría mantenerse en la atmósfera si no fuera constantemente repuesto de esta manera.

Como se analiza en el capítulo 21, la evolución de la fotosíntesis productora de oxígeno fue un evento crítico en la historia de la vida sobre la Tierra, que no sólo permitió la evolución de los organismos aeróbicos, sino también hizo posible la vida terrestre porque en la estratosfera el O_2 es convertido a ozono (O_3), que protege al planeta de la dañina luz ultravioleta.

Repaso

- ¿Cómo obtiene energía una célula raíz? ¿Moléculas orgánicas?
- ¿Cuál es la fuente del oxígeno molecular en la atmósfera de la Tierra?

RESUMEN: ENFOQUE EN LOS OBJETIVOS DE APRENDIZAJE

9.1 *(página 194)*

1 Describir las propiedades físicas de la luz y explicar la relación entre la longitud de onda y su energía.

- La luz consiste en partículas llamadas **fotones** que se mueven como ondas.
- Los fotones con **longitudes de onda** cortas tienen más energía que aquellos con longitudes de onda largas.

9.2 *(página 195)*

2 Dibujar la estructura interna de un cloroplasto y explicar cómo interactúan sus componentes para facilitar el proceso de fotosíntesis.

- En las plantas, la **fotosíntesis** se presenta en los cloroplastos, los cuales están principalmente localizados en las células **mesófilas** dentro de la hoja.
- Los **cloroplastos** son orgánulos encerrados por una doble membrana; la membrana interna encierra el **estroma** en cuya membrana están suspendidos los sacos **tilacoides**. Los tilacoides encierran la **luz del tilacoide**. A los sacos tilacoides organizados en pilas o montones se les llama **grana**.
- La **clorofila *a***, la **clorofila *b***, los **carotenoides**, y otros pigmentos fotosintéticos son componentes de las membranas del tilacoide de los cloroplastos.

3 Describir qué le ocurre a un electrón en una molécula biológica como la clorofila, cuando ésta absorbe un fotón de energía luminosa.

- Los fotones excitan moléculas biológicas como la clorofila y otros pigmentos fotosintéticos, lo que provoca que uno o más electrones sean energizados, que pueden ser captados por compuestos aceptores de electrones.
- Los **espectros de absorción** combinados de las clorofilas *a* y *b* son similares al **espectro de acción** de la fotosíntesis.

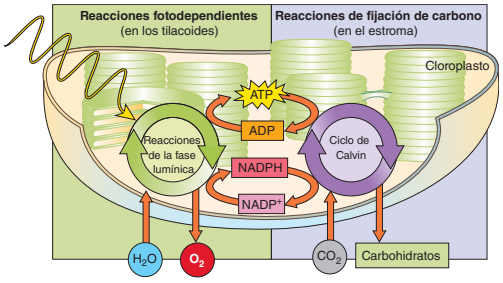
9.3 *(página 198)*

4 Describir la fotosíntesis como un proceso redox.

- Durante la fotosíntesis, la energía lumínica es captada y se convierte a energía química en forma de carbohidratos; los hidrógenos del agua son utilizados para reducir carbono, y el oxígeno obtenido del agua se oxida, formando oxígeno molecular.

5 Distinguir entre reacciones dependientes de luz y reacciones de fijación de carbono de la fotosíntesis.

- En las **reacciones dependientes de luz**, los electrones energizados por la luz son empleados para generar **ATP** y **NADPH**; esos compuestos aportan energía para la formación de carbohidratos durante las **reacciones de fijación de carbono**.



CENGAGENOW™ **Aprenda más sobre la fotosíntesis en las plantas haciendo clic sobre la figura en CengageNOW.**

9.4 *(página 199)*

6 Describir el flujo de electrones a través de los fotosistemas I y II en la ruta de transporte acíclico de electrones y los productos resultantes. Comparar esto con el transporte cíclico de electrones.

- Los **fotosistemas I** y **II** son los dos tipos de unidades fotosintéticas involucrados en la fotosíntesis. Cada fotosistema incluye las moléculas de clorofila y pigmentos accesorios organizados con proteínas acopladas a pigmentos en **complejos antena**.
- Sólo un par especial de moléculas de clorofila *a* en el **centro de reacción** de un complejo antena aporta electrones energizados a un aceptor de electrones próximo. El **P700** está en el centro de reacción para el fotosistema I; el **P680** se encuentra en el centro de reacción para el fotosistema II.
- Durante las reacciones dependientes de luz acíclicas, conocidas como **transporte acíclico de electrones**, se forman el ATP y el NADPH.
- Los electrones en el fotosistema I son energizados mediante la absorción de luz y movidos por una **cadena de transporte de electrones** hacia el $NADP^+$, formando NADPH. Los electrones cedidos por el P700 en el fotosistema I se reemplazan por electrones provenientes del P680 en el fotosistema II.
- Una serie de reacciones redox ocurren conforme los electrones energizados son movidos por la cadena de transporte de electrones del fotosistema II al fotosistema I. Los electrones cedidos por el P680 en el fotosistema II son reemplazados por electrones que son disponibles por la **fotólisis** de H_2O; en el proceso se libera oxígeno.
- Durante el **transporte cíclico de electrones** , aquellos del fotosistema I retornan finalmente al mismo fotosistema I. El ATP se produce por **quimiosmosis**, no se generan NADPH ni oxígeno.

CENGAGENOW™ **Para experimentar el proceso de transporte acíclico de electrones haga clic sobre la figura en CengageNOW.**

7 Explicar cómo se establece un gradiente de protones (H^+) a través de la membrana del tilacoide y cómo este gradiente funciona en la síntesis de ATP.

- La **fotofosforilación** es la síntesis de ATP acoplado al transporte de electrones energizados por fotones de luz. Parte de la energía de los electrones se emplea para bombear protones a través de la membrana del tilacoide, aportando la energía para generar ATP mediante quimiosmosis.
- Conforme los protones se difunden por la **ATP sintasa**, enzima compleja en la membrana del tilacoide, el ADP se fosforila para formar ATP.

9.5 *(página 204)*

8 Resumir las tres fases del ciclo de Calvin e indicar los papeles del ATP y NADPH en el proceso.

- Las reacciones de fijación de carbono realizadas mediante el **ciclo de Calvin** se conocen como la **ruta C_3**.
- En la fase de captación de CO_2 del ciclo de Calvin, el CO_2 se combina con el **ribulosa bifosfato** (**RuBP**), un azúcar de cinco carbonos, mediante la enzima ribulosa bifosfato carboxilasa oxigenasa, comúnmente conocida como **rubisco**, formando la molécula de tres carbonos de **fosfoglicerato (PGA)**.
- En la fase de reducción de carbono del ciclo de Calvin, la energía y el poder reductor del ATP y del NADPH son utilizados para convertir moléculas de PGA a **gliceraldehído-3-fosfato (G3P)**. Por cada 6 moléculas de CO_2 fijadas, se producen 12 moléculas de G3P, y 2 moléculas de G3P abandonan el ciclo para producir el equivalente de 1 molécula de glucosa.
- En la fase de regeneración de RuBP del ciclo de Calvin, las moléculas restantes de G3P se modifican para regenerar RuBP.

CENGAGENOW™ **Vea el ciclo de Calvin en acción haciendo clic sobre la figura en CengageNOW.**

9 Analizar cómo la fotorrespiración reduce la eficiencia fotosintética.

- En la **fotorrespiración**, las plantas C_3 consumen oxígeno y generan CO_2 vía la degradación de intermediarios en el ciclo de Calvin pero no producen ATP. La fotorrespiración es significativa en días secos, brillantes y calientes cuando las plantas cierran sus estomas, conservando agua pero previniendo el paso de CO_2 al interior de la hoja.

10 Comparar las rutas del C_4 y del CAM.

- En la **ruta C_4**, la enzima **PEP carboxilasa** une al CO_2 de manera efectiva, aún cuando el CO_2 esté en baja concentración. Las reacciones C_4 suceden dentro de las células mesófilas. El CO_2 se fija en el oxaloacetato, que entonces se convierte a malato. Éste se mueve a las **células de la vaina en haz**, y el CO_2 se elimina de éste. Entonces el CO_2 liberado entra al ciclo de Calvin.
- La ruta del **metabolismo del ácido de las crasuláceas (CAM)** es semejante a la ruta C_4. El PEP carboxilasa fija el carbono durante la noche en las células mesófilas, y el ciclo de Calvin ocurre durante el día en las mismas células.

CENGAGENOW™ **Vea una comparación de las rutas C_3 y C_4 haciendo clic sobre la figura en CengageNOW.**

9.6 *(página 208)*

11 Comparar fotoautótrofos y quimioheterótrofos, respecto a sus fuentes de energía y de carbono.

- Las **fotoautótrofas** utilizan luz como fuente de energía y son capaces de incorporar CO_2 atmosférico en cadenas carbonadas preexistentes.
- Las **quimioheterótrofas** obtienen energía oxidando sustancias químicas y captan carbono tanto de moléculas orgánicas como de otros organismos.

9.7 *(página 209)*

12 Establecer la importancia de la fotosíntesis tanto para una planta como para otros organismos.

- La fotosíntesis es la fuente principal de toda la energía química y moléculas orgánicas disponibles para las fotoautótrofas, como plantas, y también prácticamente a todos los otros organismos. Además, también constantemente repone el abastecimiento de oxígeno en la atmósfera, vital a todos los organismos aerobios.

Resumen de reacciones para la fotosíntesis

Reacciones dependientes de luz (transporte acíclico de electrones):

$$12\ H_2O + 12\ NADP^+ + 18\ ADP + 18\ P_i \xrightarrow[\text{Clorofila}]{\text{Luz}} 6\ O_2 + 12\ NADPH + 18\ ATP$$

Reacciones de fijación de carbono (ciclo de Calvin):

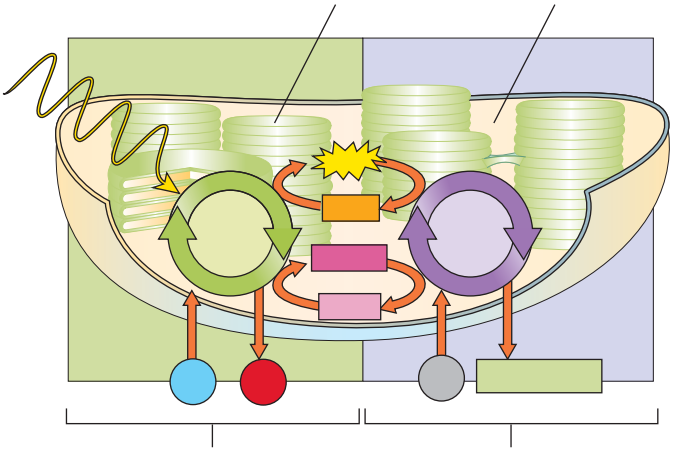
$$12\ NADPH + 18\ ATP + 6\ CO_2 \longrightarrow C_6H_{12}O_6 + 12\ NADP^+ + 18\ ADP + 18\ P_i + 6\ H_2O$$

Al cancelar símbolos comunes en lados opuestos de las flechas en esas dos ecuaciones acopladas, se obtiene una ecuación general simplificada para la fotosíntesis:

$$\underset{\text{Dióxido de carbono}}{6\ CO_2} + \underset{\text{Agua}}{H_2O} \xrightarrow[\text{Clorofila}]{\text{Energía luminosa}} \underset{\text{Glucosa}}{C_6H_{12}O_6} + \underset{\text{Oxígeno}}{O_2} + \underset{\text{Agua}}{6\ H_2O}$$

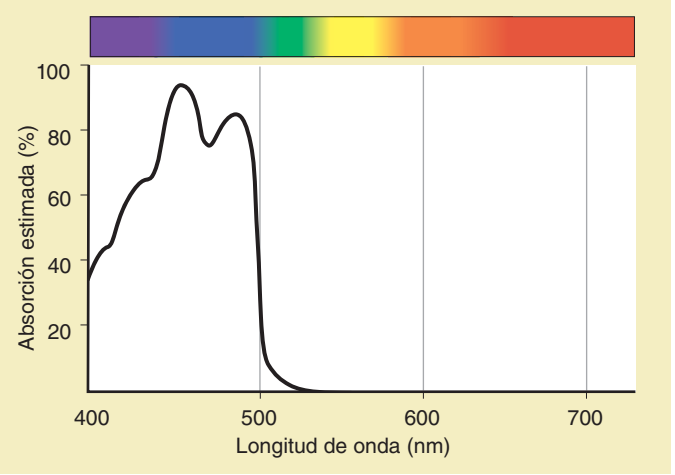
EVALÚE SU COMPRENSIÓN

1. ¿En dónde está localizada la clorofila en el cloroplasto? (a) membranas tilacoides (b) estroma (c) matriz (d) luz del tilacoide (e) entre las membranas interna y externa
2. En la fotólisis, parte de la energía capturada por la clorofila se utiliza para romper (a) CO_2 (b) ATP (c) NADPH (d) H_2O (e) b y c
3. La luz está compuesta de partículas de energía llamadas (a) carotenoides (b) centros de reacción (c) fotones (d) complejos antena (e) fotosistemas
4. La eficiencia relativa de la fotosíntesis en diferentes longitudes de onda de luz se demuestra por (a) un espectro de acción (b) fotólisis (c) reacciones de fijación de carbono (d) fotoheterótrofas (e) un espectro de absorción
5. En las plantas, el aceptor final de electrones en un flujo acíclico de electrones es (a) $NADP^+$ (b) CO_2 (c) H_2O (d) O_2 (e) G3P
6. En _____, los electrones que han sido energizados por la luz contribuyen su energía para adicionar fosfato al ADP, produciendo ATP. (a) metabolismo de ácido de las crasuláceas (b) el ciclo de Calvin (c) fotorrespiración (d) rutas C_4 (e) fotofosforilación
7. El mecanismo mediante el cual el transporte de electrones se acopla a la producción de ATP mediante un gradiente de protones se llama (a) quimiosmosis (b) metabolismo de ácido de las crasuláceas (c) fluorescencia (d) la ruta C_3 (e) la ruta C_4
8. El ciclo de Calvin inicia cuando el CO_2 reacciona con (a) fosfoenolpiruvato (b) gliceraldehído-3-fosfato (c) ribulosa bifosfato (d) oxaloacetato (e) fosfoglicerato
9. La enzima directamente responsable para casi toda la fijación de carbono en la Tierra es (a) rubisco (b) PEP carboxilasa (c) ATP sintasa (d) fosfofructoquinasa (e) ligasa
10. En plantas C_4, las rutas C_3 y C_4 ocurren en diferentes _____; mientras que en plantas CAM, las rutas CAM y C_3 suceden en diferentes _____ (a) momentos del día; ubicaciones dentro de la hoja (b) estaciones; lugares (c) ubicaciones; momentos del día (d) lugares; estaciones (e) momentos del día; estaciones
11. Un organismo caracterizado como un fotoautótrofo obtiene energía de _____ y carbono de _____(a) luz; moléculas orgánicas (b) luz; CO_2 (c) moléculas orgánicas; moléculas orgánicas (d) moléculas orgánicas; CO_2 (e) O_2; CO_2
12. Marque la figura. Utilice la figura 9-8 para comprobar las respuestas



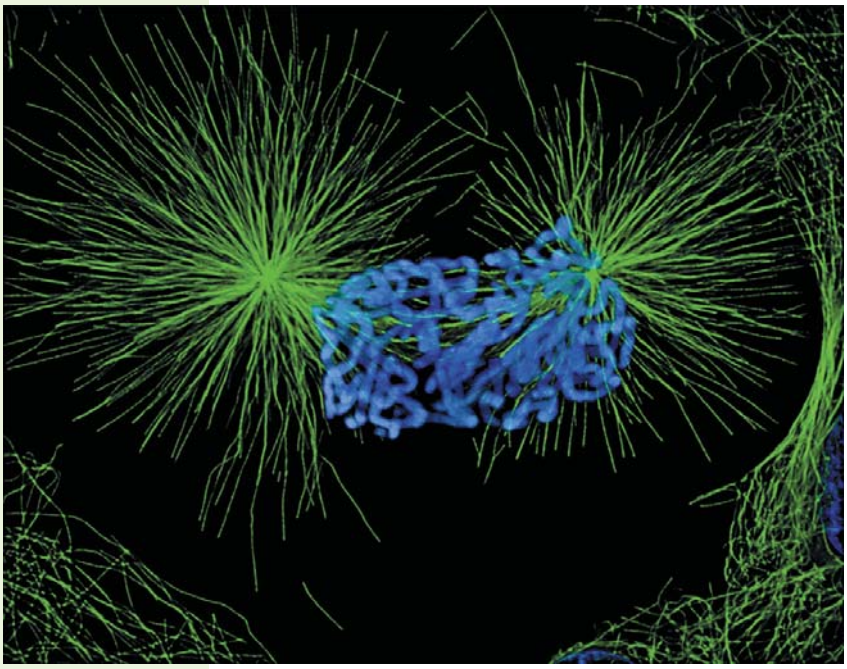
PENSAMIENTO CRÍTICO

1. ¿Todos los autótrofos deben utilizar energía lumínica? Explique.
2. Sólo algunas células vegetales tienen cloroplastos, pero todas las células vegetales que realizan activamente el metabolismo presentan mitocondrias. ¿Por qué?
3. Explique por qué el gradiente de protones formado durante la quimiosmosis representa un estado de baja entropía. (Puede referirse al análisis de la entropía en el capítulo 7).
4. En la glucosa los electrones tienen energías libres relativamente altas. ¿Cómo lograron convertirse en partículas tan energéticas?
5. **CIENCIA, TECNOLOGÍA Y SOCIEDAD.** ¿Qué estrategias se pueden emplear en el futuro para incrementar el abastecimiento mundial de comida? Fundamente su respuesta en su conocimiento de la fotosíntesis y procesos relacionados.
6. ¿Qué vida sería para las fotoautótrofas si no hubiera quimioheterótrofas? ¿Y para las quimioheterótrofas si no existieran las fotoautótrofas?
7. ¿Qué podría sospecharse si los científicos se enteraran que un planeta distante tiene una atmósfera que es 15% de oxígeno molecular?
8. **VÍNCULO CON LA EVOLUCIÓN.** Proponga una explicación para el hecho de que las bacterias, los cloroplastos, y la mitocondria presentan el complejo ATP sintasa.
9. **ANÁLISIS DE DATOS.** La figura muestra el espectro de absorción de un pigmento vegetal. ¿Qué colores/longitudes de onda absorbe? ¿Cuál es el color de este pigmento?



CENGAGENOW™ Preguntas adicionales están disponibles en CengageNOW en www.cengage.com/login.

10 Cromosomas, mitosis y meiosis



Alexey Khodjakov, Wadsworth Center, Albany, NY

Microscopia óptica de fluorescencia de células pulmonares del tritón, en fase de mitosis (prometafase temprana). La envoltura nuclear ya ha desaparecido y ahora los microtúbulos del huso mitótico (*verde,* debido a la tinción con un anticuerpo anti-beta tubulina conjugado con fluoresceína) interactúan con los cromosomas (*azul,* teñidos con un colorante fluorescente).

CONCEPTOS CLAVE

10.1 En las células eucariotas, el ADN está enrollado alrededor de proteínas específicas para formar cromatina, que a su vez está plegada y empacada para constituir cromosomas individuales.

10.2 Durante la mitosis, los cromosomas se duplican y se separan (en dos grupos) que se distribuyen uniformemente en dos núcleos hijos. La mitosis es una parte importante del ciclo celular, que consiste en las etapas sucesivas por las que atraviesa una célula.

10.3 El programa genético interno interactúa con señales celulares externas para regular el ciclo celular.

10.4 La meiosis, que reduce la cantidad decromosomas de un número diploide a uno haploide, es necesaria para mantener el número normal de cromosomas cuando dos células se unen durante la reproducción sexual. La meiosis ayuda a incrementar la variación genética entre la descendencia.

10.5 La meiosis y la producción de gametos preceden a la fertilización en los ciclos de vida de organismos con reproducción sexual.

Las células preexistentes se dividen para formar nuevas células. Este notable proceso le permite crecer a un organismo, reparar sus partes dañadas, y reproducirse. Las células sirven como el enlace esencial entre generaciones. Aún la célula más simple contiene la enorme cantidad de información genética codificada con gran precisión en la forma de ácido desoxirribonucleico (ADN). Una molécula de ADN individual está organizada en unidades de información llamadas *genes*, que controlan las actividades de la célula y son transmitidos a sus descendientes. Cuando una célula se divide, la información contenida en el ADN se debe copiar fielmente y las réplicas son transmitidas a cada célula hija mediante una serie de etapas coreografiadas con precisión (vea la fotografía).

El ADN es una molécula muy larga y delgada que podría enredarse y romperse fácilmente, sin embargo, el núcleo de una célula eucariota contiene esta extensa fibra de ADN. En este capítulo se considera cómo las eucariotas acomodan el material genético, condensando cada molécula de ADN con proteínas para formar una estructura llamada *cromosoma*, cada uno de los cuales contiene cientos o miles de genes.

La *mitosis* se considera, como el proceso altamente ordenado que asegura que una célula progenitora transmita una copia de cada cromosoma a cada una de sus dos células hijas. De esta manera, se conserva el número de cromosomas a través de sucesivas divisiones mitóticas. La mayoría de las *células somáticas* (células corporales) de las eucariotas se dividen por mitosis. La mitosis es un activo campo de investigación bio-

lógica, y por una buena razón: errores en la mitosis pueden originar muchos desórdenes y enfermedades como el cáncer, una condición deteriorada en donde las células se dividen con una incontrolable rapidez, convirtiéndose en invasivas. Así, un más claro entendimiento de la mitosis tiene el potencial para mejorar el tratamiento de múltiples enfermedades.

Por último, se analiza la *meiosis*, un proceso que reduce a la mitad el número de cromosomas. Los ciclos de vida sexual en eucariotas requieren meiosis. La reproducción sexual implica la fusión de dos células sexuales, o *gametos*, para formar un huevo fertilizado llamado *cigoto*. La meiosis hace posible que cada gameto sólo contenga la mitad del número de cromosomas de la célula progenitora , evitando así que los cigotos tengan el doble de cromosomas que sus progenitores.

10.1 CROMOSOMAS EUCARIOTAS

OBJETIVOS DE APRENDIZAJE

1 Analizar el significado de los cromosomas en términos de la información que contienen.

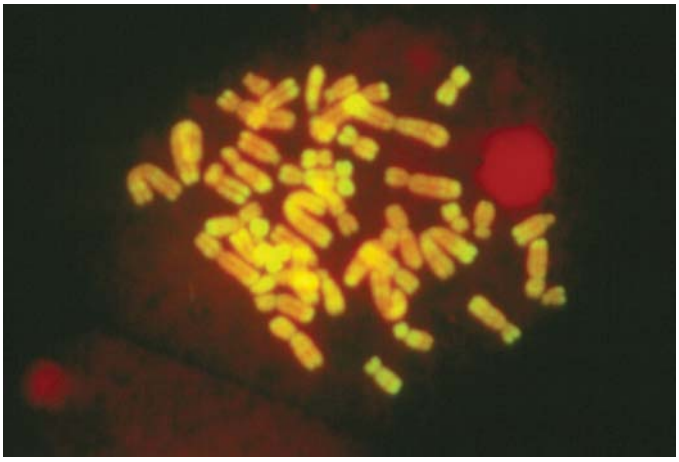
2 Explicar cómo se condensa el ADN en los cromosomas de las células eucariotas.

Los principales portadores de información genética en las células eucariotas son los **cromosomas**, los cuales se fabrican dentro del núcleo celular. Aunque *cromosoma* significa "cuerpo coloreado", los cromosomas son prácticamente incoloros; el término se refiere a la facilidad para ser teñidos por ciertos colorantes. En la década de 1880, los microscopios ópticos habían sido mejorados de manera tal que científicos como el biólogo alemán Walther Fleming empezó a observar cromosomas durante la división celular. En 1903, el biólogo estadounidense Walter Sutton y el biólogo alemán Theodor Boveri notaron independientemente que los cromosomas eran los portadores físicos de los genes, correspondiente a aquellos factores genéticos que Gregor Mendel descubrió en el siglo XIX (tema que se analiza en el capítulo 11).

Los cromosomas están hechos de **cromatina**, un material que consiste en ADN y proteínas asociadas. Cuando una célula no está en proceso de división, los cromosomas están presentes pero en una forma extendida y parcialmente desenrrollada. La cromatina consiste en largos y delgados hilos aglomerados, con apariencia granular cuando se observan al microscopio electrónico (vea la figura 4-13). Durante la división celular, las fibras de cromatina se condensan y los cromosomas se hacen visibles como diversas estructuras (**FIGURA 10-1**).

El ADN está organizado en unidades de información llamadas genes

Un organismo puede tener miles de genes. Por ejemplo, los humanos tenemos cerca de 20,000 genes que codifican proteínas. Como se verá en capítulos posteriores, el concepto de gen ha cambiado considerablemente desde que se inició la ciencia de la genética, pero siempre se ha centrado en el gen como una unidad de información. Para proveer información, es necesario portar una o más funciones específicas de la célula; un gen afecta alguna característica específica del organismo. Por ejemplo, los genes determinan el color de los ojos en los humanos, la longitud de las alas en las moscas, y el color de las semillas en los guisantes.



Jan Hinsch/Photo Researchers, Inc.

FIGURA 10-1 Cromosomas
En esta microscopia óptica de fluorescencia se muestran los cromosomas humanos de una célula no identificada.

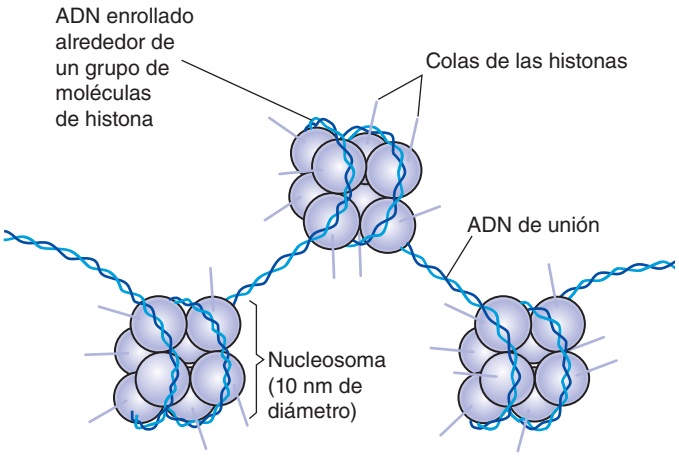
El ADN se condensa en forma altamente organizada en los cromosomas

Las células procariotas y eucariotas difieren significativamente en la cantidad y organización de las moléculas de ADN. La bacteria *Escherichia coli* normalmente contiene cerca de 4×10^6 pares de bases nucleótidas (casi 1.35 mm) en su molécula de ADN, que es simple o monocatenaria y de forma circular. En efecto, la longitud total de su ADN es alrededor de 1000 veces mayor que la longitud de la propia célula. Por lo tanto, la molécula de ADN es trenzada y plegada muy compactamente, con la ayuda de proteínas, para ajustarse al espacio dentro de la célula bacteriana (vea la figura 25-2).

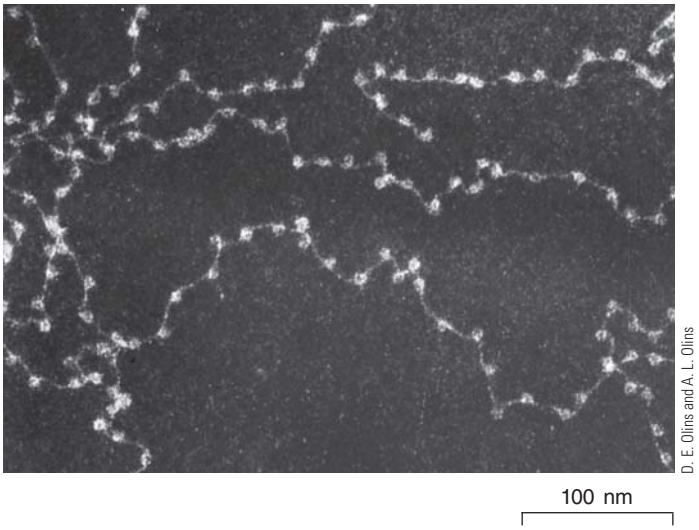
Una célula eucariota típica contiene mucho más ADN que una bacteria, y está organizado en el núcleo como múltiples cromosomas, que varían ampliamente en tamaño y número en diversas especies. Aunque un núcleo humano es casi del tamaño de una célula bacteriana grande, contiene más de 1000 veces la cantidad de ADN que se encuentra en la *E. coli*. La fibra de ADN de una célula de esperma humano contiene cerca de 3×10^9 pares de bases nucleótidas; estirada de extremo a extremo, mediría casi 1 m de largo. Extraordinariamente, esta larga fibra de ADN se ajusta en un núcleo con un diámetro de sólo 10 μm.

¿Qué hace una célula eucariota para condensar su ADN en los cromosomas? Este proceso se facilita mediante ciertas proteínas conocidas como **histonas**.[1] Las histonas presentan carga positiva porque contienen una alta proporción de aminoácidos con cadenas laterales básicas (vea el capítulo 3). Estas histonas se asocian con el ADN, que presenta una carga negativa debido a sus grupos fosfato, para formar estructuras llamadas **nucleosomas**. La unidad fundamental de cada nucleosoma consiste en una estructura de ocho moléculas de histonas (dos por cada uno de los cuatro tipos de histonas), semejantes a las perlas de un collar, con 146 pares de bases de ADN envueltas alrededor del núcleo proteínico, en forma de disco (**FIGURA 10-2**).

[1] Unos pocos tipos de células eucariotas carecen de histonas. Inversamente, las histonas están presentes en un grupo de procariotas, las arqueas (vea el capítulo 25).



(a) Un modelo para la estructura del nucleosoma. Cada nucleosoma contiene un conjunto de ocho moléculas de histona (representadas con perlas o cuentas), que forman un centro proteínico alrededor del cual se enrolla el ADN de doble-cadena. El ADN que rodea a las histonas consiste en 146 pares de bases nucleótidas; el largo del otro segmento de ADN, que une los grupos de cuentas o perlas de nucleosomas es de casi 60 pares de nucleótidos.



D. E. Olins and A. L. Olins

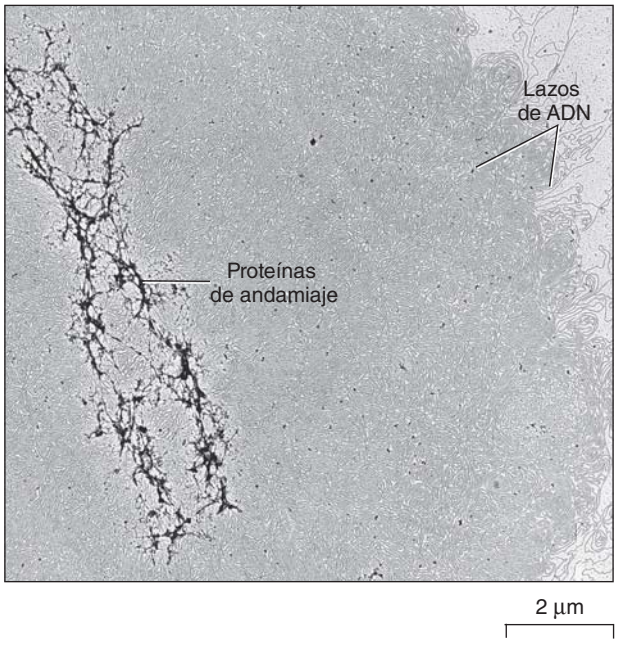
(b) MET de nucleosomas del núcleo de una célula de pollo. Normalmente, los nucleosomas están aglutinados en forma muy compacta, pero el procedimiento de preparación de la muestra los ha esparcido, revelando las cadenas ADN de unión.

FIGURA 10-2 Nucleosomas

Aunque el nucleosoma originalmente se definió como una cuenta o perla(de un collar) más un segmento de ADN que lo une a una cuenta adyacente, ahora es más común que el término sólo se refiera a todo el paquete (es decir, a las ocho histonas y al ADN envuelto a su alrededor).

Los nucleosomas funcionan como pequeños carretes, evitando que el ADN se enrede. En la **FIGURA 10-3** puede verse la importancia de esa función, que ilustra la enorme longitud del ADN que se desenvuelve del cromosoma de un ratón después de que los investigadores eliminaron las histonas. El papel de las histonas no sólo es simplemente estructural, ya que su arreglo también afecta la actividad del ADN con el que están asociadas. Cada vez más se reconoce que las histonas son una parte importante de la regulación de la expresión genética, es decir, si los genes son o no activados. En el capítulo 14 se analiza la regulación genética mediante histonas.

El enrollamiento del ADN en los nucleosomas representa el primer nivel de organización de la estructura cromosómica. La **FIGURA 10-4** muestra las estructuras de nivel superior, donde la cromatina conduce a la formación de un cromosoma condensado. Los propios nucleosomas tienen un diámetro de 10 nm. La etapa de aglutinamiento de los nucleosomas ocurre cuando un quinto tipo de histona, conocida como *histona H1*, se asocia con el ADN de unión, aglutinando los nucleosomas adyacentes para formar una fibra de cromatina compacta de 30 nm. En la cromatina extendida, esas fibras forman largos lazos enrrollados que se mantienen unidos por las **proteínas de andamiaje**, (diferentes a las histonas) ayudando a mantener la estructura cromosómica. Entonces los lazos de ADN interactúan para formar la cromatina condensada encontrada en un cromosoma. Los biólogos celulares han identificado un grupo de proteínas, colectivamente llamadas **condensina**, requeridas para la compactación cromosómica. La condensina se une al ADN y lo envuelve en lazos enrollados que son compactados en un cromosoma mitótico o meiótico.



Courtesy of U. Laemmli, from *Cell* 12:817, 1988. Copyright by Cell Press

FIGURA 10-3 MET de un cromosoma de ratón sin histonas
Observe que las hebras o fibras de ADN están densamente aglutinadas, aunque han sido liberadas de las proteínas histonas que las organizan en estructuras herméticamente enrolladas a su alrededor.

El número de cromosomas y el contenido de información difieren entre las especies

Cada individuo de una especie dada tiene un número característico de cromosomas en el núcleo de sus células somáticas (corporales). Sin em-

PUNTO CLAVE Cuando una célula se prepara para dividirse, sus cromosomas se hacen más delgados y más cortos conforme se compactan sus largas fibras de cromatina.

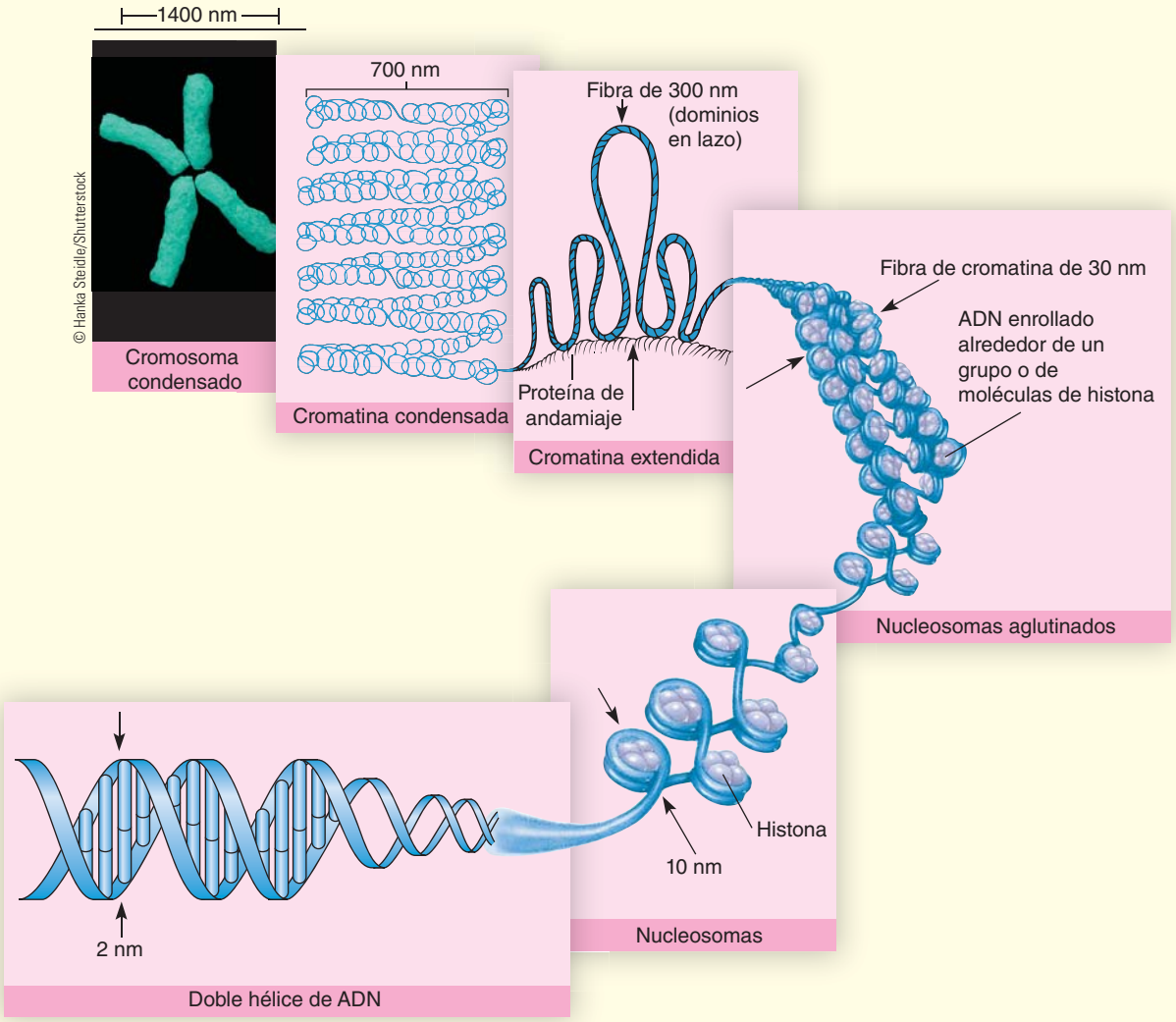


FIGURA 10-4 ***Animada*** **Organización de un cromosoma eucariota**

Este diagrama muestra cómo el ADN se va aglutinando hasta formar cromosomas metafase, altamente condensados. Primero, el ADN se envuelve alrededor de las proteínas histona para formar nucleosomas. Después, los nucleosomas son compactados en fibras de cromatina, que son enrollados por lazos de ADN, los cuales al compactarse forman finalmente los cromosomas condensados.

bargo, no es el número de cromosomas lo que hace única a cada especie sino la información específica de los genes. La mayoría de las células somáticas humanas tienen exactamente 46 cromosomas, pero los humanos no somos humanos sólo por tener 46 cromosomas. Otras especies, como el olivo, también tienen 46. Así mismo, algunas personas presentan una composición cromosómica anormal con más de 46 o menos (vea la figura 16-4).

Otras especies tienen diferentes números de cromosomas. Ciertas especies de lombrices intestinales sólo tienen 2 cromosomas en cada célula, mientras que algunos cangrejos tienen cerca de 200, y algunos helechos tienen más de 1000. La mayoría de las especies animales y vegetales tienen entre 8 y 50 cromosomas por célula somática. Son poco comunes los números abajo y arriba de ese rango. El número de cromosomas que una especie tiene no indica la complejidad de la especie o su estado dentro de un dominio o reino en particular.

Repaso

- ¿Cómo se llaman las unidades de información en los cromosomas? ¿De qué consisten esas unidades de información?
- ¿Qué tan grande es la discrepancia entre la longitud de la fibra de ADN y el tamaño del núcleo de las células eucariotas?

10.2 CICLO CELULAR Y MITOSIS

OBJETIVOS DE APRENDIZAJE

3 Identificar las etapas del ciclo celular en las células eucariotas y describir sus principales eventos.

4 Describir la estructura de un cromosoma duplicado, incluidos las cromátidas hermanas, los centrómeros y los cinetocoros.

5 Explicar el significado de la mitosis y describir el proceso.

Cuando las células alcanzan un cierto tamaño, generalmente paran de crecer o se dividen. No todas las células se dividen; algunas, como los glóbulos rojos y las células del músculo esquelético, normalmente no se dividen cuando maduran. Otras células experimentan una secuencia de actividades requeridas para su crecimiento y división celular. Y hay otro grupo de células, como los fibroblastos que sólo se dividen ocasionalmente cuándo han sufrido alguna lesión.

Las etapas por las que pasa una célula en general desde su origen mediante una división celular hasta la siguiente división para formar dos células hijas se conoce colectivamente como **ciclo celular**. El tiempo del ciclo celular varía ampliamente, pero en las células vegetales y animales que crecen activamente, es alrededor de 8 a 20 horas. El ciclo celular consiste en dos fases principales, interfase y fase M, ambas se pueden distinguir bajo un microscopio óptico (**FIGURA 10-5**).

PUNTO CLAVE El ciclo celular es la serie de eventos consecutivos que ocurren en la vida de una célula.

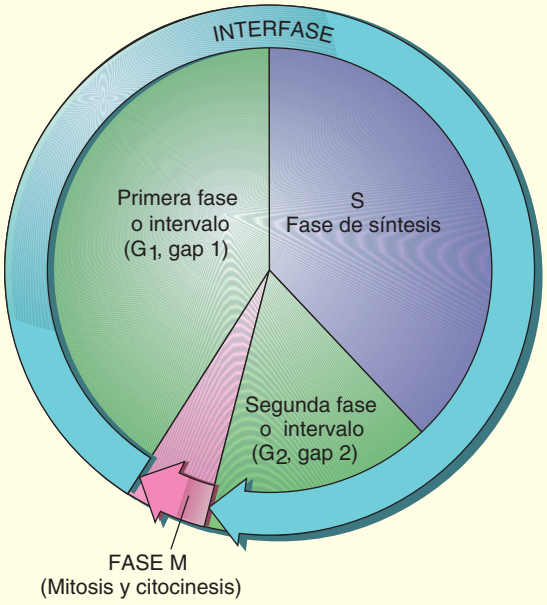
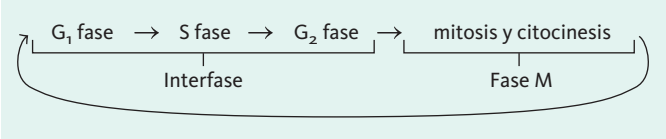


FIGURA 10-5 ***Animada*** **Ciclo celular eucariota**
El ciclo celular incluye la interfase (G_1, S y G_2) y la fase M (mitosis y citocinesis). El tiempo proporcional invertido en cada fase o etapa varía entre las especies, tipos celulares, y condiciones de crecimiento. Si el ciclo celular fuera un período de 12 horas, G_1 sería casi de 5 horas, S duraría 4.5 horas, G_2 sería de 2 horas, y la fase M sería de 30 minutos.

Los cromosomas se duplican durante la interfase

La mayor parte de la vida celular se invierte en la **interfase**, el tiempo cuando no ocurre la división celular. Una célula se mantiene activa metabólicamente durante la interfase, sintetizando materiales necesarios (proteínas, lípidos, y otras moléculas biológicamente importantes) y creciendo. Así se presenta la secuencia de la interfase y de la fase M en el ciclo celular eucariota:



Al tiempo entre el fin de la mitosis y el inicio de la fase S se le llama **fase G_1** (*G* simboliza *gap*, un intervalo durante el que no ocurre síntesis de ADN). El crecimiento y el metabolismo normal suceden durante la fase G_1, que típicamente es la fase más larga. En general, las células que no están en proceso de división permanecen en este intervalo del ciclo celular y se dice que se encuentran en un estado llamado G_0. Hacia el final del G_1, las enzimas requeridas para la síntesis de ADN se vuelven más activas. La síntesis de esas enzimas, junto con las proteínas que se necesitan para iniciar la división celular (que se analiza más adelante en este capítulo), permiten que la célula entre a la fase S.

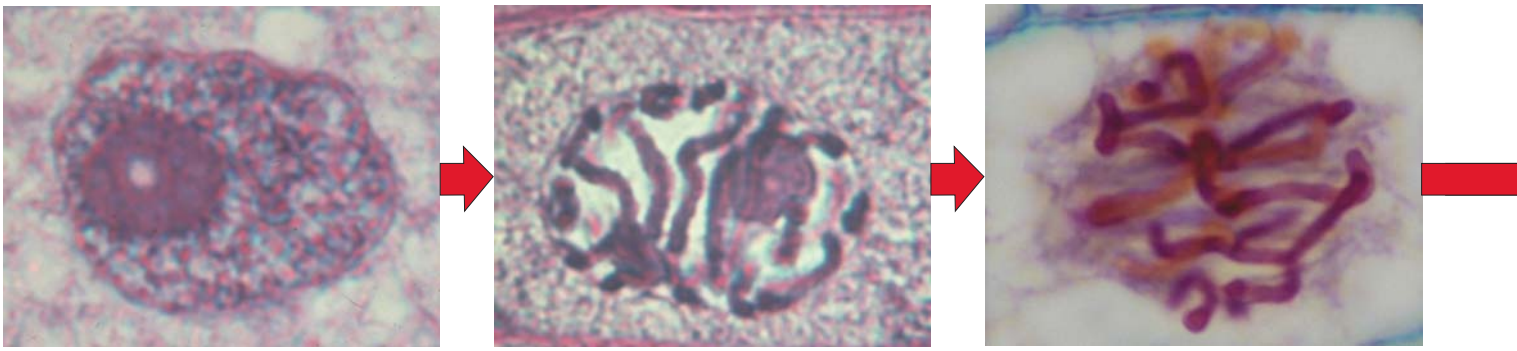
Durante la **fase de síntesis**, o **fase S**, el ADN se replica y las proteínas histonas son sintetizadas para que la célula pueda hacer una copia de sus cromosomas. ¿Cómo hicieron los investigadores para identificar la fase S del ciclo celular? A principio de la década de 1950, los científicos demostraron que las células que se preparaban para dividirse duplican sus cromosomas, en un intervalo de tiempo relativamente restringido, durante la interfase y no durante la temprana mitosis, como previamente se suponía. Estos investigadores utilizaron isótopos, como el ^3H, para sintetizar timidina radiactiva, un nucleótido que se incorpora específicamente al ADN, a medida que éste se sintetiza. Después de que la timidina ingresó durante un breve período (unos 30 minutos) a las células que crecían activamente, una *autorradiografía* de película expuesta (vea la figura 2-3) mostró que una fracción de las células tenía granos de plata sobre sus cromosomas. Los núcleos de esas células eran radiactivos porque durante el experimento se había replicado el ADN. La replicación del ADN no estaba ocurriendo en las células que no presentaban cromosomas marcados radiactivamente. Por lo tanto, los investigadores infirieron que la proporción de células marcadas con relación al número total de células da una estimación aproximada de la duración de la fase S respecto del resto del ciclo celular.

Después de completar la fase S, la célula entra a una segunda fase o intervalo, conocida como **fase G_2**. Durante este tiempo, aumenta la síntesis de proteínas, conforme se dan los pasos finales en la preparación de la célula para la división. En muchas células, la fase G_2 es corta con respecto a las fases G_1 y S.

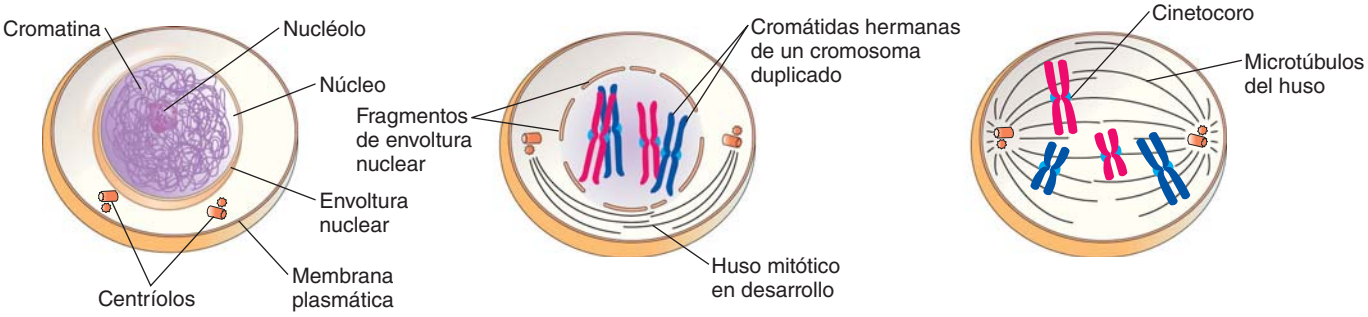
La **fase M** implica dos procesos principales, mitosis y citocinesis. La **mitosis**, corresponde a la división celular que produce dos núcleos con cromosomas idénticos a los del núcleo parental, e inicia al final de la fase G_2. La citocinesis, generalmente comienza antes de que la mitosis termine, y corresponde a la división del citoplasma celular para formar dos células hijas.

La mitosis es un proceso continuo, pero para fines descriptivos, se divide en cinco etapas:

profase ⟶ prometafase ⟶ metafase ⟶ anafase ⟶ telofase



Todos excepto prometafase: Carolina Biological Supply/ Phototake; Prometaphase: Ed Reschke/Peter Arnold, Inc.



(a) La célula realiza actividades vitales normales. Los cromosomas se duplican.

(b) Las largas fibras de cromatina condensada se presentan como cromosomas mitóticos compactos, cada uno consiste en dos cromátidas unidas a sus centrómeros. El citoesqueleto se desensambla o desintegra, y el huso mitótico se forma entre los centríolos, que se han movido a los polos de la célula. La envoltura o membrana nuclear empieza a fragmentarse y a desaparecer.

(c) Los microtúbulos del huso se unen a los cinetocoros de los cromosomas. Los cromosomas empiezan a moverse hacia el plano medio de la célula.

FIGURA 10-6 ***Animada*** **Interfase y las etapas de la mitosis**

Las MO muestran células vegetales, que perdieron los centríolos. Los esquemas representan células animales en general con un número diploide de cuatro cromosomas; se han exagerado los tamaños de los núcleos y de los cromosomas para mostrar las estructuras con mayor claridad.

Estudie la **FIGURA 10-6** mientras lee las siguientes descripciones de esas etapas conforme ocurren en una típica célula vegetal o animal.

Los cromosomas duplicados se hacen visibles al microscopio durante la profase

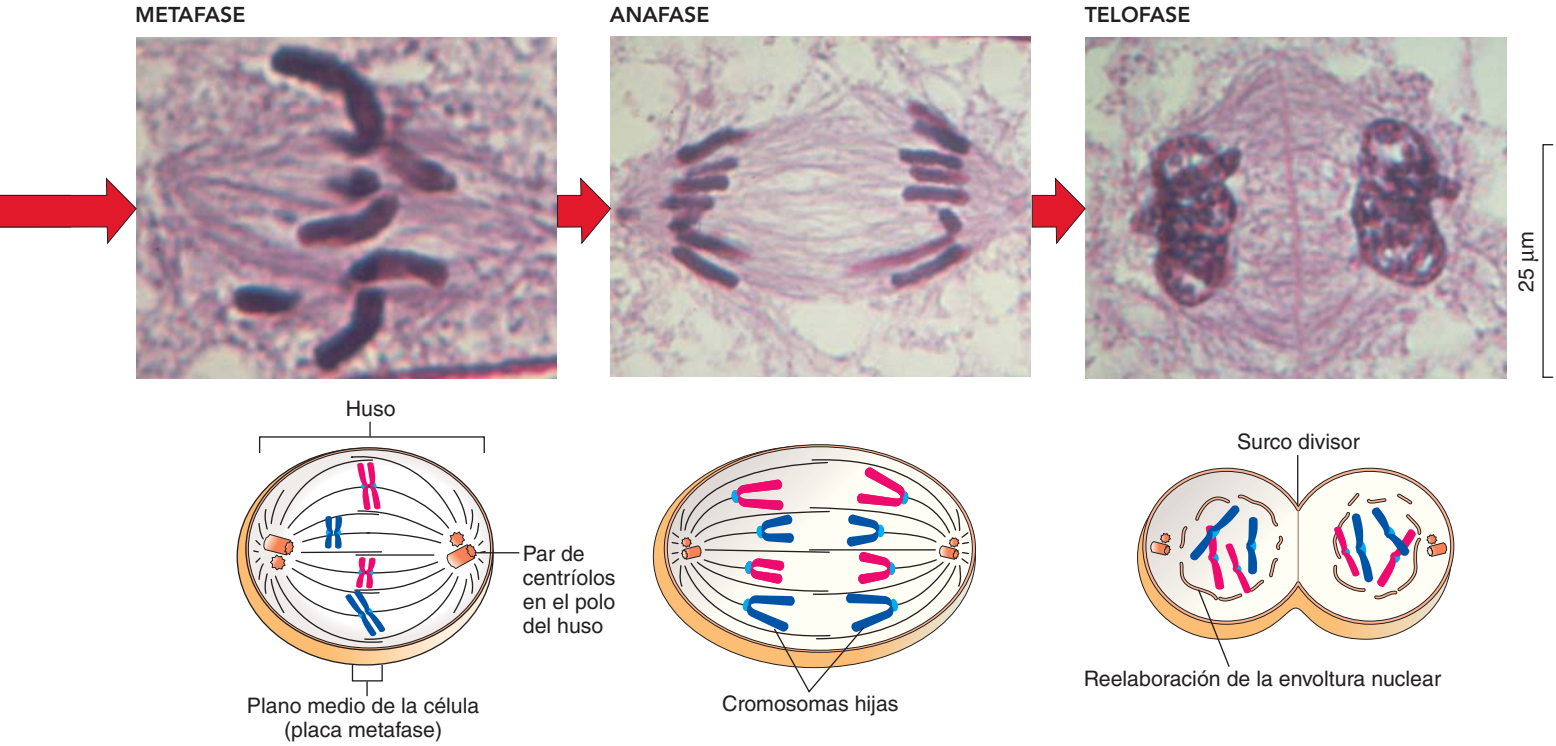
La primera etapa de la mitosis, la **profase**, inicia con la condensación de los cromosomas, cuando las largas fibras de cromatina que forman los cromosomas comienzan un proceso de enrollado que las hace más cortas y más delgadas. Entonces la cromatina condensada se puede distribuir a las células hijas con menos riesgo de enredarse.

Conforme progresa la profase, los cromosomas se hacen visibles al microscopio óptico, como cuerpos oscurecidos después de ser teñidos con ciertos colorantes. Ahora es evidente que cada cromosoma fue duplicado durante la fase S precedente y que consiste en un par de **cromátidas hermanas**, que contienen idénticas secuencias de la doble cadena de ADN. Cada cromátida incluye una región estrecha llamada **centrómero**. Las cromátidas hermanas están unidas herméticamente en la vecindad de sus centrómeros (**FIGURA 10-7**). La base química para esta estrecha asociación en los centrómeros se debe a la precisa composición de secuencias de ADN que las une herméticamente a proteínas específicas.

Por ejemplo, las cromátidas hermanas están físicamente unidas por un complejo proteínico de forma anular llamado **cohesina**. Las cohesinas se extienden a lo largo de las ramas de las cromátidas hermanas y están particularmente concentradas en el centrómero (**FIGURA 10-8**). Estas cohesinas, que mantienen juntos a los cromosomas replicados desde su síntesis en la fase S en adelante, ayudan a garantizar una exacta segregación cromosómica durante la mitosis.

Cada centrómero tiene asociado un **cinetocoro**, un complejo multiproteínico al que pueden unirse los **microtúbulos**. Esos microtúbulos contribuyen en la distribución cromosómica durante la mitosis, en la cual una copia de cada cromosoma es entregada a cada célula hija.

Una célula en proceso de división se puede explicar mediante un globo, con una línea ecuatorial que determina el plano medio (plano ecuatorial) y dos polos opuestos. Esta terminología se aplica para todas las células independientemente de su forma real. Los microtúbulos irradian desde cada polo, y algunas de esas fibras proteínicas se extienden hacia los cromosomas, formando el **huso mitótico**, una estructura que separa a los cromosomas duplicados durante la anafase (**FIGURA 10-9**).

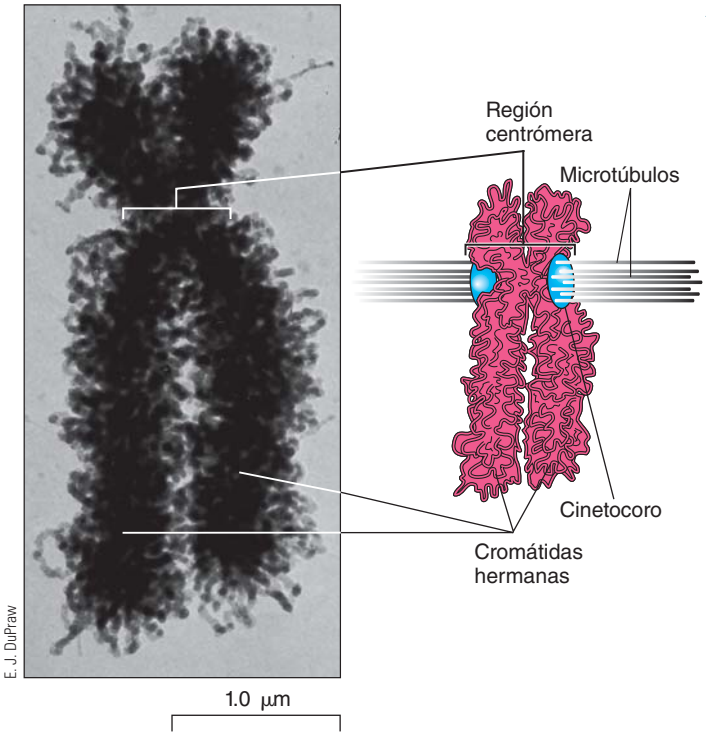


(d) Los cromosomas se alinean en el plano medio de la célula. Los microtúbulos del huso conectan cada cromosoma a ambos polos.

(e) Las cromátidas hermanas se separan en sus centrómeros. Cada grupo de cromosomas se mueve hacia el polo opuesto de la célula. Los polos del huso se apartan.

(f) Los cromosomas se agrupan en los polos, vuelven a su estado relajado o de reposo, y se empiezan a formar las envolturas nucleares. La citocinesis produce dos células hijas.

▲ **FIGURA 10-6** Continuación



◀ **FIGURA 10-7** Cromátidas hermanas y centrómeros

Cada una de las cromátidas hermanas consiste en fibras de cromatina enrolladas herméticamente, y están fuertemente asociadas en sus regiones centrómeras, indicadas por los paréntesis. Un cinetocoro está asociado con cada centrómero, que sirve como sitio de adhesión microtubular. Los cinetocoros y los microtúbulos no son visibles en esta MET de un cromosoma en metafase.

Los extremos *menos* de esos microtúbulos están en los polos, y los extremos *más* se extienden al plano medio de la célula. Sería útil revisar la figura 4-24, la cual muestra la organización de los microtúbulos como polímeros lineales de la proteína *tubulina*. La organización y función del huso requiere la presencia de proteínas motoras y una variedad de moléculas de señalización.

Las células animales difieren de las células vegetales en los detalles de la formación del huso mitótico. Ambos tipos de células en proceso de división, presentan un polo con una región, denominada el **centro organizador de microtúbulos**, desde el cual se extienden los microtúbulos que forman el huso mitótico. El microscopio electrónico muestra que en ciertas células vegetales, los centros de organización microtubular consisten en fibrillas con poca o ninguna estructura diferenciable.

En cambio, las células animales tienen un par de **centríolos** en el medio de cada centro organizador de microtúbulos(vea la figura 4-26). Los centríolos están rodeados por fibrillas que constituyen el **material pericentriolar**.

PUNTO CLAVE **Cuando los cromosomas se duplican, las cromátidas hermanas están inicialmente unidas entre sí por los complejos proteínicos denominados cohesinas. Los enlaces de cohesina están particularmente concentrados en la vecindad del centrómero.**

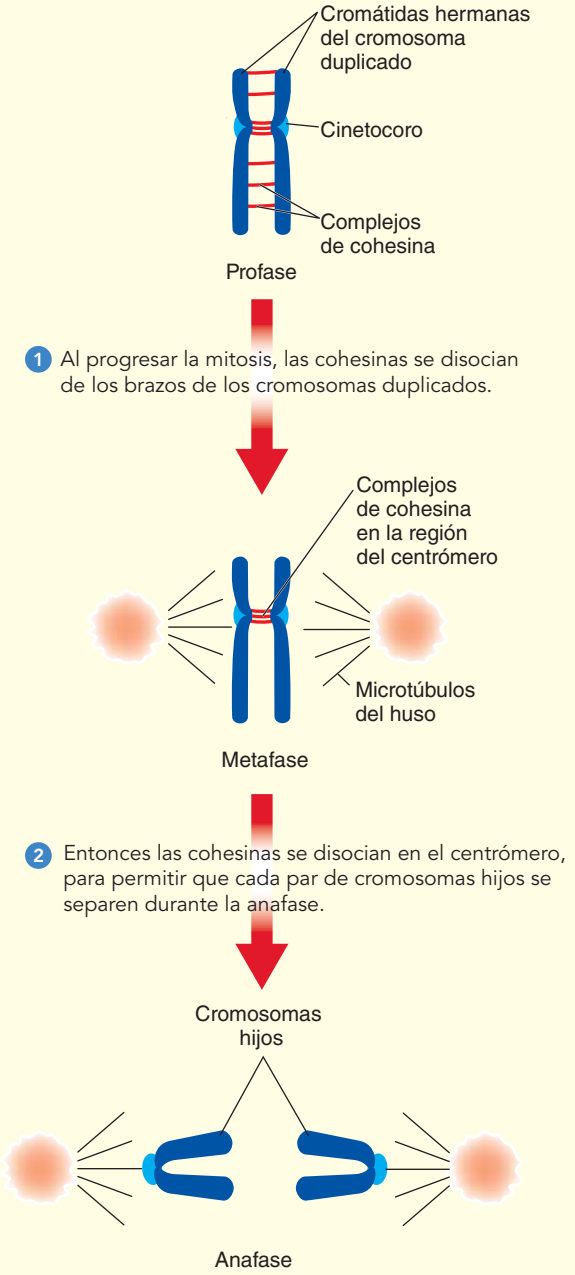


FIGURA 10-8 Cohesinas

Los microtúbulos del huso terminan en el material pericentriolar, pero ellos realmente no tocan los centríolos. Los biólogos celulares han pensado que la formación del huso en células animales requiere centríolos, pero es probable que su participación sea coincidencia. La evidencia actual sugiere que los centríolos organizan el material pericentroliar y aseguran su duplicación cuando los centríolos se duplican.

Cada uno de los dos centríolos se duplica durante la fase S de la interfase, produciéndose dos pares de centríolos. Posteriormente en la profase, los microtúbulos se irradian a partir del material pericentriolar que rodea a los centríolos; esos cúmulos de microtúbulos se conocen como ásteres. Los dos ásteres migran a lados opuestos del núcleo, estableciendo los dos polos del huso mitótico.

La prometafase inicia cuando se rompe la envoltura nuclear

Durante la **prometafase** se fragmenta la envoltura nuclear, permitiendo que los microtúbulos del huso se conecten con los cromosomas; las unidades fragmentadas de la envoltura nuclear son atrapadas en vesículas para ser reutilizadas posteriormente, en la relaboración de las envolturas nucleares de las células hijas. El nucléolo se contrae y en general desaparece, y el huso mitótico queda completamente formado. Al inicio de la prometafase, los cromosomas duplicados son dispersados a través de la región nuclear (vea la fotografía en la introducción a este capítulo, que muestra la prometafase temprana). Los microtúbulos del huso se alargan y se contraen al moverse hacia el centro de la célula en un proceso de "búsqueda y captura". Estos movimientos dinámicos aleatorios dan la apariencia de que están "buscando" a los cromosomas. Si se acerca un microtúbulo a un centrómero, entonces es "capturado" por uno de los cinetocoros de un cromosoma duplicado. El ahora atado cromosoma continúa moviéndose hacia el plano medio de la célula, entonces el cinetocoro desunido de su cromátida hermana queda conectado a un microtúbulo del otro polo de la célula.

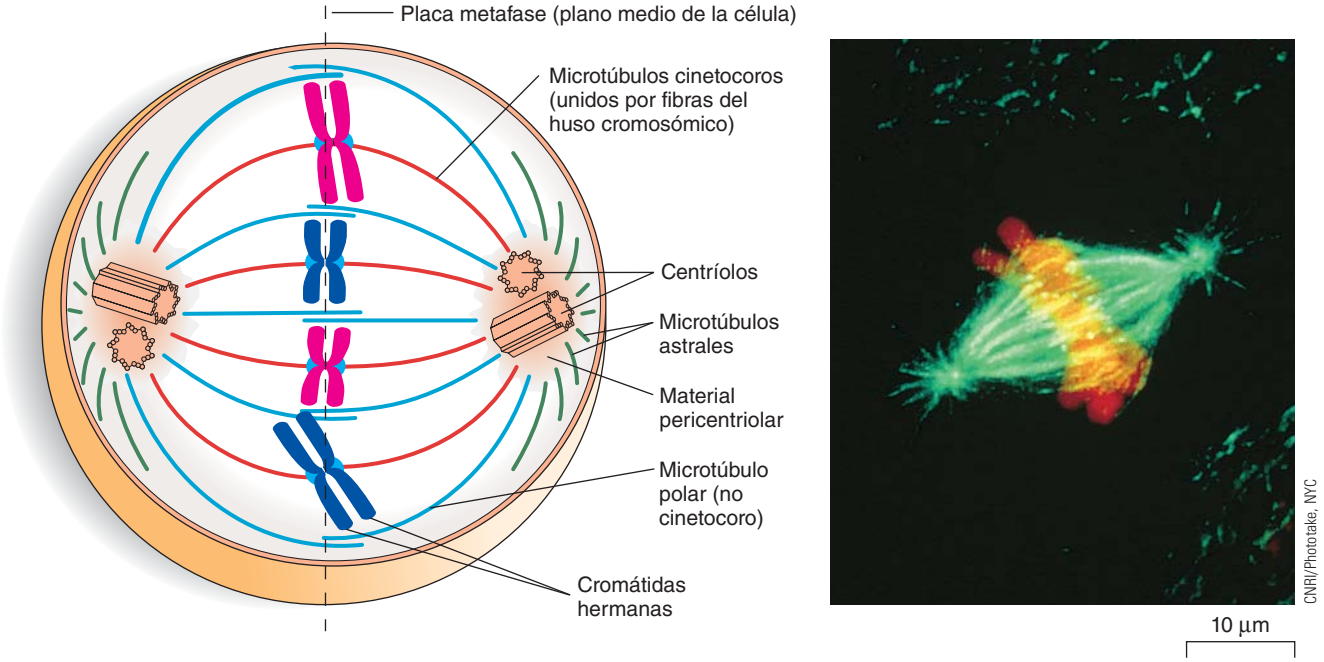
Durante los movimientos de los cromosomas hacia el plano medio de la célula, los microtúbulos largos son acortados mediante la eliminación de subunidades de tubulina, y los microtúbulos cortos son alargados por la adición de subunidades de tubulina. La evidencia indica que el acortar y alargar sucede en el extremo del cinetocoro (extremo más) del microtúbulo, y no en la terminal polar del huso (extremo menos). Este acortamiento y alargamiento ocurre mientras el microtúbulo del huso permanece firmemente atado al cinetocoro. Las proteínas motoras localizadas en los cinetocoros pueden estar implicadas en esta atadura del microtúbulo del huso. Estas proteínas motoras pueden trabajar en forma similar a la quinesina motora mostrada en la figura 4-25.

Para resumir los eventos de la prometafase, las cromátidas hermanas de cada cromosoma duplicado quedan unidas, en sus cinetocoros, a los microtúbulos del huso extendiéndose desde polos opuestos de la célula, y los cromosomas empiezan a moverse hacia el plano medio de la célula. Conforme la célula avanza de la prometafase a la metafase, las cohesinas se disocian de los brazos de las cromátidas hermanas, liberándolas entre sí, aunque algunas cohesinas se mantienen en la vecindad del centrómero.

Durante la metafase los cromosomas duplicados se alinean sobre el plano medio

Durante la **metafase**, todos los cromosomas de la célula se alinean en el plano medio de la célula, o **placa metafase**. Como ya se mencionó, una de las dos cromátidas hermanas de cada cromosoma está unida por su cinetocoro a los microtúbulos de un polo, y su cromátida hermana es capturada por su cinetocoro a microtúbulos del polo opuesto.

El huso mitótico tiene tres tipos de microtúbulos: microtúbulos polares, microtúbulos cinetocoros y microtúbulos astrales (vea la figura 10-9). Los **microtúbulos polares**, también conocidos como *microtúbulos no cinetocoros*, se extienden desde cada polo hasta la región ecuatorial,



(a) Un extremo de cada microtúbulo de esta célula animal está asociado con uno de los polos. Los microtúbulos astrales (*verde*) se irradian en todas las direcciones, formando el áster. Los microtúbulos cinetocoro (*rojo*) conectan a los cinetocoros con los polos, y los microtúbulos polares (no cinetocoros) (*azul*) se traslapan en el plano medio.

(b) Esta MO de fluorescencia de una célula animal en la metafase muestra un huso bien definido y ásteres (cromosomas, *naranja*; microtúbulos, *verde*).

FIGURA 10-9 Huso mitótico

en donde se traslapan e interactúan con microtúbulos no cinetocoros del polo opuesto. Los **microtúbulos cinetocoros** se extienden desde cada polo y se unen a los cinetocoros de los cromosomas. Los **microtúbulos astrales** son los microtúbulos cortos que forman ásteres en cada polo.

Cada cromátida es completamente condensada y aparece distinta durante la metafase. Como los cromosomas individuales son más visibles en la metafase que en cualquier otro momento, el **cariotipo**, o composición cromosómica, en general se revisa en esta etapa para identificar anormalidades cromosómicas (vea el capítulo 16). Al igual que las transiciones celulares mitóticas de la metafase a la anafase, las restantes proteínas de cohesina que unen a las cromátidas hermanas en su centrómero se disocian.

Durante la anafase, los cromosomas se mueven hacia los polos

La **anafase** se inicia conforme se separan las cromátidas hermanas. Una vez que las cromátidas ya no están unidas a sus duplicados, entonces a cada cromátida se le llama *cromosoma*. Los cromosomas ahora separados se mueven a polos opuestos, empleando como pistas a los microtúbulos del huso. Los cinetocoros, aún unidos a los microtúbulos cinetocoro, encabezan la ruta, con los brazos del cromosoma quedando detrás. La anafase termina cuando todos los cromosomas llegan a los polos.

Los biólogos celulares están haciendo un significativo progreso en la comprensión del mecanismo global del movimiento cromosómico en la anafase. Los movimientos cromosómicos se estudian en diversas formas. El número de microtúbulos en una etapa particular o después de ciertos tratamientos se determina analizando cuidadosamente las micrográficas electrónicas. Los investigadores también emplean microláseres, o dispositivos mecánicos conocidos como *micromanipuladores* para perturbar físicamente a células vivas que se están dividiendo. Un investigador hábil puede mover los cromosomas, romper sus conexiones con los microtúbulos, y aún eliminarlos totalmente de la célula.

Los microtúbulos no tienen propiedades elásticas o contráctiles. ¿Entonces cómo contribuyen en el desplazamiento de los cromosomas? ¿Son empujados o jalados, o quizás operan otras fuerzas? Los microtúbulos son estructuras dinámicas, con subunidades de *tubulina* que pueden ser eliminadas constantemente de sus extremos y agregadas a ellos, conforme a la necesidad de la célula. La evidencia indica que durante la anafase, los microtúbulos cinetocoro son acortados, o *despolimerizados*, en su extremo *más*, es decir, el más cercano al plano medio de la célula (**FIGURA 10-10**). Este mecanismo de acortamiento jala a los cromosomas hacia los polos.

Un segundo mecanismo también desempeña un papel en la separación de los cromosomas. Durante la anafase el huso se alarga como un todo, al menos parcialmente porque los microtúbulos polares que salen de polos opuestos están asociados con proteínas motoras que les permiten deslizarse unos sobre otros en el plano medio. El deslizamiento disminuye el grado de traslape, por lo tanto "empujándolos" hacia los polos opuestos. Este mecanismo causa indirectamente que los cromosomas se vayan apartando, debido a que ellos están unidos a los polos mediante los microtúbulos cinetocoro.

Durante la telofase, se forman dos núcleos separados

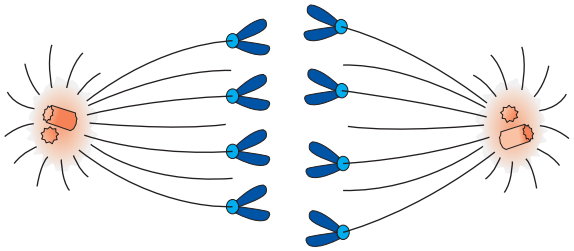
Durante la etapa final de la mitosis, **telofase**, los cromosomas llegan a los polos y existe un retorno a las condiciones tipo interfase.

EXPERIMENTO CLAVE

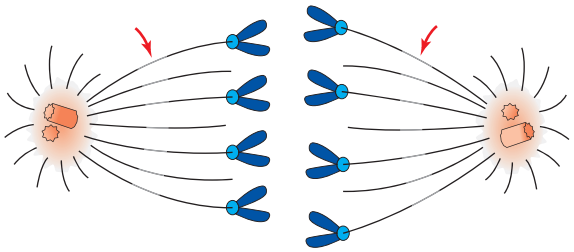
PREGUNTA: ¿Los microtúbulos del huso mueven los cromosomas mediante el acortamiento (es decir, despolimerización) de los microtúbulos hacia los polos del huso, o hacia los extremos del cinetocoro?

HIPÓTESIS: Los microtúbulos del huso mueven los cromosomas hacia los polos del huso mediante un mecanismo en el que los microtúbulos son acortados en los extremos del cinetocoro.

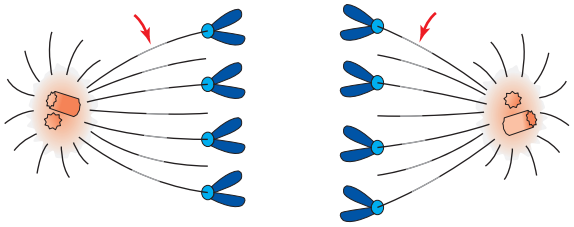
EXPERIMENTO: Los microtúbulos en las células de riñón porcino (cerdo) en la anafase temprana se marcaron con un colorante fluorescente, que se adhiere específicamente a estas estructuras.



Los investigadores marcaron los microtúbulos empleando microláser para blanquear el colorante, pero dejando intactos a los microtúbulos.



RESULTADOS Y CONCLUSIÓN: Los cromosomas se mueven hacia las áreas blanqueadas de los microtúbulos del huso, lo cual indica un acortamiento de los microtúbulos cerca del cinetocoro. Los microtúbulos en los extremos polares no se acortaron.



Los cromosomas se movieron hacia los polos, permaneciendo anclados a los microtúbulos cinetocoro mientras que las subunidades de tubulina eran eliminadas de estos extremos.

FIGURA 10-10 ***Animada*** **Fotoblanqueamiento con microláser para determinar cómo se transportan los cromosomas hacia los polos del huso durante la anafase.**

Los cromosomas se relajan mediante un desenrollamiento parcial. Se forma una nueva envoltura nuclear alrededor de cada conjunto de cromosomas, formada al menos en parte por pequeñas vesículas y otros componentes derivados de la envoltura nuclear previa. Los microtúbulos del huso desaparecen y se reorganizan los nucléolos.

La citocinesis forma dos células hijas separadas

La **citocinesis**, la división del citoplasma para producir dos células hijas, es el último paso en la fase M y por lo común se traslapa con la mitosis, iniciando en general durante la telofase. La citocinesis de una célula animal o fúngica (levadura, por ejemplo) inicia como un *anillo contráctil de actomiosina* que está integrado y unido a la membrana plasmática. El anillo contráctil va encerrando a la célula en la región ecuatorial, en ángulo recto al huso (**FIGURA 10-11a**). El anillo contráctil consiste en una asociación entre filamentos de actina y miosina; se piensa que la actividad motora de la miosina mueve los filamentos de la actina para generar la constricción, similar a la manera en que la actina y la miosina causan la contracción muscular (vea la figura 40-10). El anillo se contrae, produciendo un **surco divisor** que gradualmente se profundiza y a la larga separa al citoplasma en dos células hijas, cada una con un núcleo completo. Entonces el anillo contráctil se desintegra.

En las células vegetales, la citocinesis ocurre al formarse una **placa celular** (**FIGURA 10-11b**), una partición construida en la región ecuatorial del huso que crece lateralmente hacia la pared celular. La placa celular se forma como una línea de vesículas originadas en el *complejo de Golgi*. Las vesículas contienen materiales con el fin de construir tanto la pared celular primaria para cada célula hija como una membrana, la lamela media que cumple la función de cemento a fin de mantener juntas las paredes de la célula primaria. Las membranas vesiculares se fusionan hasta convertirse en la membrana plasmática de cada célula hija.

Las células multinucleadas se forman si la mitosis no es seguida por la citocinesis; ésta es una condición normal para ciertos tipos de células. Por ejemplo, el cuerpo de los mohos mucilagionosos plasmodiales (de fango) consiste en una masa de citoplasma multinucleada (vea la figura 26-19a).

La mitosis produce dos células genéticamente idénticas a la célula parental

La importante regularidad del proceso de división celular garantiza que cada núcleo hija reciba exactamente el mismo número y tipos de cromosomas que tenía la célula parental o progenitora. Así, con unas pocas excepciones, cada célula de un organismo multicelular tiene la misma composición genética. Si una célula recibe más o menos que el número característico de cromosomas debido a un mal funcionamiento del proceso de división celular, la célula resultante puede mostrar anormalidades significativas y es frecuente que no sobreviva.

La mitosis asegura la ordenada distribución de los cromosomas (y de centríolos, si están presentes), ¿pero qué ocurre con la variedad de orgánulos citoplásmicos? Por ejemplo, todas las células eucariotas, incluidas células vegetales, requieren mitocondrias. Análogamente, las células vegetales fotosintéticas no pueden efectuar la fotosíntesis sin cloroplastos. Esos orgánulos contienen su propio ADN y parecen formarse por la división de mitocondrias previamente existentes o plástidos o sus precursores. Este proceso de división no mitótica es similar a la división celular procariótica (que se analiza en la próxima sección) y generalmente ocurre durante la interfase. Ya que muchas copias de cada orgánulo están presentes en cada célula, entonces los orgánulos se distribuyen proporcionalmente con el citoplasma que cada célula hija recibe durante la citocinesis.

Sin núcleos, las procariotas se dividen por fisión binaria

Las bacterias y las arqueas contienen mucho menos ADN que la mayoría de las células eucariotas, pero igualmente es un proceso asombroso de

distribución precisa del material genético entre las dos células hijas. Normalmente el ADN procariota consiste en un solo cromosoma circular que está condensado con proteínas asociadas. Aunque la distribución de material genético en células procariotas que se dividen es un proceso más simple que la mitosis, sin duda esta distribución es muy precisa, para garantizar que las células hija sean genéticamente idénticas a la célula parental.

Las procariotas se reproducen asexualmente, en general mediante **fisión binaria**, un proceso en que una célula se divide en dos células hijas (**FIGURA 10-12**). La molécula de ADN circular se replica y da por resultado dos cromosomas idénticos. La replicación del ADN se inicia en un lugar exclusivo del cromosoma bacteriano, llamado *origen de replicación*. La síntesis de ADN procede desde ese punto en ambas direcciones hasta que finalmente se encuentran (vea la figura 12-16a).

En seguida de la replicación, los cromosomas hijas se separan y se mueven a extremos opuestos de la célula alargada. La citocinesis entre los cromosomas hijas se controla por el **anillo Z**, una proteína de andamiaje que mantiene a casi 10 diferentes proteínas alrededor de la sección media de la célula. Allí la membrana plasmática crece hacia adentro (se invagina) entre las dos copias de ADN, dividiendo a la mitad el citoplasma de la célula, y una nueva pared celular transversal es sintetizada entre las dos células. (La reproducción bacteriana se analiza en forma más amplia en el capítulo 25).

Repaso

- ¿Cuáles son las etapas del ciclo celular? ¿Durante cuál etapa se replica el ADN?
- ¿Cuáles son las etapas de la mitosis y qué ocurre en cada etapa?

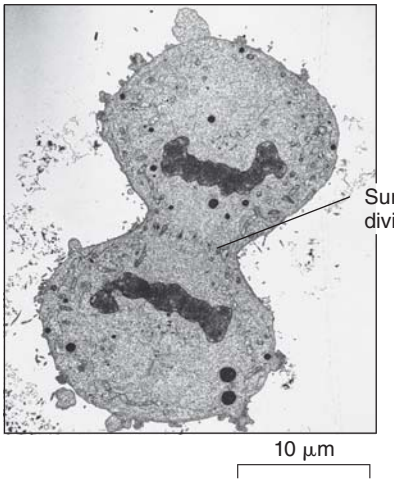
10.3 REGULACIÓN DEL CICLO CELULAR

OBJETIVO DE APRENDIZAJE

6 Explicar algunas maneras en las que se controla el ciclo celular.

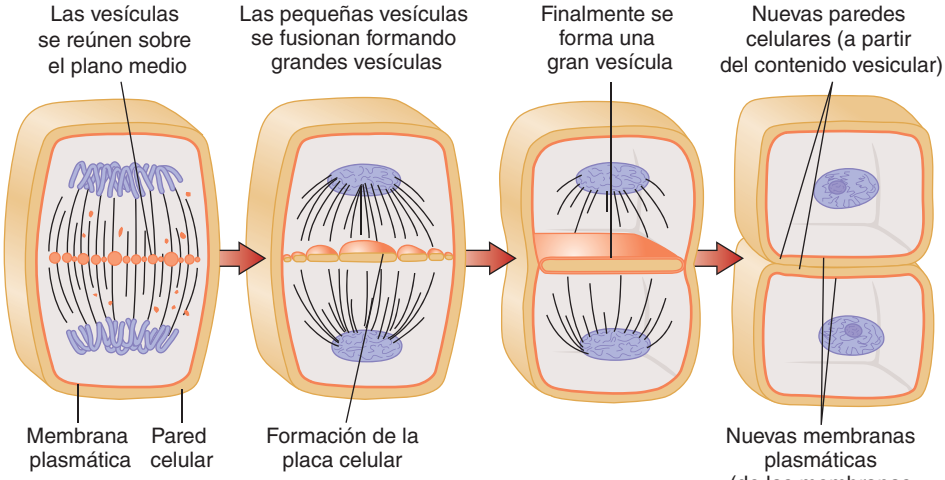
Cuando las condiciones son óptimas, algunas células procariotas pueden dividirse cada 20 minutos. Generalmente, los tiempos de generación de células eucariotas son mucho mayores, aunque la frecuencia de división celular varía ampliamente entre diferentes especies y entre distintos tejidos de la misma especie. En general algunas células musculares esqueléticas detienen su división después de los primeros meses de vida, mientras que las células sanguíneas, las células del tracto digestivo y las células de la piel se dividen con frecuencia durante toda la vida del organismo. Bajo óptimas condiciones de nutrición, temperatura y pH, la duración del ciclo celular eucariota es constante para cualquier tipo dado de célula. Sin embargo, bajo condiciones menos favorables el tiempo de generación puede ser mucho mayor.

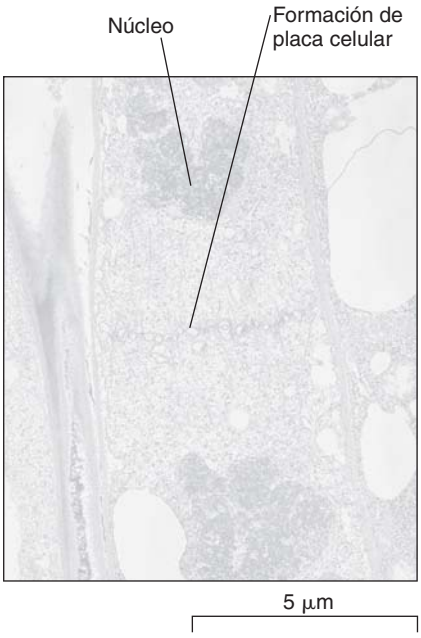
Ciertas moléculas regulatorias que controlan el ciclo celular son comunes a todas las eucariotas. Genéticamente programadas en el núcleo



T. E. Schroeder/Biological Photo Service

(a) MET de la región ecuatorial de una célula animal cultivada, que experimenta citocinesis. Observe el surco divisor. Las células fúngicas en división también presentan un anillo contráctil que causa citocinesis.



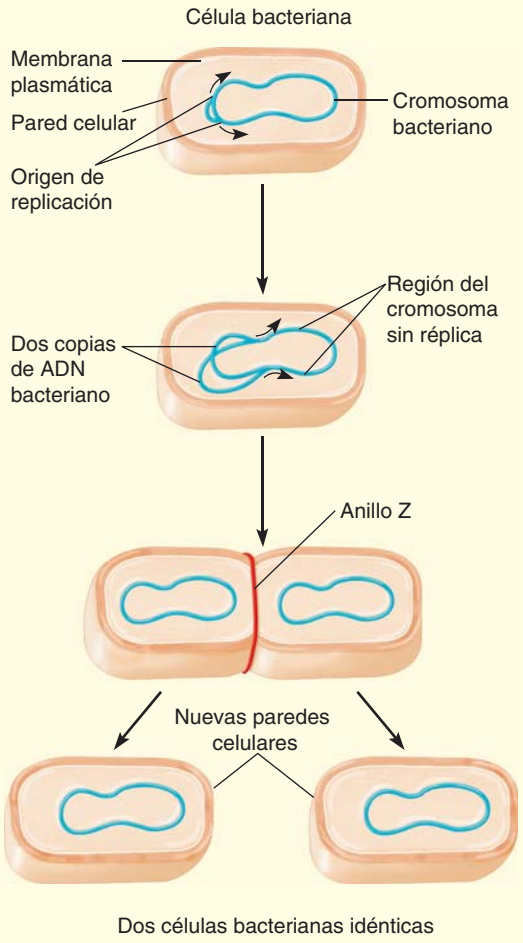


E. H. Newcomb y B. A. Palevitz/Biological Photo Service

(b) La formación de la placa celular durante la citocinesis en una célula vegetal. La MET muestra una célula de la hoja de arce (*Acer saccharinum*) que experimenta citocinesis.

FIGURA 10-11 ***Animada*** **Citocinesis en células animales y vegetales**
Los núcleos en ambas MET están en la telofase. Los dibujos muestran relaciones 3-D.

PUNTO CLAVE La fisión binaria es una secuencia de eventos, precisamente realizada, que garantiza que cada célula hija bacteriana tiene idéntico material genético.



1. La replicación del ADN inicia en un sitio único (origen de replicación) del cromosoma bacteriano
2. La replicación continúa, conforme la replicación de enzimas trabaja en ambas direcciones desde el sitio donde inició la replicación.
3. La replicación es completada, y se separan los cromosomas hijas. El anillo Z forma una sección media en la célula. La célula empieza a dividirse, conforme la membrana plasmática crece hacia adentro (se invagina). Se forma una nueva pared celular.
4. Se completa la fisión binaria. Resultan dos células hijas idénticas.

FIGURA 10-12 Fisión binaria
El cromosoma bacteriano es mucho más largo que lo que aquí se muestra y está unido a la membrana plasmática en un lugar (que no se muestra).

de la célula, esas moléculas regulatorias son componentes del *sistema de control del ciclo celular* que se encuentra en organismos tan diversos como levaduras, almejas, ranas, humanos y plantas. Las moléculas regulatorias desencadenan una secuencia específica de eventos durante el ciclo celular.

Debido a que el ciclo celular consiste en cientos de eventos secuenciales que proceden de manera ordenada, una falla en el control cuidadoso de esos eventos puede tener consecuencias desastrosas. Los mecanismos de control en el programa genético, llamados **puntos de control del ciclo celular**, bloquean temporalmente eventos clave que deben ocurrir ordenadamente durante el ciclo celular. Los puntos de control del ciclo celular aseguran que todos los eventos de una etapa particular sean completados antes del inicio de la siguiente etapa (**FIGURA 10-13**). Los puntos de control son desactivados después de que han hecho su labor para que así el ciclo celular pueda continuar.

Los genes que codifican las moléculas implicadas en los puntos de control son críticamente importantes para el ciclo celular. Si uno de estos genes es defectuoso, esto puede conducir a cáncer o alguna otra seria enfermedad. Considere qué podría ocurrir si las moléculas de punto de control en la metafase-anafase fueran no funcionales. En este caso, la anafase podría ser iniciada de manera muy temprana, antes de que todos los cromosomas estuvieran apropiadamente unidos a las fibras del huso. Las células hijas resultantes podrían tener muy pocos o muchos cromosomas. Un número anormal de cromosomas está asociado con el síndrome de Down y con múltiples cánceres.

La **FIGURA 10-14** muestra algunas de las moléculas claves implicadas en la regulación del ciclo celular. Entre ellas están las **proteínas cinasas** o **quinasas**, enzimas que activan o desactivan a otras proteínas mediante su *fosforilación* (agregando grupos fosfatos). Las proteínas cinasas implicadas en el control del ciclo celular son las **cinasas dependientes de ciclina (Cdk)**. La actividad de varias Cdk aumenta y después decrece conforme la célula se mueve por el ciclo celular. Las Cdk están activas sólo cuando están unidas herméticamente a las proteínas regulatorias llamadas **ciclinas**. Las ciclinas se nombran así porque sus niveles fluctúan predeciblemente durante el ciclo celular (es decir, ellas "ciclan", o son alternativamente sintetizadas y degradadas como parte del ciclo celular).

Tres científicos que empezaron su investigación durante las décadas de 1970 y 1980 sobre las funciones de las proteínas cinasas y ciclinas en el ciclo celular (Leland Hartwell de Estados Unidos, y Paul Nurse y Tim Hunt de Gran Bretaña) ganaron el Premio Nobel en Fisiología o Medicina en 2001. Sus descubrimientos fueron citados como importantes no sólo al trabajar los detalles del fundamental proceso celular de la mitosis, sino también en la comprensión de por qué las células cancerosas se dividen cuando no deberían de hacerlo. Por ejemplo, con frecuencia los niveles de ciclina son más altos que lo normal en las células cancerosas humanas.

Cuando una Cdk específica se asocia con una ciclina específica, forma un **complejo ciclina-Cdk**. Los complejos ciclina-Cdk fosforilan enzimas y a otras proteínas. Algunas de esas proteínas se activan al ser fosforiladas, pero otras se desactivan. Por ejemplo, se piensa que la fosforilación de la proteína p27, conocida como una importante inhibidora de la división celular, inicia la degradación de la proteína. Conforme varias enzimas son activadas o desactivadas mediante fosforilación, las actividades de la célula cambian. Así, una disminución del nivel de p27 en la célula hace que una célula que ha cesado la división, la reanude.

Las células eucariotas forman cuatro importantes complejos ciclina-Cdk: G_1-Cdk, G_1/S-Cdk, S-Cdk, y M-Cdk. Cada complejo G_1-Cdk prepara a la célula para pasar de la fase G_1 a la fase S, y entonces G_1/S-Cdk obliga a la célula a realizar la replicación de ADN. El M-Cdk promueve los eventos de la mitosis, incluida la condensación cromosómica, la fragmentación de la envoltura nuclear, y la formación del huso mitótico.

El M-Cdk también activa a otro complejo enzimático, el **complejo promotor de la anafase (APC)**, hacia el final de la metafase. El APC ini-

PUNTO CLAVE **Cuando una célula no ha completado los pasos que lo conducen a un punto de control del ciclo celular, ese punto está activo y detiene el avance del ciclo celular. Cuando se completan los pasos necesarios, el punto de control se desactiva, y el ciclo celular continúa.**

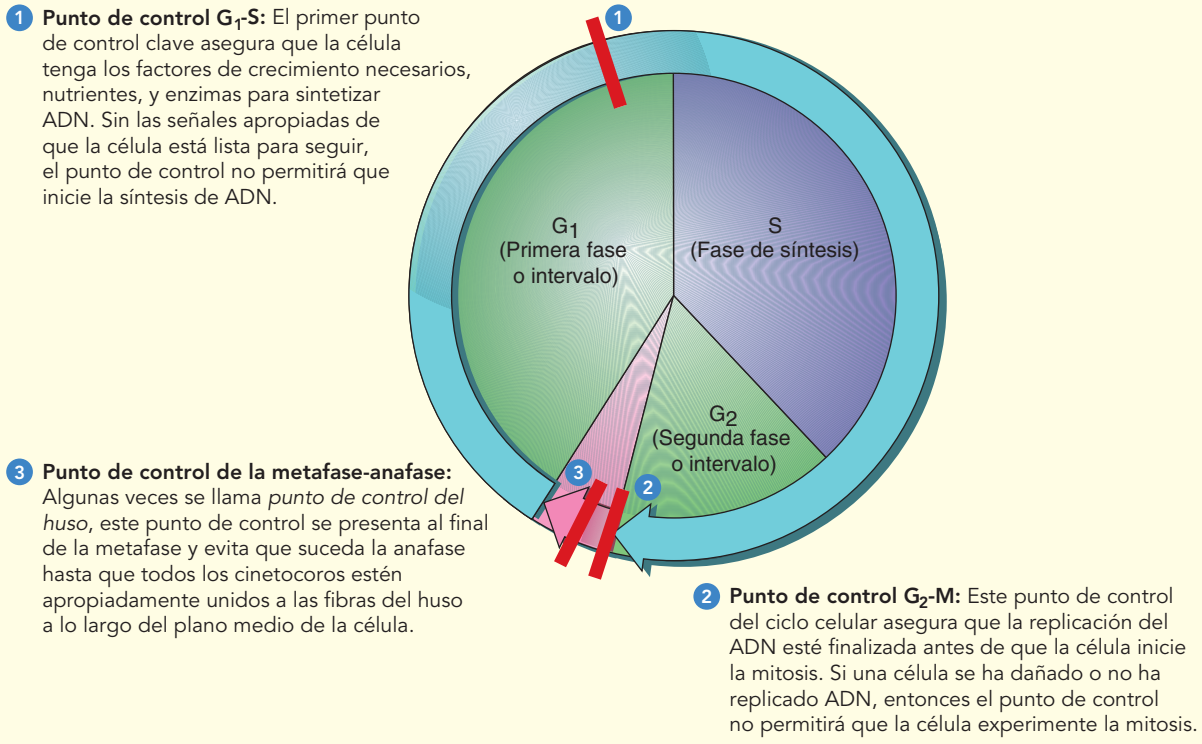


FIGURA 10-13 Puntos de control claves en el ciclo celular

El ciclo celular consiste en cientos de eventos secuenciales. Las barras rojas muestran tres importantes puntos de control que verifican que los pasos previos hayan sido completados para que las siguientes etapas puedan suceder. Cada punto de control se desactiva después de que ha efectuado su función, permitiendo que continúe el ciclo celular.

cia la anafase al permitir la degradación de las cohesinas y de otras proteínas que mantienen juntas a las cromátidas hermanas durante la metafase. Como resultado, las cromátidas hermanas se separan en dos cromosomas hijas. En este punto, la ciclina se degrada a niveles muy bajos y decae la actividad del M-Cdk, permitiendo que el huso mitótico sea desintegrado y que la célula pueda salir de la mitosis.

Ciertos fármacos pueden parar el ciclo celular en un punto de control específico. Algunos de éstos frenan la síntesis de ADN, mientras que otros inhiben la síntesis de proteínas que controlan el ciclo o inhiben la síntesis de proteínas estructurales que contribuyen al huso mitótico. Debido a que uno de los aspectos distintivos de la mayoría de las células cancerosas es su alta rapidez de división celular con respecto a la mayor parte de las células somáticas normales, las células cancerosas son grandemente afectadas por esos fármacos. Muchos efectos laterales de ciertos fármacos anticancerosos (como náusea y pérdida de cabello) se deben a los efectos de los fármacos sobre las células normales que se dividen rápidamente en el sistema digestivo y en los folículos del cabello.

En las células vegetales, ciertas hormonas estimulan la mitosis. Éstas incluyen a las **citoquininas**, un grupo de hormonas vegetales que promueven la mitosis en el crecimiento normal y en la curación de heridas (vea el capítulo 38). Similarmente, las hormonas animales, como los esteroides, estimulan el crecimiento y la mitosis (vea el capítulo 49).

Los **factores de crecimiento** proteínicos, que son activos en concentraciones extremadamente bajas, estimulan la mitosis en algunas células animales. De los aproximadamente 50 factores de crecimiento proteínicos conocidos, algunos actúan sólo sobre tipos específicos de células, mientras que otros actúan sobre un amplio rango de tipos celulares. Por ejemplo, los efectos del factor de crecimiento *eritropoyetina* se limitan a células que se desarrollarán en eritrocitos, pero el *factor de crecimiento epidérmico* estimula la división de múltiples tipos celulares. Muchos tipos de células cancerosas se dividen en ausencia de factores de crecimiento.

Repaso

- ¿Qué son los puntos de control del ciclo celular?
- ¿Cuáles son los dos controles moleculares que desencadenan la aparición de diferentes etapas del ciclo celular?

10.4 REPRODUCCIÓN SEXUAL Y MEIOSIS

OBJETIVOS DE APRENDIZAJE

7 Diferenciar entre reproducción asexual y sexual.
8 Distinguir entre células haploides y diploides y definir los *cromosomas homólogos*.
9 Explicar el significado de la meiosis y describir el proceso.
10 Comparar la mitosis y la meiosis, enfatizando los distintos resultados.

PUNTO CLAVE **Las quinasas dependientes de ciclina (Cdk) controlan la fosforilación de otras proteínas, así que regulan las transiciones entre las fases del ciclo celular.**

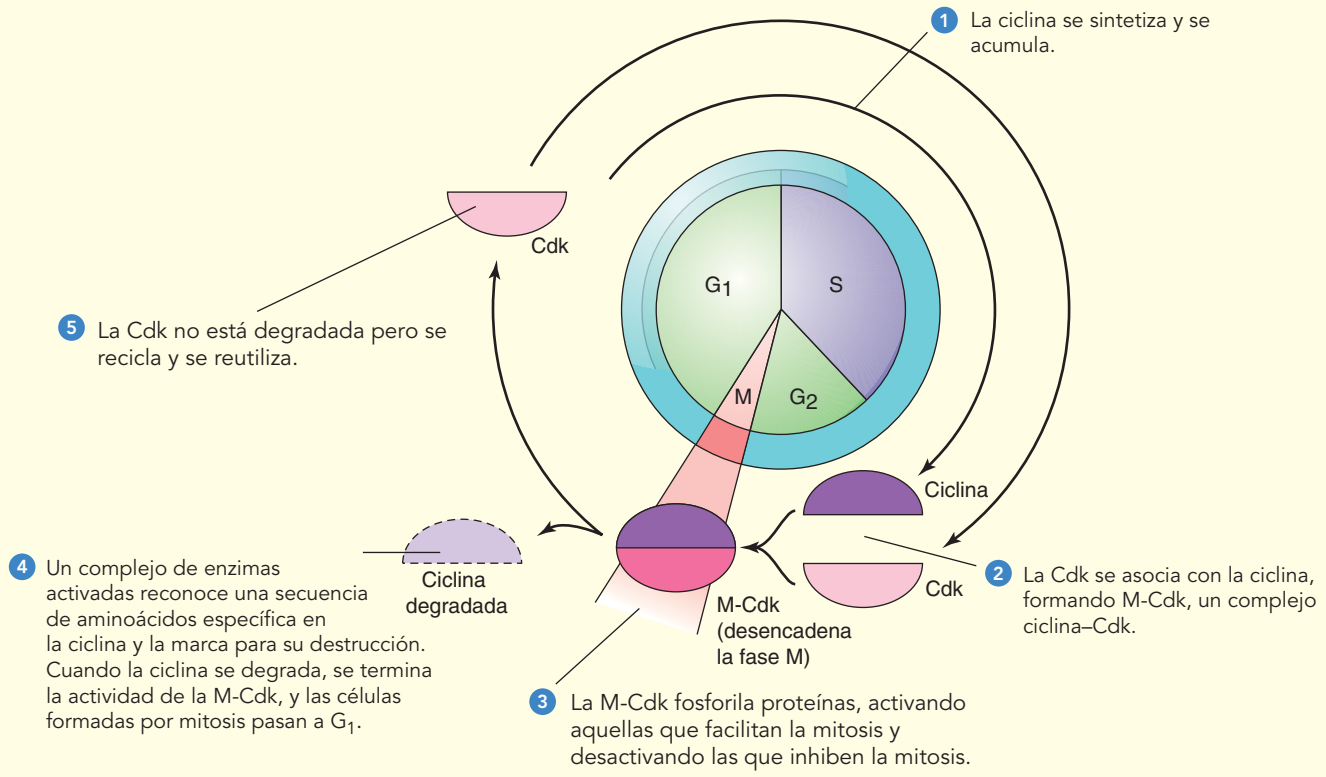


FIGURA 10-14: Control molecular del ciclo celular

Este diagrama es una vista simplificada del sistema de control que desencadena que la célula se mueva de G_2 a la fase M.

Aunque los detalles del proceso reproductivo varían mucho entre los diferentes tipos de eucariotas, los biólogos distinguen dos tipos básicos de reproducción: asexual y sexual. En la **reproducción asexual** sólo se rompe, brota o fragmenta un solo progenitor para producir dos o más individuos. En la mayor parte de los tipos de reproducción asexual eucariota, todas las células son el resultado de divisiones mitóticas, de manera que sus genes y rasgos heredados son semejantes a los del progenitor. A este grupo de organismos genéticamente idénticos se le llama **clon**. En la reproducción asexual, los organismos que están bien adaptados a su ambiente producen nuevas generaciones de organismos similarmente adaptados. La reproducción asexual ocurre de manera rápida y eficiente, en parte porque el organismo no necesita invertir tiempo y energía para encontrar una pareja.

En cambio, la **reproducción sexual** implica la unión de dos células sexuales, o **gametos**, para formar una sola célula llamada **cigoto**. En general dos padres distintos contribuyen con los gametos, pero en algunos casos un solo padre aporta ambos gametos. En el caso de animales y plantas, las células huevo y espermas son los gametos, y el huevo fertilizado es el cigoto.

La reproducción sexual da como resultado variaciones genéticas entre la descendencia. (En este capítulo y en el capítulo 11 se analiza *cómo* se origina esta variación genética). Debido a que la descendencia producida por reproducción sexual no es genéticamente idéntica a sus padres o entre sí, algunos descendientes pueden ser más capaces de sobrevivir a los cambios ambientales que sus padres. Sin embargo, una desventaja de la reproducción sexual es que algunos descendientes con una diferente combinación de rasgos pueden ser menos aptos que sus padres para sobrevivir.

Existe un problema potencial en la reproducción sexual eucariota: si cada gameto tuvo el mismo número de cromosomas que la célula padre que lo produjo, entonces el cigoto tendría el doble de cromosomas. Esta duplicación ocurriría generación tras generación. ¿Qué hacen los organismos para evitar producir cigotos con números crecientes de cromosomas? Para responder a esta pregunta, se necesita más información sobre los tipos de cromosomas que se encuentran en las células.

Normalmente, en una célula somática vegetal o animal cada cromosoma tiene un cromosoma pareja. Los dos compañeros, llamados **cromosomas homólogos**, son similares en tamaño, forma, y en la posición de sus centrómeros. Además, procedimientos especiales para marcar cromosomas producen un patrón característico de bandas evidente en los miembros de cada par cromosómico. En muchas especies, los cromosomas varían lo suficiente en su estructura de tal manera que los biólogos pueden distinguir los distintos cromosomas y observar los pares homólogos. Los 46 cromosomas en células humanas constituyen 23 pares homólogos.

La característica más importante de los cromosomas homólogos es que tienen información sobre los mismos rasgos genéticos, aunque esta información no es necesariamente idéntica. Por ejemplo, cada miembro de un par homólogo puede portar un gen que especifica la estructura de la hemoglobina. Pero un miembro puede tener la información para la

cadena β normal de hemoglobina (vea la figura 3-22a), mientras que el otro puede especificar la forma anormal de la hemoglobina asociada con la anemia falciforme (vea el capítulo 16). Por lo tanto, los cromosomas homólogos se pueden comparar con los dos miembros de un par de hermanas cromátidas, que son precisamente idénticas entre sí.

Un conjunto de cromosomas tiene uno de cada tipo de cromosoma; en otras palabras, contiene un miembro de cada par homólogo. Si una célula o núcleo contiene dos conjuntos de cromosomas, se dice que tiene un número cromosómico **diploide**. Si sólo tiene un único conjunto de cromosomas, entonces tiene un número **haploide**.

En los humanos, el número cromosómico diploide es 46 y el número haploide es 23. Cuando un esperma y un óvulo se fusionan en la fertilización, cada gameto es haploide, lo que contribuye con un conjunto de cromosomas; así el número diploide se recupera en el huevo fertilizado (cigoto). Cuando el cigoto se divide por mitosis para formar las primeras dos células del embrión, cada célula hija recibe el número diploide de cromosomas, y las subsecuentes divisiones mitóticas repiten esto. Así, las células somáticas son diploides.

Un individuo cuyas células tienen tres o más conjuntos de cromosomas es **poliploide**. El poliploide es relativamente raro entre los animales pero es común entre las plantas (vea el capítulo 20). En efecto, la poliploidía ha sido un importante mecanismo de la evolución vegetal. Alrededor de 80% de todas las plantas que florecen son poliploides. Con frecuencia, las plantas poliploides son más grandes y duras que los miembros diploides del mismo grupo. Muchas importantes plantas comerciales, como el trigo y el algodón, son poliploides.

El número cromosómico que se encuentra en los gametos de una especie particular está representado por n, y el número cromosómico cigótico se representa como $2n$. Si el organismo no es poliploide, el número cromosómico haploide es igual a n, y el número diploide es igual a $2n$; así, en humanos, $n = 23$ y $2n = 46$. Por simplicidad, en lo que resta de este capítulo, los organismos empleados como ejemplos no son poliploides. Se utilizan diploide y $2n$ de modo intercambiable, y similar entre haploide y n, Aunque los términos no son estrictamente sinónimos.

La meiosis produce células haploides con combinaciones genéticas únicas

Una división celular que reduce el número de cromosomas se llama **meiosis**. El término *meiosis* significa "hacerlo más pequeño", y el número de cromosomas se reduce a la mitad. En la meiosis una célula diploide experimenta dos divisiones celulares, produciendo potencialmente cuatro células haploides. Es importante notar que las células haploides no contienen justamente cualquier combinación de cromosomas, sino un miembro de cada par homólogo.

Los eventos de la meiosis son similares a los eventos de la mitosis, con cuatro importantes diferencias:

1. La meiosis implica dos sucesivas divisiones nucleares y citoplásmicas, generando hasta cuatro células.
2. A pesar de dos sucesivas divisiones nucleares, el ADN y otros componentes cromosómicos se duplican sólo una vez, durante la interfase anterior a la primera división mitótica.
3. Cada una de las cuatro células producidas por meiosis contiene el número cromosómico haploide, es decir, sólo un conjunto de cromosomas que contienen sólo un representante de cada par homólogo.
4. Durante la meiosis, cada par de cromosomas homólogos se mezcla, así cada una de las células haploides resultantes tiene prácticamente una única combinación de genes.

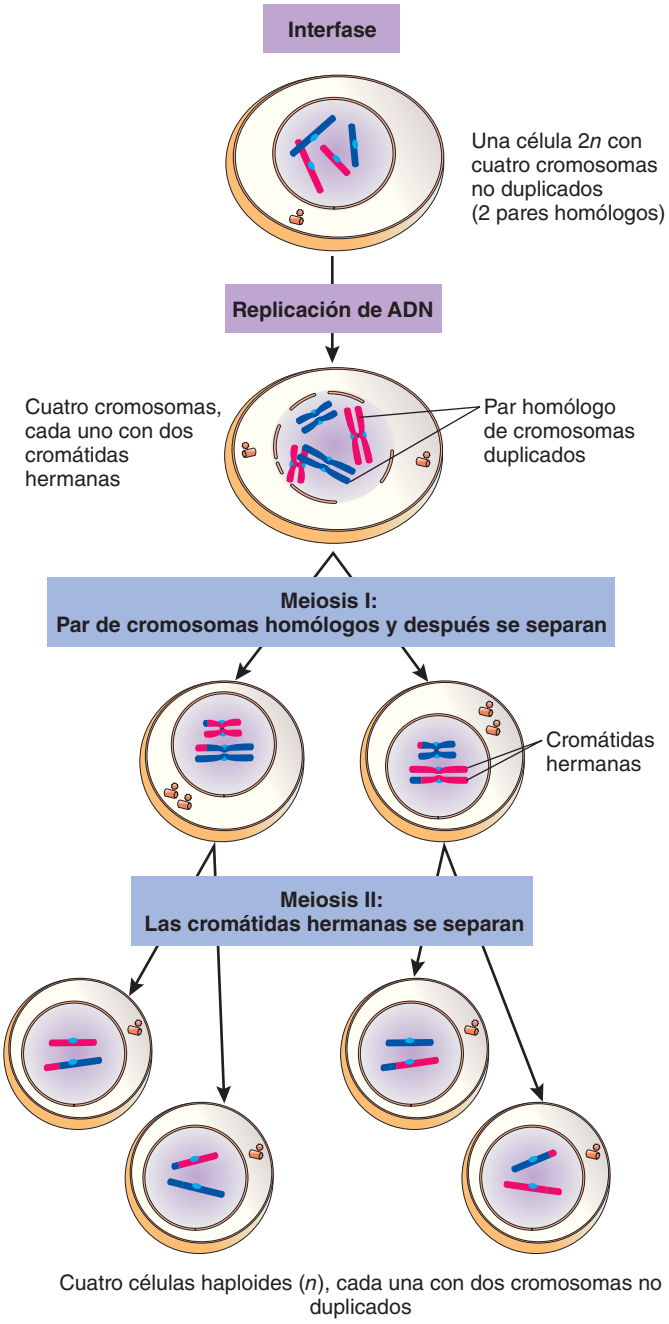


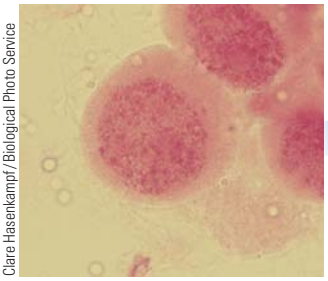
FIGURA 10-15 Descripción de la meiosis

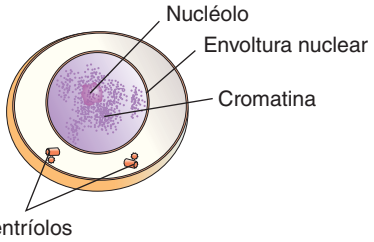
Esta figura empieza con una célula diploide con cuatro cromosomas no duplicados. Los cromosomas derivados de un progenitor se muestran en azul, y los del otro progenitor en rojo. Los pares homólogos son similares en tamaño y forma.

En general, la meiosis consiste en dos divisiones nucleares y citoplásmicas, denominadas la *primera* y *segunda divisiones meióticas*, o simplemente **meiosis I** y **meiosis II** (**FIGURA 10-15**). Cada una incluye las etapas profase, metafase, anafase y telofase. Durante la meiosis I, el par de cromosomas homólogos compañeros se separan y se mueven hacia diferentes núcleos. En la meiosis II, las cromátidas hermanas que forman a cada uno de los cromosomas duplicados se separan entre sí y son distribuidas a dos distintos núcleos. El análisis siguiente describe la meiosis en un organismo con un número cromosómico diploide de 4. Consulte la **FIGURA 10-16** conforme lo vaya leyendo.

INTERFASE

Clare Hasenkampf/Biological Photo Service

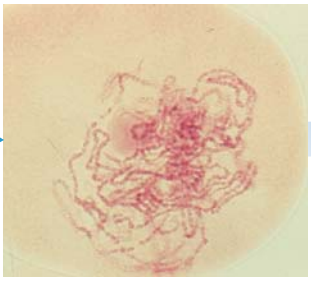


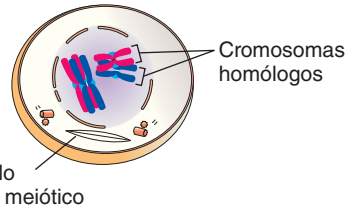


Interfase que precede la meiosis; el ADN se replica.

MEIOSIS I

Profase I intermedia



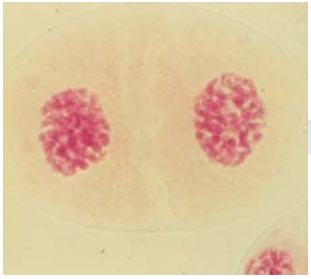


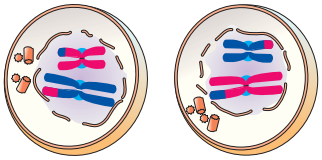
Sinapsis de cromosomas homólogos e intercambio de segmentos por entrecruzamiento; la envoltura nuclear se fragmenta.

Profase I tardía

MEIOSIS II

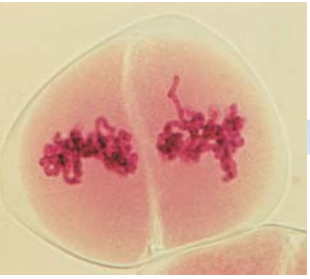
Profase II

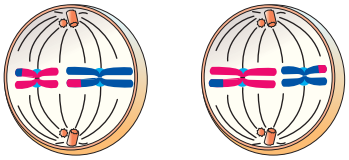




Los cromosomas se vuelven a condensar después del breve período de intercinesis. El ADN no se replica de nuevo.

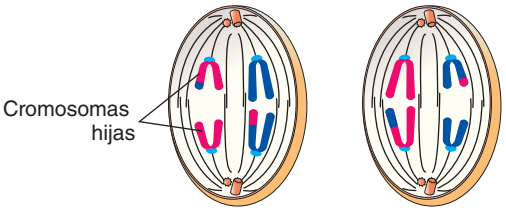
Metafase II





Los cromosomas se alinean en el plano medio de la célula

Anafase II



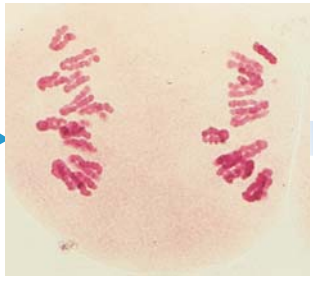
Las cromátidas hermanas se separan, y los cromosomas se mueven a polos opuestos.

FIGURA 10-16 ***Animada*** **Interfase y etapas de la meiosis**

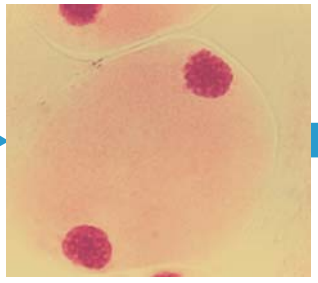
La meiosis consiste en dos divisiones nucleares, meiosis I (*fila superior*) y meiosis II (*fila inferior*). Las MO muestran células vegetales seccionadas, las cuales carecen de centríolos. Los esquemas representan células animales generalizadas con un número de cromosomas diploide de 4; los tamaños de los núcleos y de los cromosomas están exagerados para mostrar con claridad las estructuras.

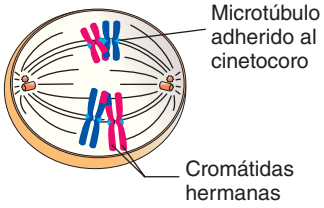
Metafase I

Anafase I

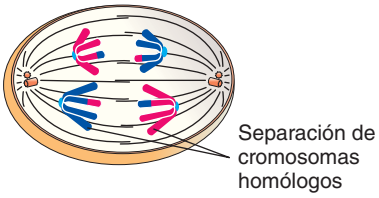


Telofase I

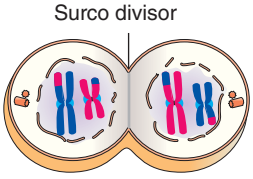




Las tétradas se alinean sobre el plano medio de la célula. Las tétradas se mantienen juntas en los quiasmas (sitios en el entrecruzamiento anterior).

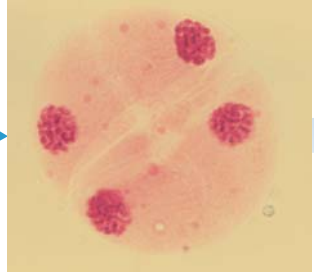


Los cromosomas homólogos se separan y se mueven a polos opuestos. Observe que las cromátidas hermanas permanecen unidas a sus centrómeros.

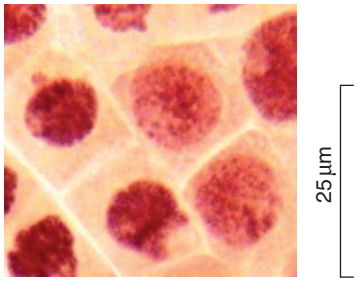


Uno de cada par de cromosomas homólogos está en cada polo. Ocurre la citocinesis.

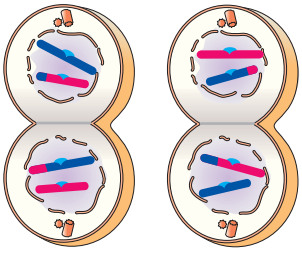
Telofase II



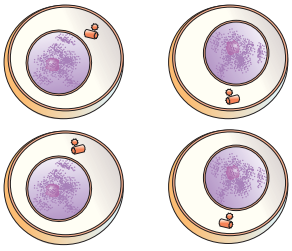
Cuatro células haploides



© Dimarion

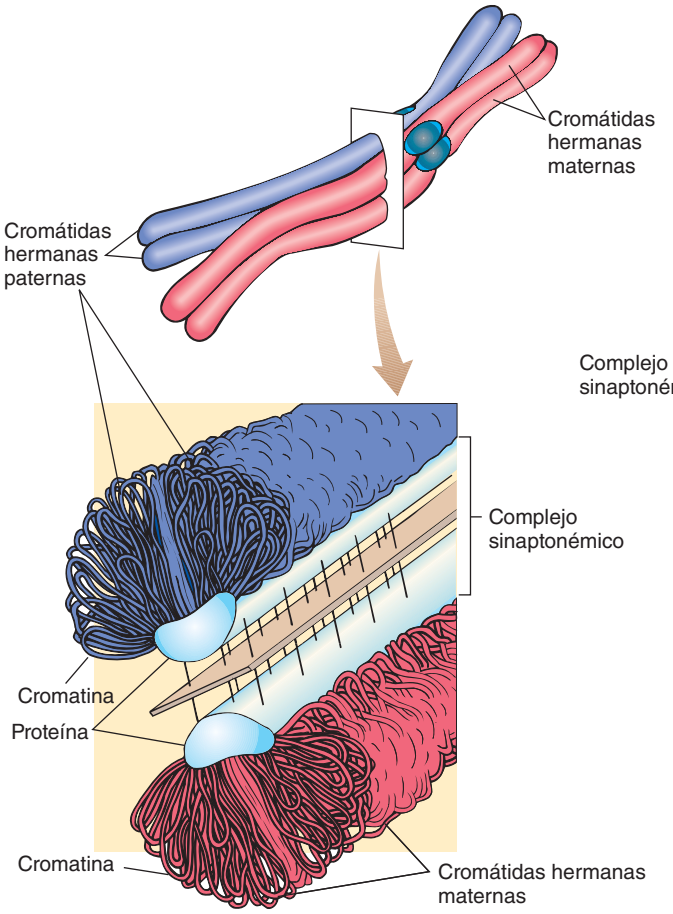


Se forman núcleos en polos opuestos de cada célula. Ocurre la citocinesis.

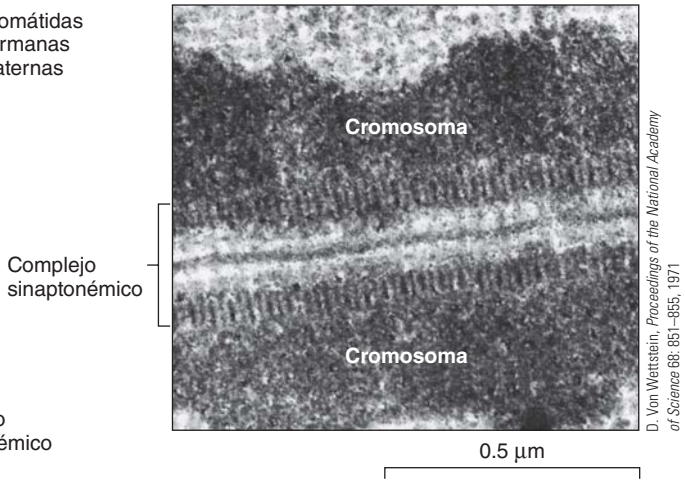


Se producen cuatro gametos (animales) o cuatro esporas (vegetales).

FIGURA 10-16 Continuación



(a) Modelo 3-D de una tétrada con un complejo sinaptonémico completo.



(b) MET de un complejo sinaptonémico.

FIGURA 10-17 Un complejo sinaptonémico

La sinapsis de los cromosomas homólogos en la profase I meiótica se mantienen juntos mediante un complejo sinaptonémico, compuesto principalmente de proteínas.

La profase I incluye sinapsis y entrecruzamiento

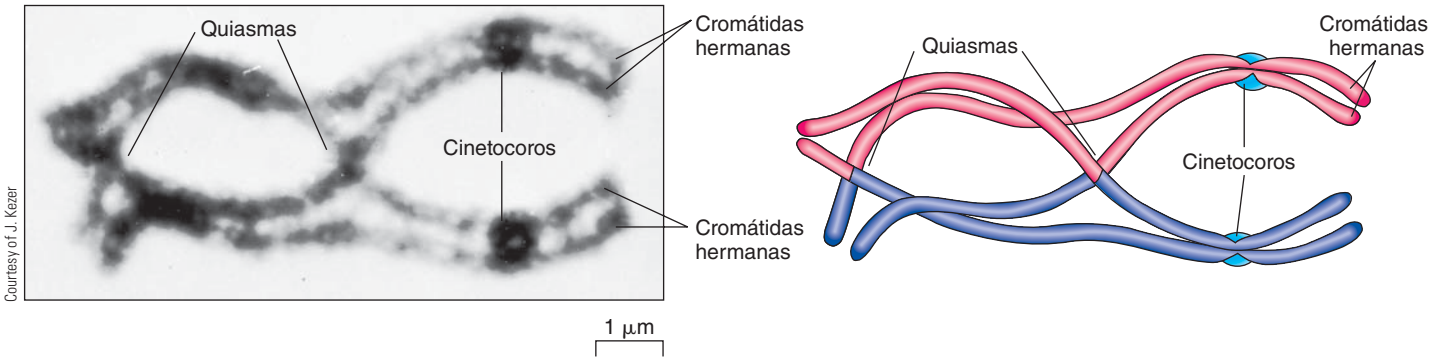
Como ocurre durante la mitosis, los cromosomas se duplican en la fase S de la interfase, antes de que realmente empiecen los complejos movimientos de la meiosis. Cada cromosoma duplicado consiste en dos cromátidas, que están unidas por cohesinas. Durante la **profase I**, mientras las cromátidas están delgadas y alargadas, los cromosomas homólogos se colocan a lo largo lado a lado. Este proceso se llama **sinapsis**, que significa "sujeción estrecha ". Por ejemplo, en una célula animal con un número diploide de 4, la sinapsis resulta en dos pares homólogos.

Un miembro de cada par homólogo se llama **homólogo materno** porque fue originalmente heredado del progenitor femenino; el otro miembro de un par homólogo es el **homólogo paterno** porque fue heredado del progenitor masculino. Cada cromosoma duplicado durante la interfase ahora consiste en dos cromátidas, entonces la sinapsis resulta en la asociación de cuatro cromátidas. La asociación resultante es una **tétrada**. El número de tétradas por profase I celular es igual al número cromosómico haploide. En una célula animal con un número diploide de 4, hay 2 tétradas (y un total de 8 cromátidas); en una célula humana en la profase I, existen 23 tétradas (y un total de 92 cromátidas).

Durante la sinapsis los cromosomas homólogos están asociados estrechamente. Las observaciones al microscopio electrónico revelan que una estructura característica, el **complejo sinaptonémico**, se forma a lo largo de los cromosomas homólogos que han hecho la sinapsis (**FIGURA 10-17**). Esta estructura proteinácea mantiene juntos a los homólogos en sinapsis y se piensa que desempeña una función en el **entrecruzamiento** de los cromosomas, un proceso en que las enzimas se rompen y se unen las moléculas de ADN, permitiendo que los cromosomas homólogos apareados intercambien material genético. El entrecruzamiento produce nuevas combinaciones de genes. La **recombinación genética** del entrecruzamiento mejora mucho la variación genética, es decir, nuevas combinaciones de rasgos, entre la descendencia sexualmente producida. Algunos biólogos piensan que la recombinación es la principal razón para la reproducción sexual en las eucariotas.

Además del proceso único de sinapsis y entrecruzamiento, durante la profase I también ocurren eventos similares a aquellos en la profase mitótica. Unas formas de huso, que consisten en microtúbulos y otros componentes. En las células animales, un par de centríolos se mueve a cada polo, y forman microtúbulos astrales. La envolvente nuclear desaparece en la profase I tardía, y en células con grandes y distintos cromosomas, la estructura de las tétradas se puede ver claramente con el microscopio.

Las cromátidas hermanas permanecen cercanamente alineadas a lo largo de sus extensiones. Sin embargo, los centrómeros (y los cinetocoros) de los cromosomas homólogos quedan separados entre sí. En la profase I tardía, los cromosomas homólogos se mantienen juntos sólo en regiones específicas, llamadas **quiasmas** (singular, *quiasma*). Cada quiasma se origina en el sitio de entrecruzamiento, es decir, un sitio en que las cromátidas homólogas intercambiaron material genético y se reunieron, produciendo una configuración en forma de X (**FIGURA 10-18**). En las quiasmas, las cohesinas mantienen unidos a los cromosomas homólogos después de que se ha desensamblado el complejo sinaptonémico. Posteriormente, las cohesinas se disocian de los quiasmas, liberando las ramas de los cromosomas homólogos entre uno y otro. En



(a) MO de una tétrada durante la profase I tardía de una célula meiótica masculina (espermatocito) de una salamandra.

(b) Dibujo que muestra la estructura de la tétrada. Las cromátidas paternas son azules, y las cromátidas maternas son rojas.

FIGURA 10-18 Tétrada meiótica con dos quiasmas
Los dos quiasmas son el resultado de separación de eventos de entrecruzamiento.

el capítulo 11 se analizan las consecuencias del entrecruzamiento y de la recombinación genética (por ejemplo, vea la figura 11-12).

Durante la meiosis I, los cromosomas homólogos se separan

La **metafase I** ocurre cuando las tétradas se alinean sobre el plano medio de la célula. Ambos cinetocoros hermanas de un cromosoma duplicado están unidos al mismo polo mediante fibras del huso, y ambos cinetocoros hermanas del otro cromosoma homólogo duplicado están unidos al polo opuesto. (En cambio, los cinetocoros hermanas de cada cromosoma duplicado están unidos a polos opuestos en la mitosis).

Durante la **anafase I**, los cromosomas homólogos apareados se separan, o se desunen, y se mueven hacia polos opuestos. Cada polo recibe una combinación aleatoria de cromosomas maternos y paternos, pero sólo un miembro de cada par homólogo está presente en cada polo. Las cromátidas hermanas permanecen unidas a sus regiones centrómeras. Otra vez, esto difiere de la anafase mitótica, en la que las cromátidas hermanas se separan y se mueven a polos opuestos.

Durante la **telofase I**, las cromátidas generalmente se relajan un poco, la envoltura se puede reorganizar, y se puede realizar la citocinesis. Cada núcleo en la telofase I contiene el número de cromosomas haploide, pero cada cromosoma es un cromosoma duplicado (consiste en un par de cromátidas). En nuestro ejemplo, 2 cromosomas duplicados están en cada polo, para un total de 4 cromátidas; los humanos tienen 23 cromosomas duplicados (46 cromátidas) en cada polo.

En general se sigue una etapa tipo interfase llamada **intercinesis**. La intercinesis no es una verdadera interfase: no existe la fase S y por lo tanto no hay replicación de ADN. La intercinesis es breve en la mayoría de los organismos y en algunos no hay.

Las cromátidas se separan en la meiosis II

En general los cromosomas permanecen parcialmente condensados entre divisiones, la profase de la segunda división meiótica es breve. La **profase II** en muchos aspectos es similar a la profase mitótica. No existe apareamiento de cromosomas homólogos (claramente, sólo un miembro de cada par está presente en cada núcleo) y no hay entrecruzamiento.

Durante la **metafase II** los cromosomas se alinean sobre los planos medios de sus células. En los diagramas se pueden distinguir fácilmente la primera y segunda metafases; en la metafase I las cromátidas están arregladas en paquetes de cuatro (tétradas), y en la metafase II están en grupos de dos (como en la metafase mitótica). Esto no siempre es obvio en células vivas.

Durante la **anafase II** las cromátidas, unidas a las fibras del huso en sus cinetocoros, se separan y se mueven hacia polos opuestos, justo como lo harían en la anafase mitótica. Como en la mitosis, cada ex cromátida ahora es referida como un *cromosoma*. Así, en la **telofase II** existe un representante para cada par homólogo en cada polo. Cada uno es un cromosoma no duplicado (único). Las envolturas nucleares se forman de nuevo, los cromosomas gradualmente se alargan para elaborar fibras de cromatina, y ocurre la citocinesis.

Las dos sucesivas divisiones de meiosis producen cuatro núcleos haploides, cada uno con *un* cromosoma de cada tipo. Cada célula haploide resultante tiene una diferente combinación de genes. Esta variación genética tiene dos fuentes: (1) Los segmentos de ADN son intercambiados entre homólogos maternos y paternos durante el entrecruzamiento. (2) Durante la meiosis, los cromosomas maternos y paternos de pares homólogos se separan en forma independiente. Los cromosomas se "mezclan" de tal forma que cada miembro de un par queda aleatoriamente distribuido en uno de los polos en la anafase I.

La mitosis y la meiosis conducen a resultados contrarios

Aunque la mitosis y la meiosis comparten muchos aspectos semejantes, dan por resultado distinciones específicas entre esos procesos en la formación de diferentes tipos de células. La mitosis es una única división nuclear en la cual las cromátidas hermanas se separan entre sí y son distribuidas a las dos células hijas, que son genéticamente idénticas una a otra y a la célula original. Una célula diploide que experimenta mitosis produce dos células diploides. Similarmente, una célula haploide que sufre mitosis produce dos células haploides. (Algunos organismos eucariotas, ciertas levaduras, por ejemplo, son haploides, como son los vegetales

PUNTO CLAVE Cada especie tiene un número característico de cromosomas que no cambia. En cada ciclo de vida, la duplicación de cromosomas que ocurre durante la fertilización se compensa por la reducción en el número cromosómico que sucede durante la meiosis.

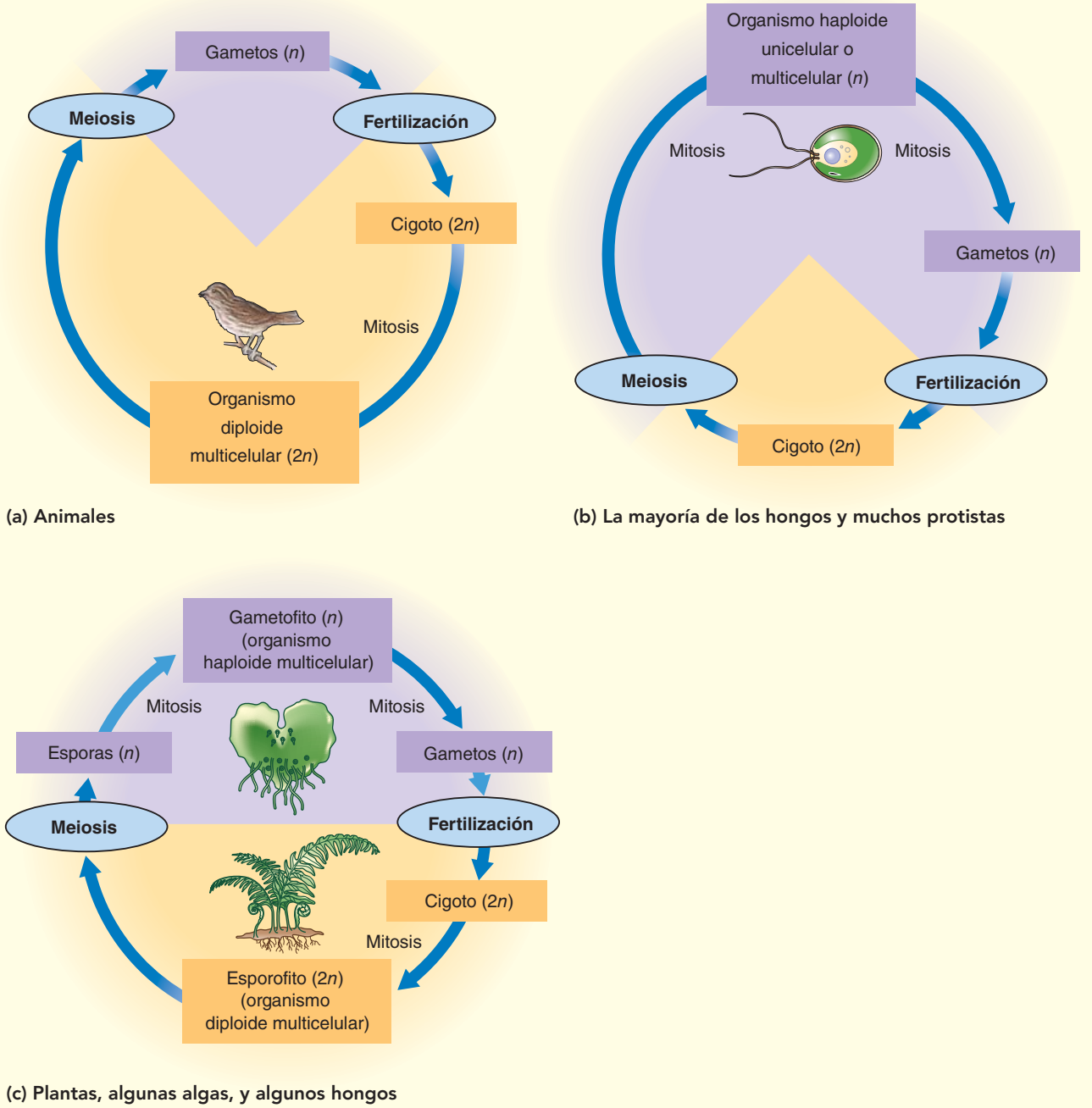


FIGURA 10-19 Ciclos de vida representativos

La convención de color y diseño que se utiliza en esta figura, se mantiene a través del resto del libro. Por ejemplo, en todos los ciclos de vida la generación haploide (*n*) se muestra en púrpura, y la generación diploide (2*n*) en amarillo-dorado. Los procesos de meiosis y fertilización siempre unen las generaciones haploides y diploides.

en ciertas etapas de sus ciclos vitales). Los cromosomas homólogos no se asocian físicamente en cualquier momento de la mitosis.

En la meiosis, una célula diploide experimenta dos sucesivas divisiones nucleares, meiosis I y meiosis II. En la profase I de la meiosis, los cromosomas homólogos sufren sinapsis para formar tétradas. Los cromosomas homólogos se separan durante la meiosis I, y las cromátidas hermanas se separan durante la meiosis II. La meiosis finaliza con la formación de cuatro células hijas haploides, genéticamente distintas. Los destinos de esas células dependen del tipo de ciclo vital; en los animales se diferencian como gametos, mientras que en las plantas lo hacen como esporas.

Repaso

- ¿En una célula diploide están presentes pares de cromosomas homólogos? ¿Están presentes en una célula haploide?
- ¿Cómo difiere el resultado de la meiosis del resultado de la mitosis?
- ¿Las células haploides se pueden dividir por mitosis? ¿Por meiosis?

10.5 CICLOS DE VIDA SEXUALES

OBJETIVO DE APRENDIZAJE

11 Comparar las funciones de la mitosis y la meiosis en varios ciclos de vida generalizados.

La reproducción sexual se caracteriza por la fusión de dos células sexuales haploides para formar un cigoto diploide, por consiguiente en un ciclo de vida sexual la meiosis debe ocurrir antes de que se puedan formar los gametos. La duración de la meiosis en el ciclo de vida varía entre las especies.

En los animales y en algunos otros organismos, la meiosis conduce directamente a la producción de gametos (**FIGURA 10-19a**). Algunas células somáticas del organismo se multiplican por mitosis y son diploides; las únicas células haploides producidas son los gametos. Los gametos se desarrollan cuando las **células de línea germinal**, que originan la siguiente generación, experimentan meiosis.

A la formación de gametos se le conoce como **gametogénesis**. La gametogénesis masculina, llamada **espermatogénesis**, forma cuatro células esperma haploides por cada célula que entra a la meiosis. (Vea el capítulo 50 y la figura 50-5 para una detallada descripción de la espermatogénesis).

En cambio, la gametogénesis femenina, llamada **ovogénesis**, forma un solo huevo, u óvulo, por cada célula que participa en la meiosis. En este proceso, la mayor parte del citoplasma va sólo a una de las dos células producidas durante cada división meiótica. Al final de la meiosis I, se retiene un núcleo y el otro, llamado el primer *cuerpo polar*, con frecuencia se degenera. Similarmente, al final de la meiosis II, un núcleo se convierte en otro cuerpo polar y el otro núcleo sobrevive. De esta manera, un núcleo haploide recibe la mayoría del citoplasma acumulado y los nutrientes de la célula meiótica original. (Vea el capítulo 50 y la figura 50-11 para una descripción detallada de la ovogénesis).

Aunque la meiosis ocurre en algún momento del ciclo de vida sexual, no siempre precede *inmediatamente* a la formación de gametos. Muchas eucariotas, incluyendo la mayor parte de los hongos y múltiples protistas, permanecen haploides (sus células se dividen mitóticamente) a través de la mayoría de sus ciclos de vida, con individuos que son unicelulares o multicelulares. Dos gametos haploides (producidos por mitosis) se fusionan para formar un cigoto diploide que experimenta meiosis para restaurar el estado haploide (**FIGURA 10-19b**). En las figuras 26-16 y 29-9 se encuentran ejemplos de esos tipos de ciclos de vida.

Las plantas y algunos hongos y algas tienen ciclos de vida complicados (**FIGURA 10-19c**). Esos ciclos de vida, caracterizados por una **alternancia de generaciones**, consisten en una etapa diploide multicelular, la **generación de esporofitos**, y una etapa haploide multicelular, la **generación de gametofitos**. Las células esporofitos sufren meiosis para formar esporas haploides, cada una de las cuales puede dividirse mitóticamente para producir un gametofito haploide multicelular. Los gametofitos producen gametos por mitosis. Los gametos femeninos y masculinos (huevo y células espermas) se fusionan para formar un cigoto diploide que se divide mitóticamente para producir un esporofito multicelular. En los capítulos 27 y 28 se pueden encontrar detalladas descripciones de la alternancia de generaciones en las plantas.

Repaso

- En los animales, ¿qué células son producidas por mitosis? ¿Por meiosis?
- Suponiendo que un organismo que se reproduce sexualmente sea haploide, ¿qué hacen la meiosis y la fertilización para mantener el número cromosómico normal?

RESUMEN: ENFOQUE EN LOS OBJETIVOS DE APRENDIZAJE

10.1 *(página 214)*

1 Analizar el significado de los cromosomas en términos de la información que contienen .

- Los genes, las unidades de información de la célula, están hechos de ADN. En las eucariotas, el ADN se asocia con proteínas para elaborar las fibras de **cromatina** que forman a los cromosomas.

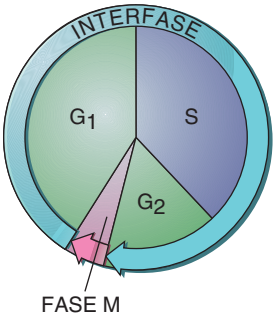
2 Explicar cómo se condensa el ADN en los cromosomas de las células eucariotas.

- La organización del ADN eucariota en los cromosomas le permite al ADN replicarse exactamente y ordenarse en las células hijas sin enredarse. En las células eucariotas el ADN está asociado con las **histonas** (proteínas de carácter básico) para formar **nucleosomas**, cada una de las cuales consiste en una histona (en forma de cuenta o perla) con el ADN envuelto en ésta. Los nucleosomas están organizados en largos lazos enrollados que se mantienen unidos mediante **proteínas de andamiaje** diferentes a las histonas.

10.2 *(página 217)*

3 Identificar las etapas del ciclo celular en las células eucariotas y describir sus principales eventos.

- El **ciclo celular** eucariota en general es el período desde el inicio de una división hasta el inicio de la siguiente. El ciclo celular consiste en la interfase y en la fase M.



- La **interfase** consiste en la primera fase o intervalo (G_1), la fase de síntesis (S), y la segunda fase o intervalo (G_2). Durante la **fase G_1**, la célula crece y se prepara para la fase S. Durante la **fase S**, se sintetizan el ADN y las proteínas cromosómicas, ocurre la duplicación de cromosomas. Durante la **fase G_2**, la síntesis de proteínas se incrementa en preparación para la división celular.
- La **fase M** consiste en **mitosis**, la división nuclear que produce dos núcleos idénticos a los núcleos parentales, y la **citocinesis**, la división del citoplasma para producir dos células hijas.

CENGAGENOW™ **Aprenda más sobre el ciclo celular haciendo clic sobre la figura en CengageNOW.**

4 Describir la estructura de un cromosoma duplicado, incluidos las cromátidas hermanas, los centrómeros y los cinetocoros.

- Un cromosoma duplicado consiste en un par de **cromátidas hermanas**, que contienen idénticas secuencias de ADN. Cada cromátida incluye una región estrecha llamada un **centrómero**. Las cromátidas hermanas están herméticamente asociadas en la región de sus centrómeros. Unidas a cada centrómero está un **cinetocoro**, una estructura proteínica a la cual pueden unirse los microtúbulos.

5 Explicar el significado de la mitosis y describir el proceso.

- La mitosis garantiza que el número cromosómico sea preservado cuando una célula eucariota se divide para formar dos. En la mitosis, idénticos cromosomas son distribuidos a cada polo de la célula, y una envoltura nuclear se forma alrededor de cada conjunto.
- Durante la **profase**, la estructura de los cromosomas duplicados se hace visible conforme se condensa la cromatina; cada uno está compuesto de un par de cromátidas hermanas idénticas. La envoltura nuclear se empieza a fragmentar, y se inicia la formación del **huso mitótico**.
- Durante la **prometafase**, los microtúbulos del huso se unen a los cinetocoros de los cromosomas, y éstos empiezan a moverse hacia el plano medio de la célula.
- Durante la **metafase**, los cromosomas están alineados sobre el plano medio celular, o **placa metafásica**; el huso mitótico está completo, y los cinetocoros de las cromátidas hermanas están unidos mediante microtúbulos a los polos opuestos de la célula.
- Durante la **anafase**, las cromátidas hermanas se separan y se mueven a polos opuestos. Cada ex cromátida ahora es un cromosoma.
- Durante la **telofase**, se forma de nuevo una envoltura nuclear alrededor de cada conjunto de cromosomas, los nucléolos se hacen visibles , los cromosomas se desenrollan, y el huso desaparece. En general, la citocinesis se inicia en la telofase.

CENGAGENOW™ **Camine paso por paso a través de las etapas de la mitosis haciendo clic sobre la figura en CengageNOW.**

CENGAGENOW™ **Observe cómo se desenvuelve la citocinesis haciendo clic sobre la figura en CengageNOW.**

10.3 *(página 223)*

6 Explicar algunas maneras en las que se controla el ciclo celular.

- Los mecanismos de control, llamados **puntos de control del ciclo celular**, bloquean temporalmente eventos clave para que no se inicien durante el ciclo celular, hasta que los precedentes hayan sido completados. Las **quinasas dependientes de ciclina (Cdk)** son **proteínas quinasas** implicadas en la regulación del ciclo celular. Las Cdk se activan sólo cuando están unidas de manera hermética a las proteínas regulatorias llamadas **ciclinas**. Los niveles de ciclina fluctúan predictivamente durante el ciclo celular.

10.4 *(página 225)*

7 Diferenciar entre reproducción asexual y sexual.

- La descendencia producida por **reproducción asexual** en general tiene rasgos hereditarios idénticos a los del único progenitor. La mitosis es la base de la reproducción asexual en organismos eucariotas.
- En la **reproducción sexual**, dos células sexuales haploides, o **gametos**, se fusionan para formar un único **cigoto** diploide. En un ciclo de vida sexual, la meiosis debe ocurrir antes de que los gametos se puedan producir.

8 Distinguir entre células haploides y diploides y definir los *cromosomas homólogos*.

- Una célula **diploide** tiene un número característico de pares de cromosomas por célula. Los miembros de cada par, llamados **cromosomas homólogos**, son similares en longitud, forma, y en otros aspectos, y llevan genes que afectan los mismos tipos de atributos del organismo.
- Una célula **haploide** sólo contiene un miembro de cada par de cromosomas homólogos.

9 Explicar el significado de la meiosis y describir el proceso.

- Una célula diploide experimentando **meiosis** completa dos sucesivas divisiones celulares, produciendo cuatro células haploides. Los ciclos de vida sexual en eucariotas requieren meiosis, lo que hace posible que cada gameto sólo tenga la mitad del número de cromosomas de la célula parental.
- La **meiosis I** empieza con la **profase I**, en la cual los miembros de un par homólogo de cromosomas físicamente se unen mediante el proceso de la **sinapsis**. El **entrecruzamiento** es un proceso de **recombinación genética** durante el que las cromátidas homólogas (no hermanas) intercambian segmentos de hebras de ADN.
- En la **metafase I**, las **tétradas**, cada una con un par de cromosomas homólogos mantenidos juntos por uno o más **quiasmas**, se alinean sobre la placa plasmática. Los miembros de cada par de cromosomas homólogos se separan durante la **anafase I** meiótica y son distribuidas a diferentes núcleos. Cada núcleo contiene el número haploide de cromosomas; cada cromosoma consiste en dos cromátidas.
- Durante la **meiosis II**, las dos cromátidas de cada cromosoma se separan, y una es distribuida a cada célula hija. Cada ex cromátida es ahora un cromosoma.

CENGAGENOW™ **Camine paso a paso por las etapas de la meiosis haciendo clic sobre la figura en CengageNOW.**

10 Comparar la mitosis y la meiosis, enfatizando los distintos resultados.

- La mitosis implica una sola división nuclear en la cual dos células hijas formadas son genéticamente idénticas entre sí y a la célula original. La sinapsis de los cromosomas homólogos no ocurre durante la mitosis.
- La meiosis implica a dos sucesivas divisiones nucleares y forma cuatro células haploides. La sinapsis de cromosomas homólogos ocurre durante la profase I de la meiosis.

CENGAGENOW™ **Observe un video que muestra células vivas experimentando mitosis y meiosis haciendo clic sobre la figura en CengageNOW.**

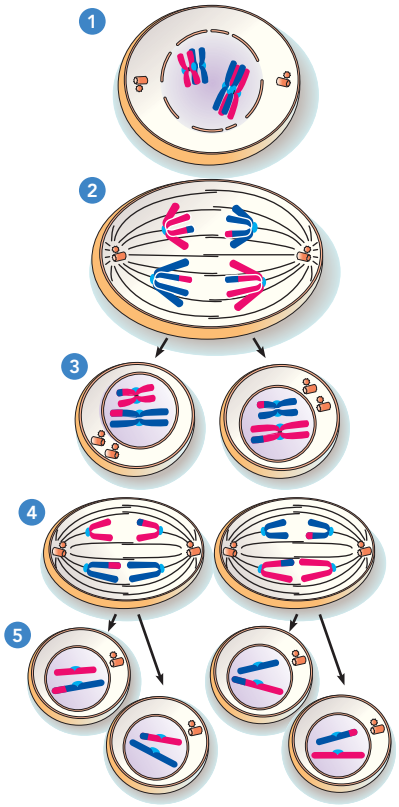
10.5 *(página 233)*

11 Comparar las funciones de la mitosis y la meiosis en varios ciclos de vida generalizados.

- Las células somáticas de animales son diploides y son producidas por mitosis. Las únicas células haploides son los gametos, producidos por **gametogénesis**, lo cual en animales ocurre mediante meiosis.
- La mayoría de los hongos y muchos protistas son haploides y se producen por mitosis. La única etapa diploide es el cigoto, que sufre meiosis para restaurar el estado haploide.
- El ciclo de vida de plantas, algunas algas, y algunos hongos incluye una **alternancia de generaciones**. La **generación de esporofito** diploide multicelular forma esporas haploides mediante meiosis. Cada espora se divide mitóticamente para formar una **generación de gametofito** haploide multicelular, que produce gametos por mitosis. Entonces dos gametos haploides se fusionan para formar un cigoto diploide, que a su vez se divide mitóticamente para producir una nueva generación de esporofito.

EVALÚE SU COMPRENSIÓN

1. Las fibras de cromatina incluyen (a) ADN y polisacáridos estructurales (b) ARN y fosfolípidos (c) proteínas y carbohidratos (d) ADN y proteínas (e) triacilglicerol y esteroides
2. Un nucleosoma consiste en (a) ADN y proteínas de andamiaje (b) proteínas de andamiaje e histonas (c) ADN e histonas (d) ADN, histonas, y proteínas de andamiaje (e) sólo histonas
3. El término *fase S* se refiere a (a) síntesis de ADN durante la interfase (b) síntesis de proteínas cromosomas durante la profase (c) gametogénesis en células animales (d) sinapsis de cromosomas homólogos (e) fusión de gametos en la reproducción sexual
4. ¿En cuál de las siguientes etapas los núcleos de las células epidérmicas humanas tienen el mismo contenido de ADN? (a) temprana profase mitótica y tardía telofase mitótica (b) G_1 y G_2 (c) G_1 y temprana profase mitótica (d) G_1 y tardía telofase mitótica (e) G_2 y tardía telofase mitótica
5. En una célula en _____, cada cromosoma consiste en un par de cromátidas unidas. (a) profase mitótica (b) profase II meiótica (c) profase I meiótica (d) anafase I meiótica (e) todas las anteriores
6. La asociación molecular que une entre sí a las cromátidas hermanas de un cromosoma duplicado es (a) condensina (b) actina (c) miosina (d) cohesina (e) actomiosina
7. En una célula animal en metafase mitótica, se podría esperar encontrar (a) dos pares de centríolos localizados sobre la placa metafásica (b) un par de centríolos dentro del núcleo (c) un par de centríolos dentro de cada centro organizador microtubular (d) un centríolo dentro de cada centrómero (e) ningún centríolo
8. En general, la formación de la placa celular empieza durante (a) la telofase en una célula vegetal (b) la telofase en una célula animal (c) G_2 en una célula vegetal (d) G_2 en una célula animal (e) a y b
9. Un núcleo diploide en la temprana profase mitótica tiene _____ conjunto(s) de cromosomas; un núcleo diploide en telofase mitótica tiene _____ conjunto(s) de cromosomas. (a) 1; 1 (b) 1; 2 (c) 2; 2 (d) 2; 1 (e) no se ha dado suficiente información
10. Se podría esperar encontrar un complejo sinaptonémico en una célula en (a) profase mitótica (b) profase I meiótica (c) profase II meiótica (d) anafase I meiótica (e) anafase II meiótica
11. Un quiasma une a un par de (a) cromosomas homólogos en la profase II (b) cromosomas homólogos en la tardía profase I (c) cromátidas hermanas en la metafase II (d) cromátidas hermanas en la metafase mitótica (e) cromátidas hermanas en la metafase I
12. Asocie las siguientes descripciones (a-e) en los pasos de la meiosis (1-5) en la figura siguiente. (a) las células haploides con cromosomas no duplicados (b) células haploides con cromosomas duplicados (c) sinapsis de cromosomas homólogos para formar tétradas (d) cromátidas hermanas se mueven a polos opuestos (e) cromosomas homólogos se mueven a polos opuestos



PENSAMIENTO CRÍTICO

1. ¿Cómo es que dos especies con el mismo número de cromosomas pueden tener muy diferentes atributos?
2. ¿Cómo funciona el contenido de ADN de la célula para cambiar desde el inicio de la interfase hasta el fin de ésta? ¿Cambia el número de cromátidas? Explique. ¿Cambia el número de cromosomas? Explique.

En las cuestiones 3-4, decida si cada una de ellas es un ejemplo de reproducción sexual o asexual, e indique por qué.

3. Una abeja reina diploide produce huevos haploides por meiosis. Algunos de esos huevos nunca son fertilizados y se desarrollan en abejas machos haploides (zánganos).
4. Las semillas se desarrollan después de que una flor ha sido polinizada con polen de la misma planta.
5. **ANÁLISIS DE DATOS.** En el experimento con microtúbulos del huso mitótico durante la anafase (vea la figura 10-10), ¿cómo se verían los microtúbulos del huso durante la anafase si se hubieran acortado en sus extremos polares en lugar de hacerlo en sus extremos cinetocoros?
6. **VÍNCULO CON LA EVOLUCIÓN.** ¿Qué hace la mitosis para proporcionar evidencia sobre las relaciones evolutivas entre eucariotas tan diversas como mamíferos y algas marinas?
7. **VÍNCULO CON LA EVOLUCIÓN.** Algunos organismos, por ejemplo, ciertos hongos, se reproducen asexualmente cuando el ambiente es favorable y lo hacen sexualmente cuando el entorno es adverso. ¿Cuál podría ser la ventaja evolutiva de la reproducción sexual con el proceso asociado de meiosis durante las condiciones desfavorables?

CENGAGENOW™ **Preguntas adicionales están disponibles en CengageNOW en www.cengage.com/login.**

11 Los principios básicos de la herencia

Gregor Mendel. Esta pintura muestra a Mendel con sus plantas de guisantes en el jardín del monasterio en Brünn, Austria (ahora Brüno, República Checa).

© Science Source/Photo Researchers, Inc.

CONCEPTOS CLAVE

11.1 Los experimentos de Gregor Mendel, pionero en el campo de la genética, revelaron los principios básicos de la herencia. En el principio de segregación de Mendel, los miembros de un par de genes se segregan (separan) entre sí antes de la formación del gameto. En el principio de transmisión o distribución independiente, los miembros de diferentes pares de genes varían en forma independiente (aleatoriamente) en los gametos.

11.2 Se puede emplear la probabilidad para predecir la herencia mendeliana: la regla del producto muestra cómo combinar las probabilidades de eventos independientes, y la regla de la suma indica cómo combinar las probabilidades de eventos mutuamente excluyentes.

11.3 El comportamiento de los cromosomas durante la meiosis ayuda a explicar los principios de Mendel de la herencia.

11.4 Los patrones distintivos de la herencia (es decir, "extensiones" a los principios de Mendel) caracterizan algunos rasgos.

Los caracteres humanos como el color de los ojos y el color del cabello, junto con muchas otras características, se transfieren de una generación a otra. La **herencia**, que es la transmisión de información genética de progenitores a su descendencia, generalmente sigue patrones predecibles en organismos tan diversos como humanos, pingüinos, levadura de panadería, y girasoles. La **genética**, la ciencia de la herencia, estudia similitudes genéticas y la **variación genética**, las diferencias entre progenitores y su descendencia o entre individuos de una población.

El estudio de la herencia como una moderna rama de la ciencia empezó a mediados del siglo XIX con el trabajo de Gregor Mendel (1822-1884), monje que cultivó plantas de guisantes (vea la pintura). Mendel fue el primer científico en aplicar de manera efectiva métodos cuantitativos para estudiar la herencia. Él no sólo describió sus observaciones sino que planeó de manera cuidadosa sus experimentos, registró los datos, y analizó

los resultados matemáticamente. Aunque durante su vida su trabajo no fue apreciado, éste fue redescubierto en 1900.

Durante las décadas posteriores al redescubrimiento de los resultados de Mendel, los genetistas extendieron los principios de Mendel correlacionando la transmisión de información genética de generación en generación con el comportamiento de los cromosomas durante la *meiosis*. Al estudiar una variedad de organismos, los genetistas comprobaron los descubrimientos de Mendel y agregaron una creciente lista de las así llamadas excepciones a sus principios.

Los genetistas no sólo estudian la transmisión de genes sino también la expresión de la información genética. Como se verá en este capítulo y en los siguientes, la comprensión de las relaciones entre los genes de un organismo y sus características se ha vuelto cada vez más compleja conforme los biólogos han aprendido más acerca de la transmisión ordenada de información en las células, de una generación a otra.

11.1 PRINCIPIOS DE MENDEL SOBRE LA HERENCIA

OBJETIVOS DE APRENDIZAJE

1. Definir los términos *fenotipo, genotipo, locus, alelo, alelo dominante, alelo recesivo, homocigotos* y *heterocigotos.*
2. Describir los principios de Mendel de segregación y de transmisión o distribución independiente.
3. Distinguir entre los cruzamientos monohíbrido, dihíbrido y de prueba.
4. Explicar los principios de Mendel de segregación y de transmisión independiente, con lo que actualmente los científicos conocen acerca de genes y cromosomas.

Gregor Mendel no fue el primero en dedicarse al mejoramiento de plantas. En la época en que él inició su trabajo, hacía bastante tiempo

MÉTODO DE INVESTIGACIÓN

¿Por qué se utiliza? Normalmente, los guisantes de jardín se autofertilizan durante la reproducción, es decir, los gametos masculino y femenino están en la misma flor. Los pétalos del guisante envuelven completamente las partes reproductivas, entonces existe poca posibilidad de una polinización cruzada natural entre flores separadas. La polinización cruzada le permite al investigador estudiar distintos patrones de herencia en los guisantes.

¿Cómo se hace esto?

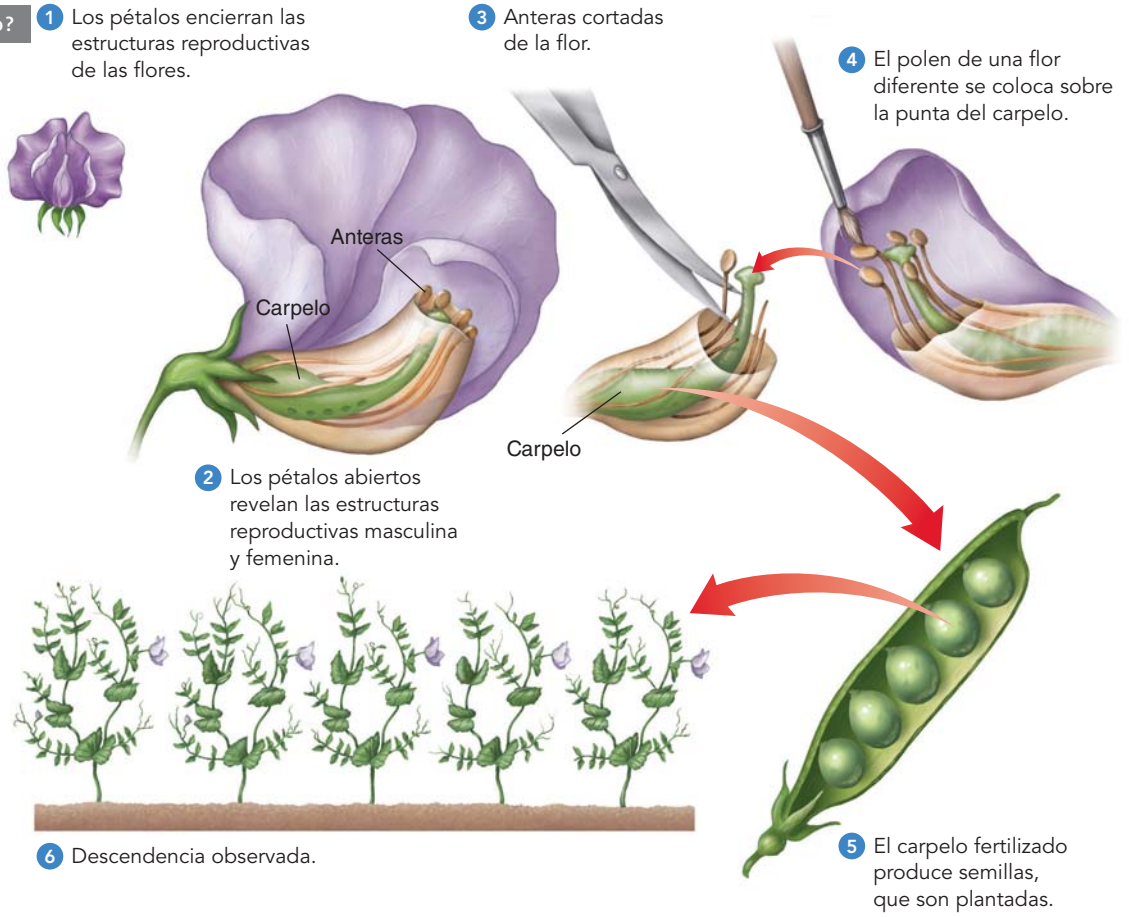


FIGURA 11-1 Cómo se hace polinización cruzada en los guisantes del jardín

que los criadores habían reconocido la existencia de plantas y animales **híbridos**, la descendencia de dos progenitores genéticamente distintos. Cuando Mendel empezó en 1856 sus experimentos de fitomejoramiento, había dos importantes conceptos acerca de la herencia ampliamente aceptados: (1) Todas las plantas híbridas que son descendientes de progenitores genéticamente puros, o de una **variedad pura**, son similares en apariencia. (2) Cuando los híbridos se aparean entre sí, no resulta una raza o variedad pura; sus descendientes muestran una mezcla de rasgos. Algunos se parecen a sus progenitores, y otros tienen algunas características de sus abuelos.

La genialidad de Mendel radica en su habilidad para reconocer un patrón en la forma en que los rasgos de los progenitores reaparecen en la descendencia de híbridos. Antes de Mendel, nadie había clasificado y contado la descendencia y analizado estos patrones regulares durante varias generaciones, hasta el punto en que él lo hizo. De la misma forma en que ahora lo hacen los genetistas, Mendel eligió cuidadosamente el organismo para sus experimentos. El guisante de jardín, *Pisum sativum*, tenía varias ventajas. Las plantas de guisante se cultivan con facilidad, y había muchas variedades disponibles comercialmente. Otra ventaja de las plantas de guisante es la relativa facilidad para implementar polinizaciones controladas. Las flores de guisante tienen partes femeninas y masculinas y se autopolinizan en forma natural. Sin embargo, las anteras (partes masculinas de la flor que producen el polen) se pueden eliminar para evitar la autofertilización (**FIGURA 11-1**). Se puede aplicar el polen de una fuente distinta al estigma (la superficie receptiva del carpelo, o parte femenina). Las flores de guisante son fáciles de proteger de otras fuentes de polen porque los pétalos cubren completamente las estructuras reproductivas.

Mendel obtuvo sus semillas de guisante originales de fuentes comerciales e hizo un importante trabajo preliminar antes de iniciar sus experimentos. Durante dos años verificó que las variedades fueran líneas puras para distintas características heredadas. Actualmente, los científicos utilizan el término **fenotipo** para referirse al aspecto físico de un organismo y **genotipo** para referirse a la composición genética de ese organismo, que es más frecuentemente expresado en símbolos. Una línea o variedad pura sólo produce descendencia que expresa el mismo fenotipo (por ejemplo, semillas redondas o plantas de tallo largo) de generación en generación. Aparentemente, durante este tiempo Mendel eligió aquellos rasgos de sus cepas de guisantes que pudieran estudiarse con facilidad. Quizás hizo las primeras observaciones que después formaron la base de sus hipótesis.

Finalmente, Mendel seleccionó cepas que representaban siete **caracteres**, los atributos (como el color de la semilla) para los cuales las diferencias heredables, o **rasgos**, son conocidos (como semillas amarillas y semillas verdes). Los caracteres que eligió Mendel tuvieron fenotipos claramente contrastantes (**FIGURA 11-2**). Los resultados de Mendel fueron sencillos de analizar porque tomó fenotipos fácilmente distinguibles y limitó la variación genética estudiada en cada experimento.

Mendel empezó sus experimentos cruzando plantas de dos diferentes variedades puras con fenotipos contrastantes; estos individuos genéticamente puros constituyeron la **generación parental**, o **generación P**. En cada caso, todos los miembros de la primera generación de

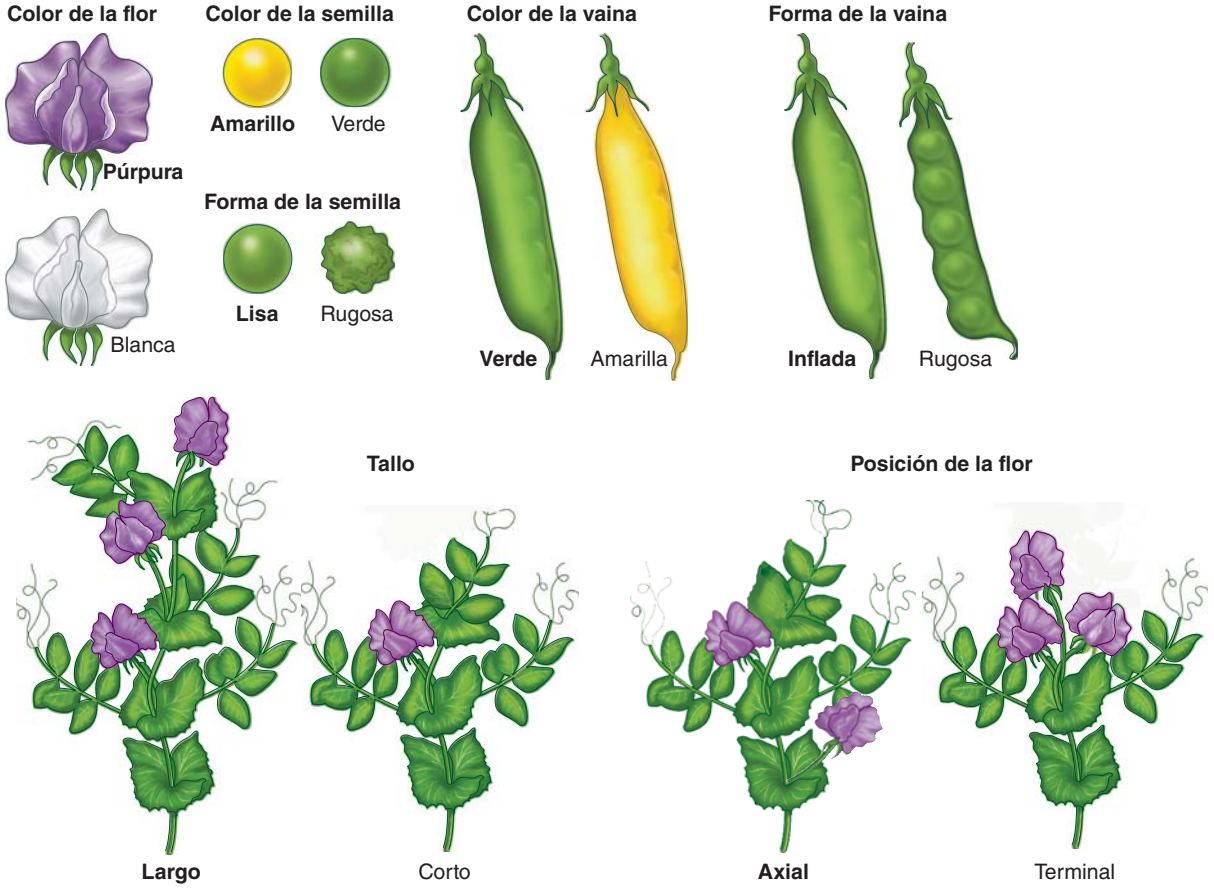


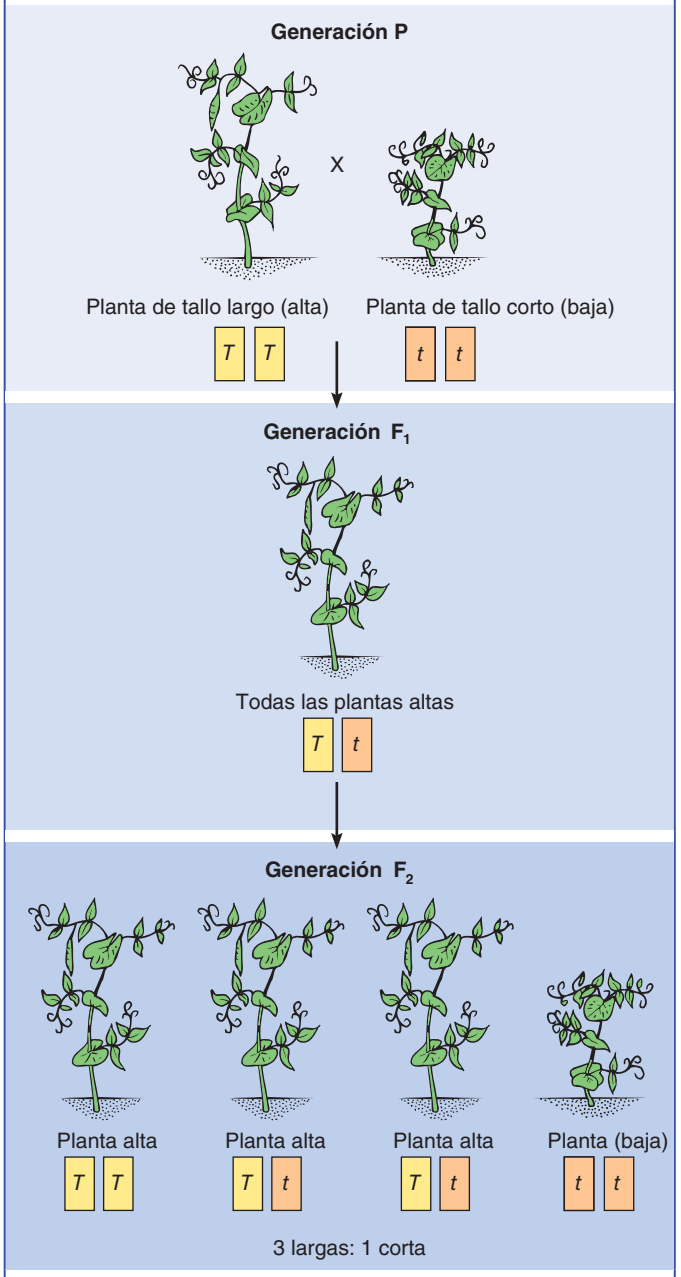
FIGURA 11-2 **Siete caracteres en el estudio de Mendel acerca de las plantas de guisante**
Cada carácter tenía dos fenotipos claramente distinguibles; el fenotipo dominante está en negrita.

EXPERIMENTO CLAVE

PREGUNTA: Cuando la generación F_1 de plantas de tallo largo de guisante se autopoliniza, ¿qué fenotipos se presentan en la generación F_2?

HIPÓTESIS: Aunque sólo el "factor" (gen) para tallo largo se expresa en la generación F_1, Mendel supuso que el factor para tallo corto no se perdía. Predijo que el fenotipo corto reaparecería en la generación F_2.

EXPERIMENTO: Mendel cruzó plantas de guisante de tallo largo de una variedad pura con plantas de guisante de tallo corto de variedad pura, produciendo sólo descendencia de tallo alto en la generación F_1. Luego permitió que estos individuos F_1 se autopolinizaran para producir la generación F_2.



RESULTADOS Y CONCLUSIÓN: La generación F_2 incluía 787 plantas de tallo largo y 277 plantas de tallo corto, lo que resulta en una proporción 3:1. Así, los rasgos mendelianos se transmiten a generaciones sucesivas en proporciones fijas.

FIGURA 11-3 ***Animada*** Uno de los cruzamientos de Mendel con guisantes

descendientes eran muy semejantes y se parecían a uno de los dos progenitores. Por ejemplo, cuando cruzó plantas con tallo largo con plantas de tallo corto, todos los descendientes eran de tallo alto (**FIGURA 11-3**). Esa descendencia fue la primera generación filial, o la **generación F_1** (*filial* en latín significa "hijos e hijas"). La segunda generación filial, o **generación F_2**, resultado del cruzamiento entre individuos F_1 o por autopolinización de individuos F_1. En este experimento la generación F_2 de Mendel incluyó 787 plantas largas y 277 cortas. La **TABLA 11-1** muestra los resultados experimentales de Mendel para todos los siete caracteres de los guisantes.

En la época de Mendel, la mayoría de los criadores pensaron que la herencia implicaba la mezcla de rasgos. En la *herencia mezclada*, los gametos masculino y femenino supuestamente contenían fluidos que se mezclaban entre sí durante la reproducción para producir descendientes híbridos con características intermedias de la madre y el padre. En efecto, algunos fitomejoradores de plantas habían obtenido estos híbridos.

Aunque Mendel observó algunos tipos intermedios de híbridos, decidió estudiar aún más los híbridos F_1 en los cuales los "factores hereditarios" (como él los llamó) de uno de los progenitores aparentemente enmascaran la expresión de los factores del otro progenitor. Otros criadores también habían observado esos tipos de híbridos, pero no los habían explicado. Utilizando términos modernos, se dice que el factor expresado en la generación F_1 (altas, en nuestro ejemplo) es **dominante**; el gen escondido en F_1 (bajas) es **recesivo**. Los rasgos dominantes enmascaran a los recesivos cuando ambos están presentes en el mismo individuo. Aunque ahora los científicos saben que la dominancia no se observa siempre, el hecho de que pueda ocurrir no fue consistente con el concepto de la herencia mezclada.

Los resultados de Mendel fueron inconsistentes con la hipótesis de herencia mezclada en una forma más convincente. Una vez que se han mezclado dos fluidos, es muy difícil imaginar cómo se puedan separar. Sin embargo, en el ejemplo anterior, en la generación F_1 el factor hereditario (o quizás los factores) que controló la altura de la planta no se perdió o mezcló inseparablemente con el factor hereditario que controló la mayor altura de la planta porque en la generación F_2 reaparecieron plantas cortas. Mendel estuvo muy tranquilo con el lado teórico de la biología porque él también fue un estudiante de física y matemáticas. Por lo tanto, propuso que cada tipo de característica heredada de un organismo es controlado por dos factores que se comportan de manera semejante a partículas discretas y que están presentes en cada individuo.

Para Mendel esos factores hereditarios eran abstracciones, no sabía de cromosomas y ADN. Esos factores son esencialmente lo que hoy los científicos llaman **genes**, unidades de herencia que afectan los rasgos de un organismo. A nivel molecular, un gen es una secuencia de ADN que contiene información para elaborar un ARN o un producto proteínico

TABLA 11-1 Resultados experimentales de Mendel de siete caracteres

Características y rasgos en guisantes				Generación F_2	
Característica	Rasgo dominante	×	Rasgo recesivo	Dominante: recesivo	Proporción
Longitud del tallo	Largo	×	Corto	787:277	2.84:1
Color de flor	Púrpura	×	Blanca	705:224	3.15:1
Posición de la flor	Axial	×	Terminal	651:207	3.14:1
Color de vaina	Verde	×	Amarillo	428:152	2.82:1
Forma de vaina	Inflada	×	Rugosa	882:299	2.95:1
Color de semilla	Amarilla	×	Verde	6022:2001	3.01:1
Forma de semilla	Lisa	×	Rugosa	5474:1850	2.96:1

con una función específica. (El capítulo 13 traza el desarrollo de ideas respecto a la naturaleza de los genes).

Los experimentos de Mendel lo condujeron al descubrimiento y explicación de los principios de la herencia, que ahora se distinguen como los principios de segregación y de transmisión o distribución independiente (vea la **TABLA 11-2** para un resumen del modelo de Mendel de la herencia). Ahora se analizará el primer principio, y el segundo se estudiará más adelante en este capítulo.

Los alelos se separan antes de que se formen los gametos: principio de segregación

Las formas alternativas de un gen se llaman **alelos**. En el ejemplo de la figura 11-3, cada generación F_1 de plantas de tallo largo tuvieron dos diferentes alelos que controlan la altura de la planta: un **alelo dominante** para largas (designado por *T*) y un **alelo recesivo** para cortas (denotado por *t*). Ya que el alelo largo fue dominante, entonces esas plantas fueron largas. Para explicar sus resultados experimentales, Mendel propuso una idea ahora conocida como el **principio de segregación**. Utilizando terminología moderna, el principio de segregación establece que antes de que ocurra la reproducción sexual, los dos alelos portados por un progenitor individual deben separarse (es decir, segregarse).

Recuerde que durante la meiosis, los cromosomas homólogos, y por lo tanto los alelos que residen en ellos, se separan. (La meiosis puede repasarse en la figura 10-16). Como resultado, cada célula sexual (óvulo o espermatozoide) formada sólo contiene un alelo de cada par. (Posteriormente, en la época de fertilización, cada gameto haploide contribuye con un cromosoma de cada par de homólogos y por lo tanto con un alelo para cada par genético). Una característica esencial de la meiosis es que los alelos permanecen intactos (uno no se mezcla con o elimina al otro); así, los alelos recesivos no se pierden y pueden reaparecer en la generación F_2. En nuestro ejemplo, antes de que las plantas F_1 formaran gametos, el alelo para plantas de tallo largo se segregó del alelo para plantas de tallo corto; así la mitad de los gametos tuvieron un alelo *T*, y la otra mitad, un alelo *t* (**FIGURA 11-4**).

El proceso aleatorio de fertilización condujo a tres posibles combinaciones de alelos en la descendencia F_2: un cuarto con dos alelos de tallo largo (*TT*), un cuarto con dos alelos de tallo corto (*tt*), una mitad con un alelo de tallo largo y uno de tallo bajo (*Tt*). Ya que ambas plantas *TT* y *Tt* son de tallo largo, entonces Mendel esperaba que aproximadamente tres cuartos (787 de las 1064 plantas que obtuvo) expresaran el fenotipo del alelo dominante (planta de tallo largo) y cerca de un cuarto (277/1064) manifestaran el fenotipo del alelo recesivo (planta de tallo corto). Posteriormente, en este capítulo se explicará el razonamiento matemático de estas predicciones.

TABLA 11-2 Modelo de Mendel de la herencia

1. **Formas alternativas de un "factor" (que ahora se llama un *gen*) para tomar en cuenta las variaciones de los rasgos heredados.**
   Aunque Mendel sólo observó dos formas (que ahora se llaman *alelos*) para cada factor que estudió, actualmente se sabe que muchos genes tienen más de dos alelos.
2. **Los rasgos heredados pasan de los progenitores a su descendencia como factores sin modificación.**
   Mendel no observó la descendencia de aspecto intermedio, como lo hubiera predicho la hipótesis de herencia mezclada. Ahora se conocen excepciones a este concepto.
3. **Cada individuo tiene dos conjuntos de factores, uno de cada par heredado, proviene de la madre y otro del padre.**
   No importa qué progenitor contribuye con cuál conjunto de factores.
4. **Los factores apareados se separan durante la formación de las células reproductivas (principio de segregación).**
   Debido a la *meiosis*, descubierta después de la época de Mendel, cada progenitor transfiere un conjunto de factores a cada descendiente.
5. **Los factores se pueden expresar o esconder en una generación dada, pero nunca se pierden.**
   Por ejemplo, los factores no expresados en la generación F_1 reaparecen en algunos individuos F_2.
6. **Cada factor se pasa a la siguiente generación independientemente de todos los otros factores (principio de transmisión independiente).**
   Desde el tiempo de Mendel, la investigación ha revelado que existen excepciones a este principio.

PUNTO CLAVE **El principio de segregación de Mendel está relacionado a los eventos de meiosis: la separación de los cromosomas homólogos durante la meiosis da como resultado la segregación de los alelos.**

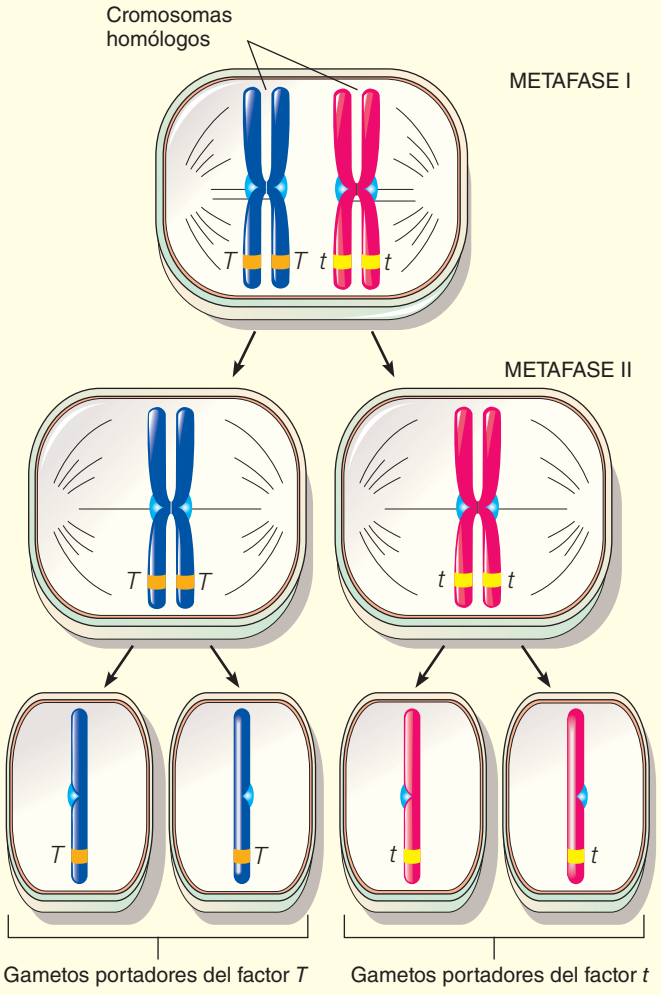


FIGURA 11-4 *Animada* Cromosomas y segregación
Observe que una mitad de los gametos portan el factor *T* y la otra mitad porta el factor *t*.

Los alelos ocupan lugares correspondientes en los cromosomas homólogos

Actualmente los científicos saben que cada cromosoma no duplicado consiste en una larga, molécula de ADN lineal y que cada gen es realmente un segmento de esa molécula de ADN. También, se sabe que los cromosomas homólogos no sólo son similares en tamaño y forma, sino que también por lo común tienen los mismos genes (frecuentemente con distintos alelos) localizados en lugares que se corresponden. Originalmente, el término **locus** (lugar; *loci*, lugares, en plural) designó la ubicación de un gen particular en el cromosoma (**FIGURA 11-5**). Pero en realidad se está refiriendo a un segmento del ADN que tiene la información para controlar algún aspecto de la estructura o función del organismo. Un locus genético puede controlar el color de la semilla, otro la forma de la semilla, otro la forma de las vainas, y así sucesivamente. Los métodos genéticos tradicionales pueden inferir la existencia de un locus genético particular sólo si al menos dos variantes alélicas de ese locus, que producen fenotipos contrastantes (por ejemplo, guisantes amarillos versus guisantes verdes), están disponibles para estudio. En los casos más simples, un individuo puede expresar uno (amarillo) o el otro (verde) pero no ambos.

Los alelos son, por lo tanto, genes que controlan variaciones del mismo carácter (color de la semilla amarillo versus verde) y que ocupan ubicaciones correspondientes en los cromosomas homólogos. Los genetistas asignan a cada alelo de un sitio una sola letra o grupo de letras como su símbolo.[1]

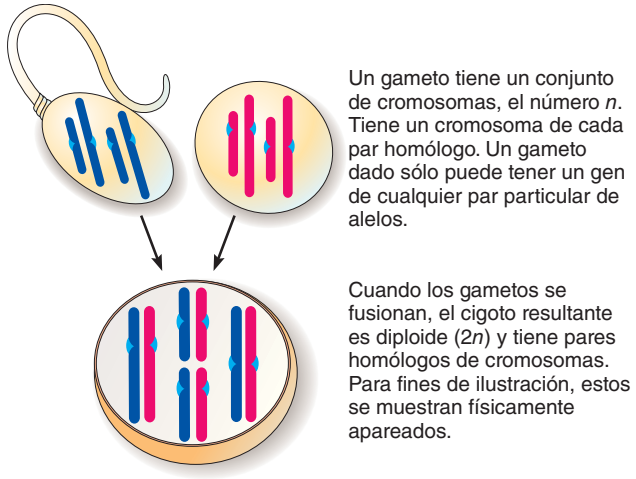
Aunque con frecuencia los genetistas utilizan más complicadas formas de notación, cuando se trabaja con problemas genéticos simples es costumbre indicar un alelo dominante con una letra mayúscula y un alelo recesivo con la misma letra pero en minúscula.

Recuerde que el término *locus* no sólo designa una posición en un cromosoma sino también un tipo de gen que controla un carácter particular; así, *Y* (amarillo) y *y* (verde) representan un par específico de alelos de un locus implicado en la determinación del color de la semilla de guisante. Aunque inicialmente se pueda estar inconforme con que los genetistas algunas veces utilicen el término *gen* para especificar un locus y en otras ocasiones para especificar uno de los alelos de ese locus, normalmente el significado es claro dependiendo del contexto.

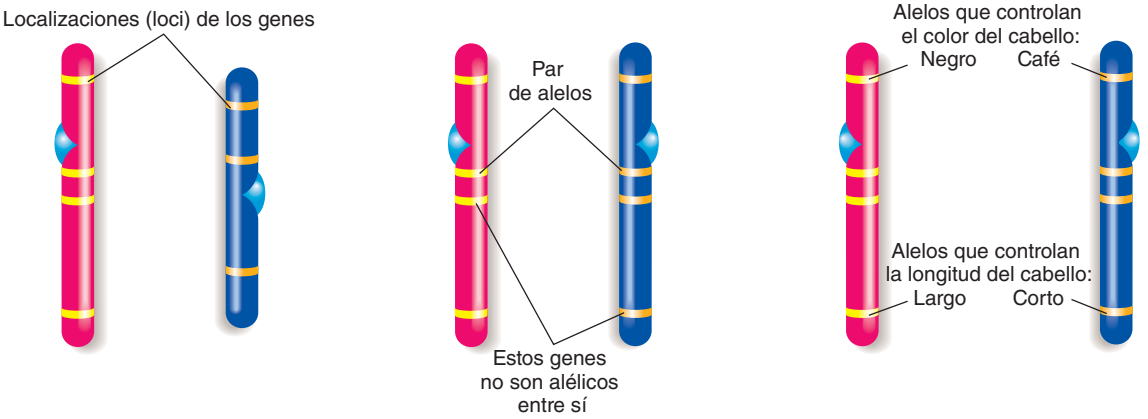
Un cruzamiento monohíbrido implica individuos con diferentes alelos de un locus dado

Los principios básicos de la genética y el uso de términos genéticos se ilustran mejor con ejemplos. En el caso más simple, un **cruzamiento monohíbrido**, estudia la herencia de dos distintos alelos de un único locus. La **FIGURA 11-6** ilustra un cruzamiento monohíbrido caracterizando

[1]Los primeros genetistas inventaron sus propios símbolos para representar genes y alelos. Posteriormente, se reunieron diversos grupos de científicos para decidir sobre símbolos específicos para un organismo modelo de investigación dado, como la mosca de la fruta, pero cada grupo de investigación tuvo sus propias reglas para asignar símbolos. Aún no existen reglas universalmente aceptadas para asignar símbolos para genes y alelos.



(a) Un miembro de cada par de cromosomas homólogos es de origen materno (*rojo*), y el otro es de origen paterno (*azul*).



(b) Estos cromosomas no son homólogos. Cada cromosoma está hecho de cientos o miles de genes. Un locus es el lugar específico en un cromosoma en donde un gen está localizado.

(c) Estos cromosomas son homólogos. Los alelos son miembros de un par de genes que ocupan correspondientes ubicaciones en los cromosomas homólogos.

(d) Los alelos controlan el mismo carácter pero no necesariamente contienen la misma información.

FIGURA 11-5 ***Animada*** **Localizaciones de genes y sus alelos**

un locus que controla el color del pelaje en conejillos de indias. La hembra pertenece a una línea pura de conejillos de indias negros. Se dice que es **homocigota** para el negro porque los dos alelos que porta para este locus son idénticos. El macho café también es de una línea pura y es homocigoto para el café. ¿Qué color se esperaría que fuera la generación F_1? Realmente, es imposible hacer tal predicción sin mayor información.

En este caso particular, los descendientes de F_1 son negros, pero son **heterocigotos**, lo que significa que tienen dos distintos alelos para este locus. El alelo café sólo determina el color del pelaje en un individuo homocigoto café; es un alelo recesivo. El alelo negro tiene influencia en el color del pelaje en individuos homocigotos negros y heterocigotos; es un alelo dominante. Con base en esta información, se pueden emplear símbolos para designar al alelo dominante negro *B* y al alelo recesivo café *b*.

Durante la meiosis en la madre (*BB*), los dos alelos *B* se separan de acuerdo con el principio de segregación de Mendel, así que cada óvulo sólo tiene un alelo *B*. En el macho (*bb*) los dos alelos *b* se separan, entonces cada espermatozoide sólo tiene un alelo *b*. La fertilización de cada óvulo *B* mediante un espermatozoide *b* da como resultado descendientes F_1 heterocigotos, cada uno *Bb*; es decir, cada individuo sólo tiene un alelo de pelaje café y uno para pelaje negro. Ya que esta es la única posible combinación de alelos presentes en los óvulos y espermatozoides, entonces todos los descendientes F_1 son *Bb*. También, observe que no hay diferencia si la descendencia recibe el alelo dominante de la madre o del padre conejillo de indias.

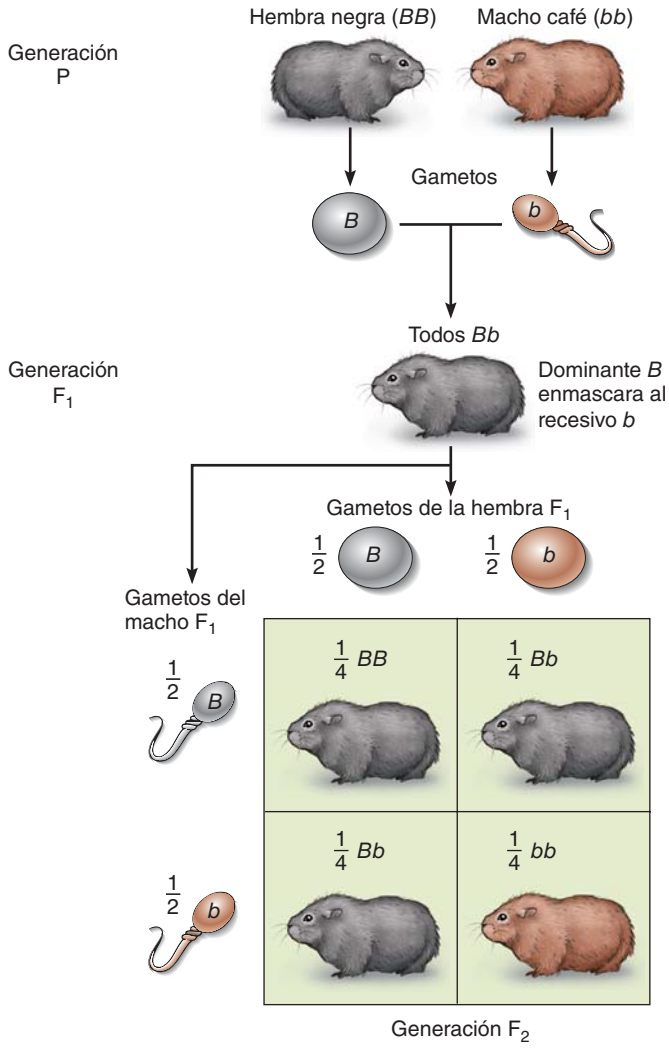


FIGURA 11-6 ***Animada*** **Cruzamiento monohíbrido en conejillos de indias**

En este ejemplo, un conejillo de indias negro homocigoto se cruza con un conejillo de indias café homocigoto. La generación F_1 sólo tiene individuos negros. Sin embargo, el cruzamiento de dos de esos descendientes F_1 produce una generación F_2 de descendientes en la razón esperada de 3 negros a 1 café, que indica que los individuos F_1 son heterocigotos.

El cuadrado de Punnett predice las proporciones de las diversas descendencias de un cruzamiento

Durante la meiosis en conejillos de indias negros heterocigotos (*Bb*), el cromosoma que contiene al alelo *B* se separa de su homólogo (el cromosoma con el alelo *b*), así cada espermatozoide u óvulo normal contiene *B* o *b* pero nunca ambos. Los individuos *Bb* heterocigotos forman gametos con alelos *B* y gametos con alelos *b* en cantidades iguales. Como no ocurre atracción o repulsión especial entre un óvulo y un espermatozoide que contiene el mismo alelo, entonces la fertilización es un proceso aleatorio.

Como puede ver en la figura 11-6 las posibles combinaciones de óvulos y espermatozoides en la fertilización, que se pueden representar en la forma de una rejilla, o **cuadrado de Punnett**, ideado por el genetista inglés sir Reginald Punnett. Los tipos de gametos (y sus esperadas frecuencias) de un progenitor se listan en la parte superior, y los del otro progenitor se listan en el lado izquierdo. Entonces los cuadros se llenan con las combinaciones F_2 resultantes. Tres cuartos de todos los descendientes F_2 tienen la constitución genética *BB* o *Bb* y son fenotípicamente negros; un cuarto tiene la constitución genética *bb* y son fenotípicamente cafés. Otra vez es evidente el mecanismo genético que gobierna las proporciones aproximadas F_2 3:1 obtenidas por Mendel en sus experimentos de cultivo de guisantes. Esas razones se conocen como *razones fenotípicas F_2 monohíbridas.*

El fenotipo de un individuo no siempre revela su genotipo

Como ya se mencionó, un fenotipo de un organismo es su apariencia con respecto a un cierto rasgo heredado. Sin embargo, ya que algunos alelos pueden ser dominantes y otros recesivos, entonces no siempre se puede determinar, simplemente examinando su fenotipo, qué alelos son portados por un organismo. En el cruzamiento que se ha estado considerando, el genotipo del progenitor hembra es dominante homocigoto, *BB*, y su fenotipo es negro. El genotipo del progenitor macho es homocigoto recesivo, *bb*, y su fenotipo es café. El genotipo de todos los descendientes F_1 es heterocigoto, *Bb*, y su fenotipo es negro. Para evitar confusión, siempre se indica el genotipo de un individuo heterocigoto escribiendo primero el símbolo para el alelo dominante y después el asociado con el alelo recesivo (siempre *Bb*, nunca *bB*). La expresión de la dominancia explica parcialmente por qué un individuo se puede parecer más a un progenitor que al otro, aunque ambos progenitores contribuyan de manera equitativa a la constitución genética de su descendencia.

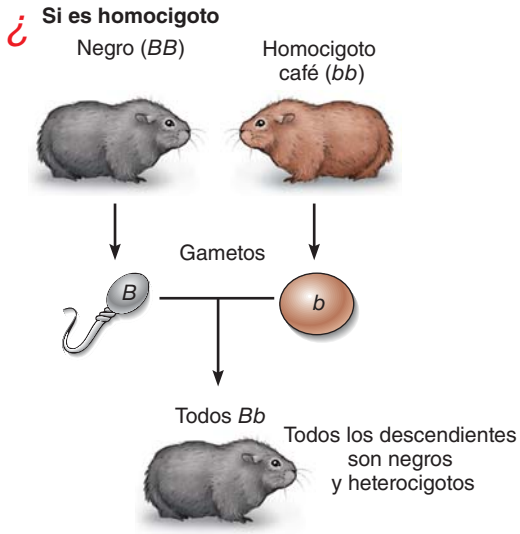
La dominancia no es predecible, es decir, la dominancia no es una parte intrínseca de un alelo sino que es la propiedad de un alelo respecto de otros alelos. La dominancia se produce por el mecanismo de expresión genética y sólo se puede determinar mediante el experimento. En una especie de animal, el pelaje negro puede ser dominante sobre el café; en otra especie, el café puede ser dominante sobre el negro. En una población, el fenotipo dominante no necesariamente es más común que el fenotipo recesivo.

EXPERIMENTO CLAVE

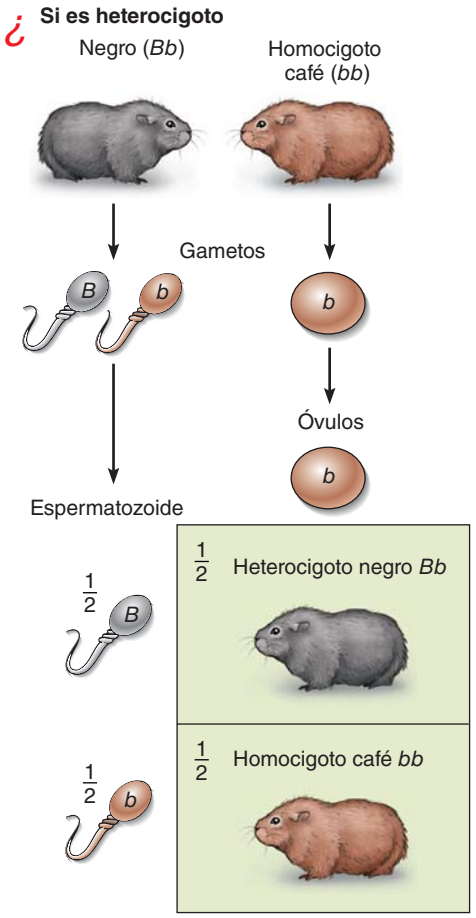
PREGUNTA: ¿Cómo se determina el genotipo de un individuo con un fenotipo dominante?

HIPÓTESIS: Un cruzamiento de prueba entre un individuo con un fenotipo dominante pero genotipo desconocido y un individuo que es homocigoto recesivo para el gen en cuestión, produce descendencia que proporciona información sobre el genotipo del individuo dominante.

EXPERIMENTO: Cruzamiento de un conejillo de indias negro de genotipo desconocido con un conejillo de indias café, que es un homocigoto recesivo.



(a) Si un conejillo de indias negro se aparea con un conejillo de indias café y todos los descendientes son negros, entonces probablemente el progenitor negro tiene un genotipo homocigoto.



(b) Si cualesquiera de los descendientes es café, el conejillo de indias negro debe ser heterocigoto. La proporción fenotípica esperada es 1 negro a 1 café.

RESULTADOS Y CONCLUSIÓN: Hay dos posibles resultados. Si todos los descendientes son negros, entonces probablemente el progenitor negro tiene un genotipo homocigoto. Si cualquiera de los descendientes es café, el progenitor negro debe ser heterocigoto. La proporción esperada es 1 negro: 1 café.

FIGURA 11-7 ***Animada*** **Cruzamiento de prueba en conejillos de indias**

Cruzamiento de prueba puede detectar heterocigocidad

Los conejillos de indias con los genotipos *BB* y *Bb* son semejantes fenotípicamente; ambos tienen pelaje negro. Entonces, ¿cómo se conoce el genotipo de un conejillo de indias negro? Los genetistas logran esto efectuando un cruzamiento experimental conocido como **cruzamiento de prueba**, en el cual un individuo de genotipo desconocido se cruza con un individuo recesivo (**FIGURA 11-7**). En un cruzamiento de prueba, los alelos que portan los gametos del progenitor de genotipo desconocido nunca están "escondidos" en la descendencia por alelos dominantes dados por el otro progenitor. Por lo tanto, se pueden deducir los genotipos de todos los descendientes directamente de sus fenotipos. Si todos los descendientes fueran negros, ¿qué inferencia podría hacerse respecto al genotipo del progenitor negro? Si cualesquiera de los descendientes fuera café, ¿qué conclusión podría aportarse con relación al genotipo del progenitor negro? ¿Cuál de las dos inferencias es más factible?[2]

[2]Si cualquiera de los descendientes fuera café, entonces el progenitor negro debe ser heterocigoto, *Bb*. Si todos los descendientes fueran negros, se podría inferir que el progenitor negro es *probablemente* homocigoto, *BB*. (Por ejemplo, los estadísticos calculan que si el progenitor negro es heterocigoto, la probabilidad de cuatro descendientes negros, y no cafés, es solamente $\frac{1}{16}$).

Mendel realizó varios cruzamientos de prueba; por ejemplo, cultivó plantas de guisante F_1 (de tallo largo) con guisantes con homocigoto recesivo (*tt*) de tallo corto. Razonó que los individuos F_1 eran heterocigotos (*Tt*) por lo que se esperaría que produjeran el mismo número de gametos *T* y *t*. Ya que se esperaba que los progenitores de tallo corto homocigotos (*tt*) sólo produjeran gametos *t*, Mendel supuso que obtendría igual número de descendientes de tallo largo (*Tt*) y de tallo corto(*tt*). Sus resultados concordaron con su hipótesis, aportando evidencia adicional para la hipótesis de que existe segregación 1:1 de los alelos de un progenitor heterocigoto. Así, el principio de segregación de Mendel no sólo explicó los hechos conocidos, como la proporción fenotípica F_2 monohíbrida 3:1, sino que también le permitió anticipar exitosamente los resultados de otros experimentos, en este caso, la proporción fenotípica de cruzamiento de prueba 1:1.

Cruzamiento dihíbrido implica a individuos que tienen diferentes alelos en dos loci

Los cruzamientos monohíbridos implican un par de alelos de un único locus. Mendel también analizó cruzamientos que implican alelos de dos o más loci. Un apareamiento entre individuos con distintos alelos en dos loci se llama **cruzamiento dihíbrido**. Considere el caso de dos pares de alelos portados en cromosomas no homólogos (es decir, un par de alelos está en un par de cromosomas homólogos, y el otro par de alelos está en un par diferente de cromosomas homólogos). Cada par de alelos se hereda en forma independiente; o sea, durante la meiosis cada par se segrega independientemente del otro.

En la **FIGURA 11-8** se muestra un ejemplo de un cruzamiento dihíbrido portado a través de la generación F_2. En este ejemplo, el negro es dominante sobre el café, y el pelo corto domina al pelo largo. Cuando un conejillo de indias homocigoto, negro, de pelaje corto (*BBSS*) y un conejillo de indias homocigoto, café, de pelo largo (*bbss*) se aparean, todos los gametos producidos por el animal *BBSS* son *BS*, y la totalidad de gametos producidos por el individuo *bbss* son *bs*. Cada gameto contiene un alelo para cada uno de los dos loci. La unión de los gametos *BS* y *bs* sólo producen individuos con el genotipo *BbSs*. Todos esos descendientes F_1 son heterocigotos en cuanto al color y longitud del pelo, y todos son fenotípicamente negros y de pelaje corto.

Cada conejillo de indias F_1 produce cuatro tipos de gametos con igual probabilidad: *BS*, *Bs*, *bS* y *bs*. Así que, el cuadrado de Punnett tiene 16 (es decir, 4^2) cuadros que representan a la descendencia F_2, algunos de los cuales son semejantes genotípicamente o fenotípicamente. Existen 9 posibilidades en 16 de obtener un individuo negro de pelo corto; 3 opciones de 16 de obtener un individuo negro de pelaje largo; 3 oportunidades de 16 de lograr un individuo café de pelo corto; y 1 opción de 16 de obtener un individuo café de pelaje largo. Esta razón fenotípica 9:3:3:1 es de esperarse en un dihíbrido F_2 si los loci de color del pelo y de longitud del pelaje están sobre cromosomas no homólogos.

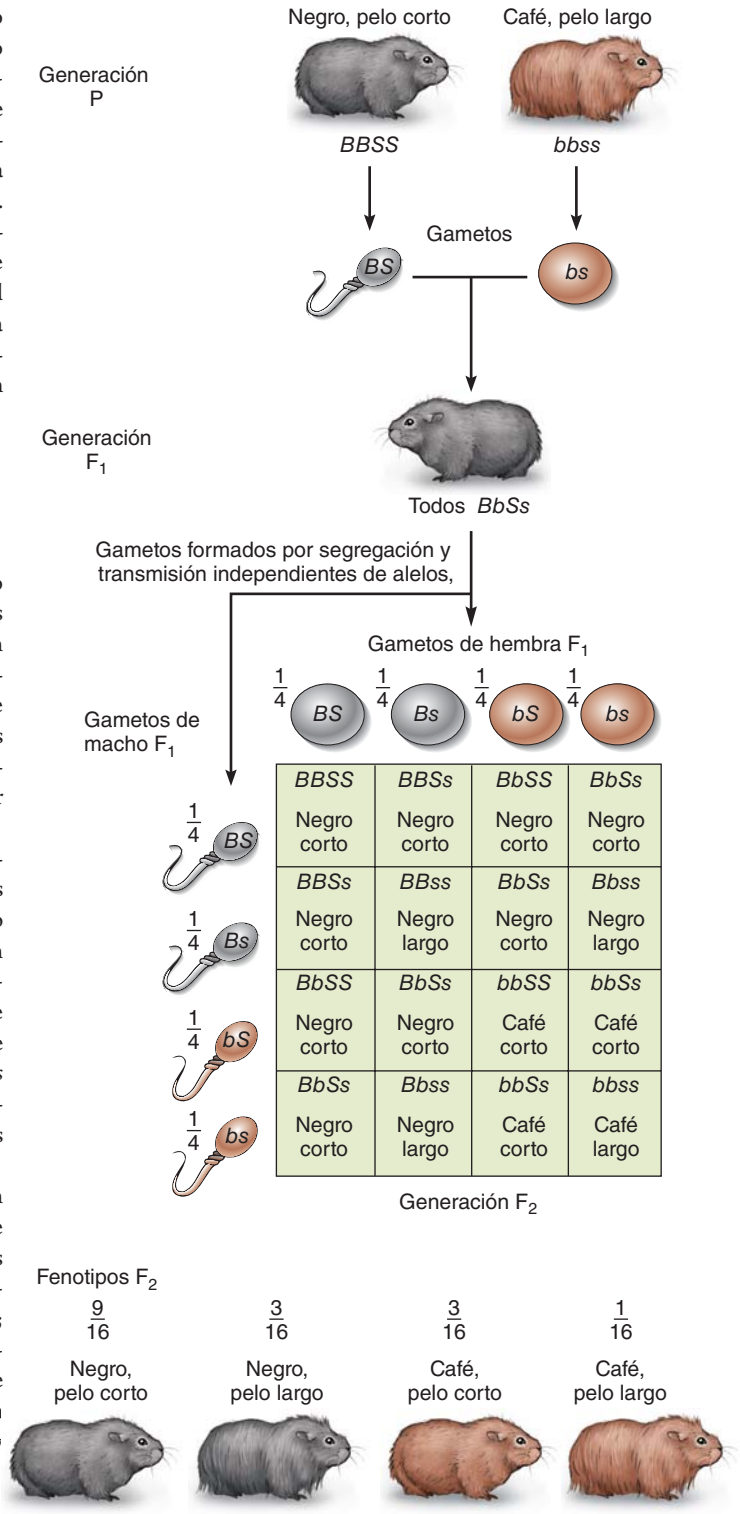


FIGURA 11-8 ***Animada*** **Cruzamiento dihíbrido en conejillos de indias**

Cuando un conejillo de indias negro de pelo corto se cruza con uno café de pelo largo, todos los descendientes son negros y tienen pelaje corto. Sin embargo, cuando se cruzan dos miembros de la generación F_1, la razón de fenotipos es 9:3:3:1.

Los alelos sobre cromosomas no homólogos están aleatoriamente distribuidos en los gametos: el principio de transmisión independiente

Sobre la base de resultados similares al ejemplo de los conejillos de indias, Mendel formuló el principio de la herencia, ahora conocido como el **principio de transmisión** o distribución **independiente** de Mendel, que establece que los miembros de cualquier par de genes se segregan entre sí independientemente de los miembros de los otros pares de genes. Este mecanismo ocurre de manera regular para garantizar que cada gameto contenga un alelo para cada locus, pero los alelos de diferentes loci se transmiten aleatoriamente con respecto a los demás gametos. La transmisión independiente de esos alelos puede

dar por resultado una **recombinación genética** (o simplemente **recombinación**), el proceso de transmitir y transferir alelos a los descendientes en nuevas combinaciones que son diferentes de aquellos en los progenitores.

Actualmente se acepta que la transmisión independiente está relacionada con los eventos de la meiosis, que ocurre porque dos pares de cromosomas homólogos se pueden arreglar en dos formas distintas en la metafase I de la meiosis (**FIGURA 11-9**). Esos arreglos suceden aleatoriamente, y cerca de la mitad de las células meióticas están orientadas de una manera y la mitad restante lo hace en la forma opuesta. Entonces, la orientación de los cromosomas homólogos sobre la placa metafásica determina la manera en que finalmente se separan y dispersan en las células haploides. (Sin embargo, como pronto verá, no siempre ocurre la transmisión independiente).

El reconocimiento del trabajo de Mendel se dio a principios del siglo XX

Mendel reportó sus descubrimientos en un Congreso de la Sociedad Brünn para el Estudio de la Ciencia Natural (en lo que ahora es la República Checa); en 1866 publicó sus resultados en las Memorias de la Sociedad. En ese tiempo la biología era una ciencia en gran parte descriptiva, y los biólogos tenían poco interés en aplicar métodos cuantitativos y experimentales como los que Mendel había utilizado. Otros biólogos de la época no apreciaron la importancia de sus resultados ni sus interpretaciones de dichos resultados. Durante 34 años sus descubrimientos fueron largamente ignorados.

En 1900, Hugo DeVries en Holanda, Carl Correns en Alemania, y Erich von Tschermak en Austria reconocieron los principios de Mendel

PUNTO CLAVE **Principio de transmisión independiente de Mendel, el hecho de que los factores para diferentes características se separen independientemente entre sí antes de la formación de los gametos, es una consecuencia directa de los eventos de la meiosis.**

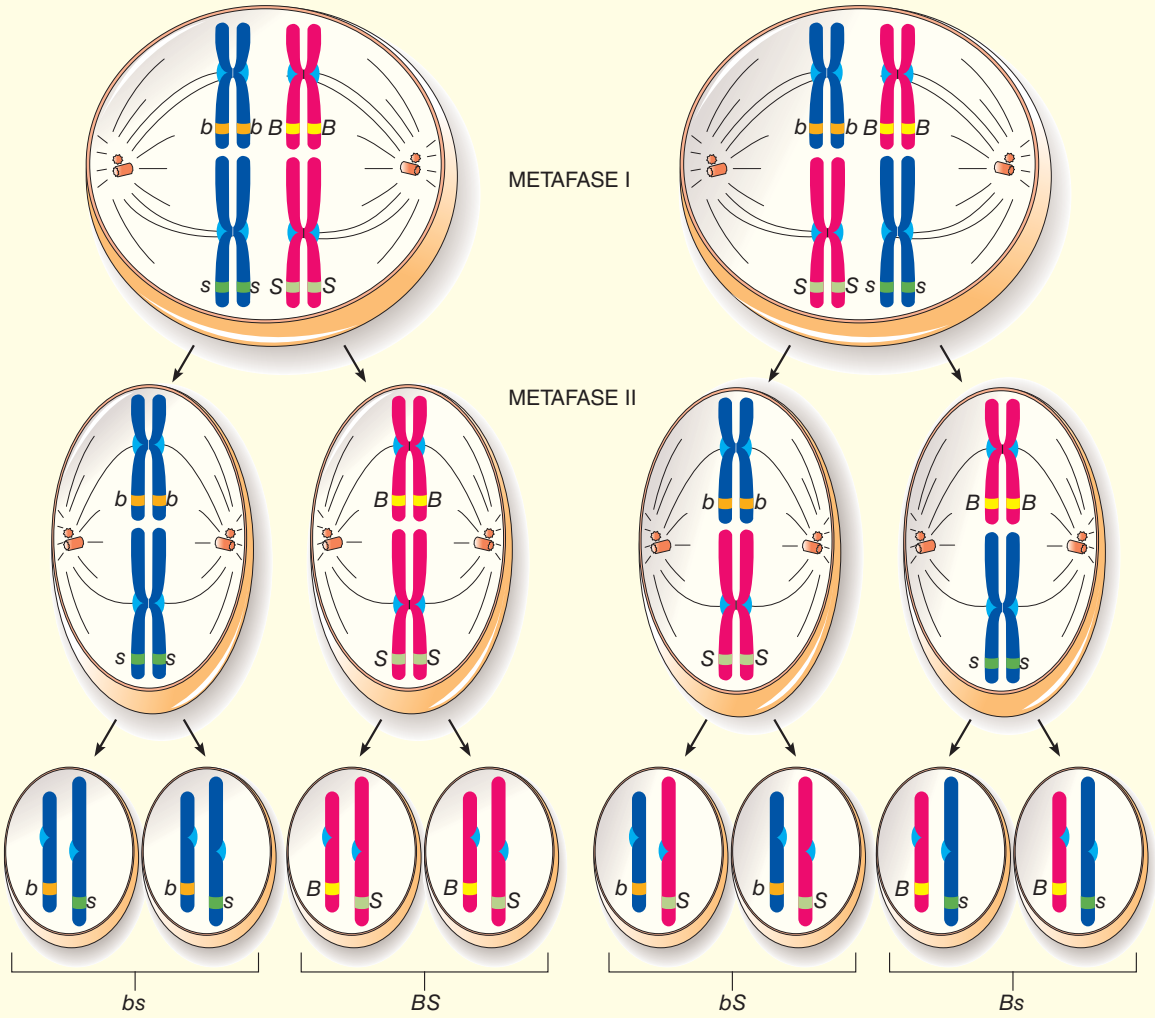


FIGURA 11-9 ***Animada*** **Meiosis y transmisión independiente**

Dos diferentes pares de cromosomas homólogos se pueden alinear de dos distintas maneras en la metafase I y ser subsecuentemente distribuidos. Una célula con la orientación que se muestra, a la izquierda, produce gametos mitad *BS* y mitad *bs*. Inversamente, la célula a la derecha elabora gametos mitad *Bs* y mitad *bS*. Debido a que aproximadamente la mitad de las células meióticas en la metafase I son de cada tipo, la razón de los cuatro posibles tipos de gametos es 1:1:1:1.

en sus propios experimentos; posteriormente descubrieron la publicación de Mendel y vieron que en ésta radicaba la explicación de sus propias observaciones experimentales. En ese tiempo los biólogos tuvieron mayor apreciación del valor de los métodos experimentales cuantitativos. Correns dio crédito a Mendel al dar su nombre a las leyes básicas de la herencia.

Aunque los gametos y la fertilización se conocían en la época en que Mendel realizó su investigación, aún no se descubrían la mitosis ni la meiosis. Es muy notable que Mendel haya formulado sus ideas apoyándose principalmente en abstracciones matemáticas. En la actualidad, sus principios son mucho más fáciles de entender al relacionar la transmisión de genes con el comportamiento de los cromosomas.

Los detalles de la mitosis y de la meiosis fueron descritos a finales del siglo XIX, y en 1902, el biólogo estadounidense Walter Sutton y el biólogo alemán Theodor Boveri indicaron, de manera independiente, la conexión entre la segregación de alelos de Mendel y la separación de los cromosomas homólogos durante la meiosis. Esta conexión evolucionó hasta convertirse en la teoría **cromosómica de la herencia**, o *teoría Sutton-Boveri*, que establece que la herencia se puede explicar asumiendo que los genes están organizados linealmente en ubicaciones específicas a lo largo de los cromosomas.

Inicialmente la teoría cromosómica de la herencia fue controversial, debido a que en esa época no había evidencia directa de que los genes se encuentran en los cromosomas. Sin embargo, nuevas investigaciones aportaron los resultados necesarios para una más amplia aceptación y extensión de esas ideas y de sus implicaciones. Por ejemplo, en 1910 el trabajo del genetista estadounidense Thomas Hunt Morgan dio evidencia para la localización de un gen particular (color del blanco del ojo) sobre un cromosoma específico (el cromosoma X) en moscas de la fruta. Morgan y sus estudiantes graduados también aportaron información sobre la manera en que los genes están organizados en los cromosomas; en este capítulo se estudiarán algunas contribuciones científicas de Morgan.

Repaso

- ¿Cuáles son las relaciones entre los loci, genes y alelos?
- ¿Qué es el principio de segregación de Mendel?
- ¿Cuál es el principio de transmisión independiente de Mendel?

11.2 USO DE PROBABILIDAD PARA PREDECIR LA HERENCIA MENDELIANA

OBJETIVO DE APRENDIZAJE

5 Aplicar apropiadamente las reglas del producto y de la suma para predecir los resultados de los cruzamientos genéticos.

Todas las proporciones genéticas se expresan apropiadamente en términos de probabilidades. En cruzamientos monohíbridos, la razón esperada de los fenotipos dominantes a los recesivos es 3:1. La probabilidad de un evento es su frecuencia esperada. Por lo tanto, se puede decir que hay 3 oportunidades en 4 (o $\frac{3}{4}$) de que cualquier individuo particular descendiente de dos individuos heterocigotos expresará el fenotipo dominante y 1 posibilidad en 4 (o $\frac{1}{4}$) de que expresará el fenotipo recesivo. No obstante de que algunas veces hablamos en términos de porcentajes, las probabilidades se calculan como fracciones (como $\frac{3}{4}$) o fracciones decimales (como 0.75). Si existe la certeza de ocurrencia de un evento, entonces su

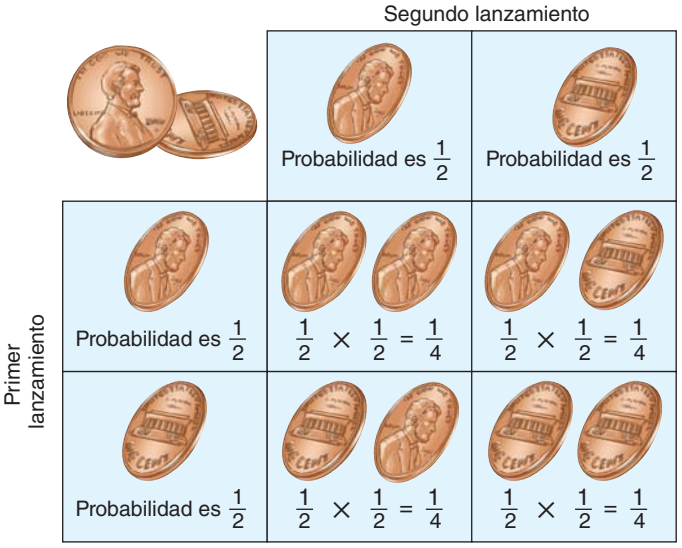


FIGURA 11-10 Las reglas de la probabilidad

En cada lanzamiento de la moneda, la probabilidad de cara es $\frac{1}{2}$, y la probabilidad de cruz también es $\frac{1}{2}$. Debido a que el resultado del primer lanzamiento es independiente del resultado del segundo, las probabilidades combinadas de los resultados de sucesivos lanzamientos se calculan multiplicando sus probabilidades individuales (de acuerdo con la regla del producto: $\frac{1}{2} \times \frac{1}{2} = \frac{1}{4}$). Esas mismas reglas de probabilidad predicen eventos genéticos.

probabilidad es 1; si hay seguridad de que *no* ocurra, su probabilidad es 0. Una probabilidad puede ser 0, 1, o algún número entre 0 y 1.

El cuadrado de Punnett permite combinar dos o más probabilidades. Cuando se utiliza el cuadrado de Punnett, se están siguiendo dos importantes principios estadísticos conocidos como la regla del producto y la regla de la suma. La **regla del producto** predice las probabilidades combinadas de eventos independientes. Los eventos son *independientes* si la ocurrencia de uno no afecta a la probabilidad de que suceda el otro. Por ejemplo, la probabilidad de obtener cara en el primer lanzamiento de una moneda es $\frac{1}{2}$; la probabilidad de obtener cara en el segundo lanzamiento (un evento independiente) también es $\frac{1}{2}$. Si dos o más eventos son independientes entre sí, entonces la probabilidad de que ambos sucedan es el producto de sus probabilidades individuales. Si esto parece extraño, considere que cuando se multiplican dos números que son menores que 1, el producto es un número menor. Por lo tanto, la probabilidad de obtener cara dos veces es $\frac{1}{2} \times \frac{1}{2} = \frac{1}{4}$, o 1 oportunidad en 4 (**FIGURA 11-10**).

Similarmente, se puede aplicar la regla del producto a eventos genéticos. Si ambos progenitores son *Bb*, ¿cuál es la probabilidad de que produzcan un hijo(a) que sea *bb*? Para que el hijo sea *bb*, él o ella deben recibir un gameto *b* de cada progenitor. La probabilidad de un óvulo *b* es $\frac{1}{2}$, y la probabilidad de un espermatozoide *b* también es $\frac{1}{2}$. Igual que con los resultados de los lanzamientos de la moneda, esas probabilidades son independientes, así que se combinan mediante la regla del producto ($\frac{1}{2} \times \frac{1}{2} = \frac{1}{4}$). Este resultado se podría comprobar usando el cuadrado de Punnett.

La **regla de la suma** predice las probabilidades combinadas de eventos *mutuamente excluyentes*. En algunos casos, existe más de una manera de obtener un resultado específico. Esas distintas maneras son mutuamente excluyentes; si una ocurre, entonces la(s) otra(s) no puede(n) suceder. Por ejemplo, si ambos progenitores son *Bb*, ¿cuál es la probabilidad de que su primer hijo también tenga el genotipo *Bb*? Hay dos formas diferentes de que esos progenitores puedan tener un hijo *Bb*: ya sea que

Preguntas acerca de:

RESOLUCIÓN DE PROBLEMAS GENÉTICOS

¿Cómo resolver sencillos problemas genéticos mendelianos? Estos problemas pueden ser divertidos y fáciles de trabajar si se siguen ciertas convenciones de manera metódica.

1. Siempre utilice las designaciones estándar para las generaciones. La generación en la que se inicia un experimento genético particular se llama generación P o generación parental. La descendencia de esta generación es la generación F_1 o la primera generación filial. Los descendientes que resultan cuando dos individuos F_1 procrean constituyen la generación F_2 o la segunda generación filial.
2. Escriba una clave para los símbolos que utilice para las variantes alélicas de cada locus. Utilice una letra mayúscula para designar a un alelo dominante y una letra minúscula para denotar a un alelo recesivo. Aplique la misma letra del alfabeto para designar ambos alelos de un locus particular. Si no conoce qué alelo es dominante y cuál es recesivo, entonces el fenotipo de la generación F_1 es una buena clave.
3. Determine los genotipos de los progenitores en cada cruzamiento mediante el uso de los siguientes tipos de evidencia:
   - ¿Son líneas o variedades puras? Si así es, entonces deberían ser homocigotos.
   - ¿Sus genotipos pueden ser confiablemente deducidos a partir de sus fenotipos? Usualmente esto es cierto si expresan el fenotipo recesivo.
   - ¿Los fenotipos de sus descendientes proporcionan alguna información? En breve se analiza exactamente cómo se hace esto.
4. Indique los posibles tipos de gametos formados por cada uno de los progenitores. Es útil dibujar un círculo alrededor de los símbolos para cada tipo de gameto.
   - Si es un cruzamiento monohíbrido, se aplica el principio de segregación; es decir, un heterocigoto *Aa* forma dos tipos de gametos, *A* y *a*. Un homocigoto como *aa*, sólo forma un tipo de gameto, *a*.
   - Si es un cruzamiento dihíbrido, se aplican los principios de segregación y transmisión independiente. Por ejemplo, un individuo heterocigoto para dos loci tendría el genotipo *AaBb*. El alelo *A* se segrega de *a*, y *B* se segrega de *b*. La transmisión de *A* y *a* en los gametos es independiente de la transmisión de *B* y *b*. *A* tiene la misma posibilidad de terminar en un gameto *B* o *b*. Lo mismo es cierto para *a*. Así, un individuo con el genotipo *AaBb* produce cuatro tipos de gametos en igual cantidad: *AB*, *Ab*, *aB* y *ab*.
5. Elabore un cuadrado de Punnett, colocando los posibles tipos de gametos a partir de un progenitor en la parte izquierda y los posibles tipos del otro progenitor en la parte superior.
6. Complete el cuadrado de Punnett. Evite confusión colocando consistentemente primero el alelo dominante y después el alelo recesivo en los heterocigotos (*Aa*, nunca *aA*). Si es un cruzamiento dihíbrido, siempre escriba primero los dos alelos de un locus y después los dos alelos del otro locus. No importa cuál locus sea seleccionado como primero, pero una vez decidido el orden, es crucial mantenerlo consistentemente. Esto significa que si el individuo es heterocigoto para ambos loci, siempre se usará la forma *AaBb*. Escribiendo este genotipo particular como *aBbA*, o aún como *BbAa*, causaría confusión.
7. Si no necesita conocer las frecuencias de todos los genotipos y fenotipos esperados, entonces puede emplear las reglas de la probabilidad como un camino directo en lugar de hacer un cuadrado de Punnett. Por ejemplo, si ambos progenitores son *AaBb*, ¿cuál es la probabilidad de un descendiente *AABB*? Para ser *AA*, el descendiente debe recibir un gameto *A* de cada progenitor. La probabilidad de que un gameto dado sea *A* es $\frac{1}{2}$, y cada gameto representa un evento independiente, y su probabilidad se combina multiplicando ($\frac{1}{2} \times \frac{1}{2} = \frac{1}{4}$). La probabilidad de *BB* se calcula de manera similar y también es $\frac{1}{4}$. La probabilidad de *AA* es independiente de la probabilidad de *BB*, así otra vez, utilice la regla del producto para obtener su probabilidad combinada ($\frac{1}{4} \times \frac{1}{4} = \frac{1}{16}$).
8. Es muy frecuente que los genotipos de los progenitores se puedan deducir de los fenotipos de sus descendientes. En los guisantes, por ejemplo, el alelo de semillas amarillas (*Y*) es dominante sobre el alelo de semillas verdes (*y*). Suponga que los fitomejoradores cruzan dos plantas con semillas amarillas, pero no se sabe si las plantas asociadas con semillas amarillas son homocigotos o heterocigotos. Se puede designar el cruzamiento como: *Y_* × *Y_*. A los descendientes del cruzamiento se les permite germinar y crecer, y se examinan sus semillas. De los descendientes, 74 producen semillas amarillas, y 26 producen semillas verdes. Al saber que las plantas asociadas con semillas verdes son recesivas, *yy*, la respuesta es obvia: Cada progenitor contribuyó con un alelo *y* al descendiente asociado con semillas verdes, así los genotipos de los progenitores deben haber sido *Yy* × *Yy*.

Algunas veces es imposible determinar, de los datos dados, si un individuo es homocigoto dominante o heterocigoto. Por ejemplo, suponga que un cruzamiento entre una planta asociada con semillas amarillas y una planta relacionada con semillas verdes da descendientes en donde todos producen semillas amarillas. De la información dada sobre los progenitores, el cruzamiento se puede designar como: *Y_* × *yy*. Como todos los descendientes tienen semillas amarillas, entonces ellos tienen el genotipo *Yy*. Esto se puede deducir porque cada progenitor contribuye con un alelo. (Los descendientes tienen semillas amarillas, así que ellos deben poseer al menos un alelo *Y*; sin embargo, el progenitor asociado con semillas verdes sólo puede contribuir con un alelo *y* al descendiente). Por lo tanto, el cruzamiento es muy probablemente (*YY* × *yy*), pero no se puede tener una certeza absoluta sobre el genotipo del progenitor relacionado con semillas amarillas. Se necesitarían más cruzamientos para determinar esto último.

un óvulo *B* se combine con un espermatozoide *b* (probabilidad $\frac{1}{4}$), o que un óvulo *b* se combine con un espermatozoide *B* (probabilidad $\frac{1}{4}$).

Naturalmente, si existe más de una manera de obtener un resultado, entonces aumentan las posibilidades de ser obtenido; por lo tanto, se combinan las probabilidades de eventos mutuamente excluyentes sumando sus probabilidades individuales. En nuestro ejemplo, entonces la probabilidad de obtener un hijo *Bb* es $\frac{1}{4} + \frac{1}{4} = \frac{1}{2}$. (Sólo hay una manera de que esos progenitores heterocigotos puedan producir un hijo homocigoto recesivo, *bb*, así esa probabilidad es sólo de $\frac{1}{4}$. Similarmente, la probabilidad de un hijo homocigoto dominante, *BB*, es $\frac{1}{4}$).

Las reglas de la probabilidad se pueden aplicar a diferentes cálculos

Las reglas de la probabilidad tienen amplias aplicaciones. Por ejemplo, ¿cuáles son las probabilidades de que una familia con dos (y sólo

dos) hijos tenga dos niñas, dos niños, o una niña y un niño? Para fines de estudio, suponga que los nacimientos femenino y masculino son equiprobables. La probabilidad de primero tener una niña es $\frac{1}{2}$, y la probabilidad de que el segundo hijo sea niña también es $\frac{1}{2}$. Esos son eventos independientes, entonces sus probabilidades se combinan multiplicándose: $\frac{1}{2} \times \frac{1}{2} = \frac{1}{4}$. Similarmente, la probabilidad de tener dos niños es $\frac{1}{4}$.

En las familias con una niña y un niño, la niña o el niño pudieron nacer primero. La probabilidad de que la niña nazca primero es $\frac{1}{2}$, y la probabilidad de que el niño sea el segundo hijo también es $\frac{1}{2}$. Utilice la regla del producto para combinar las probabilidades de esos dos eventos independientes: $\frac{1}{2} \times \frac{1}{2} = \frac{1}{4}$. Del mismo modo, es la probabilidad de que el niño sea primero y la niña sea segunda. Esos dos tipos de familias representan resultados mutuamente excluyentes, es decir, dos distintas maneras de obtener una familia con un niño y una niña. El tener dos diferentes formas de lograr el resultado deseado mejora las posibilidades, entonces se puede emplear la regla de la suma para combinar las probabilidades: $\frac{1}{4} + \frac{1}{4} = \frac{1}{2}$.

Al trabajar con probabilidades, considere un punto que muchos apostadores olvidan: La posibilidad no tiene memoria. Si los eventos son verdaderamente independientes, entonces los eventos pasados no tienen influencia sobre la probabilidad de ocurrencia de eventos futuros. La probabilidad sólo tiene valor predictivo a largo plazo, con base en muchas muestras. (Recuerde que Mendel contó cientos de descendientes para cada cruzamiento, y esto fue una de las razones de su éxito). Cuando se trabajan problemas de probabilidad, el sentido común es más importante que memorizar las reglas ciegamente. Examine sus resultados para ver si le parecen razonables; si no lo son, entonces reconsidere las suposiciones. (Vea *Preguntas acerca de: Resolución de problemas genéticos* sobre procedimientos para solucionar problemas genéticos, incluyendo cuándo emplear las reglas de la probabilidad).

Repaso

- Utilice las reglas de la probabilidad para responder la siguiente pregunta: En un cruzamiento entre plantas de guisante homocigoto con semillas amarillas redondas (*YYRR*) y plantas de guisantes homocigoto con semillas verdes arrugadas (*yyrr*), ¿cuál es la probabilidad de que una planta F_2 tenga semillas redondas amarillas?
- En la pregunta anterior, ¿se utilizó la regla del producto o la regla de la suma? ¿Por qué?

11.3 HERENCIA Y CROMOSOMAS

OBJETIVOS DE APRENDIZAJE

6 Definir *ligamiento* y relacionarlo a eventos específicos en la meiosis.

7 Demostrar cómo los datos de un cruzamiento de prueba, que implican alelos de dos loci, se pueden emplear para distinguir entre transmisión independiente y ligamiento.

8 Analizar la determinación genética del sexo y la herencia de genes ligados al X en mamíferos.

Fue una genialidad que Mendel haya conjeturado los principios de segregación y de transmisión independiente sin conocer sobre la meiosis o la teoría cromosómica de la herencia. Esta última también ayuda a explicar ciertas aparentes excepciones a la herencia mendeliana. Una de esas excepciones implica genes ligados.

Los genes ligados no se transmiten independientemente

Alrededor del inicio de 1910, la investigación del genetista Thomas Hunt Morgan y de sus estudiantes graduados extendió el concepto de la teoría cromosómica de la herencia. El organismo que Morgan investigó fue la mosca de la fruta (*Drosophila melanogaster*). Igual que la planta de guisante fue un excelente organismo modelo de investigación para los estudios de Mendel, la mosca de la fruta era perfecta para ampliar el conocimiento general sobre la herencia. Las moscas de la fruta tienen un corto ciclo de vida, 14 días, y su pequeño tamaño significa que miles de ellas pueden tenerse en el laboratorio para su investigación. El gran número de individuos incrementa la posibilidad de identificar mutantes. Además, las moscas de la fruta sólo tienen cuatro pares de cromosomas, uno de los cuales es un par de cromosomas sexuales.

Al analizar con cuidado los resultados de cruzamientos de moscas de la fruta, Morgan y sus estudiantes demostraron que los genes se disponían en un orden lineal en cada cromosoma. Morgan también demostró que la transmisión independiente no se aplica si los dos loci están muy juntos en el mismo par de cromosomas homólogos. En las moscas de la fruta existe un locus que controla la forma de las alas: el alelo dominante *V* para alas normales y el alelo recesivo *v* para las alas anormalmente cortas, o rudimentarias. Otro locus controla el color del cuerpo: el alelo dominante *B* para cuerpo gris y el alelo recesivo *b* para cuerpo negro. Si una mosca homocigoto *BBVV* se cruza con una mosca homocigoto *bbvv*, entonces todas las moscas F_1 tienen cuerpos grises y alas normales, y su genotipo es *BbVv*.

Ya que esos loci son muy cercanos entre sí en el *mismo par* de cromosomas homólogos, sus alelos no se transmiten independientemente; más bien, son **genes ligados** que tienden a ser heredados juntos. El **ligamiento** es la tendencia de un grupo de genes, en el mismo cromosoma, de ser heredados juntos en generaciones sucesivas. Con facilidad se puede observar el ligamiento en los resultados de un cruzamiento de prueba en el cual las moscas F_1 heterocigotos (*BbVv*) se aparean con moscas recesivas homocigotos (*bbvv*) (**FIGURA 11-11**). Debido a que los individuos heterocigotos se aparean a individuos recesivos homocigotos, este cruzamiento de prueba es similar al cruzamiento de prueba ya descrito. Sin embargo, se llama **cruzamiento de prueba de dos puntos** ya que participan los alelos de dos loci.

Si no estuvieran ligados a los loci que controlan esos rasgos, es decir, sobre diferentes cromosomas, entonces el progenitor heterocigoto en un cruzamiento de prueba produciría cuatro tipos de gametos (*BV*, *Bv*, *bV* y *bv*) en cantidades iguales. Esta transmisión independiente produciría descendientes con nuevas combinaciones de genes no presentes en la generación parental. Recuerde que cualquier proceso que conduce a nuevas combinaciones de alelos se llama recombinación genética. En nuestro ejemplo, los gametos *Bv* y *bV* son **tipos recombinantes**. Los otros dos tipos de gametos, *BV* y *bv*, son **tipos parentales** porque son idénticos a los gametos producidos por la generación P.

De hecho, el primogenitor homocigoto recesivo sólo produce un tipo de gameto, *bv*. Así, si la transmisión independiente fuera a ocurrir en las moscas F_1, entonces aproximadamente el 25% de los descendientes del cruzamiento de prueba serían de cuerpo gris con alas normales (*BbVv*), 25% de cuerpo negro y alas normales (*bbVv*), 25% de cuerpo gris con alas rudimentarias (*Bbvv*), y 25% de cuerpo negro y alas rudimentarias (*bbvv*). Observe que el cruzamiento de prueba de dos puntos permite determinar los genotipos de los descendientes directamente de sus fenotipos.

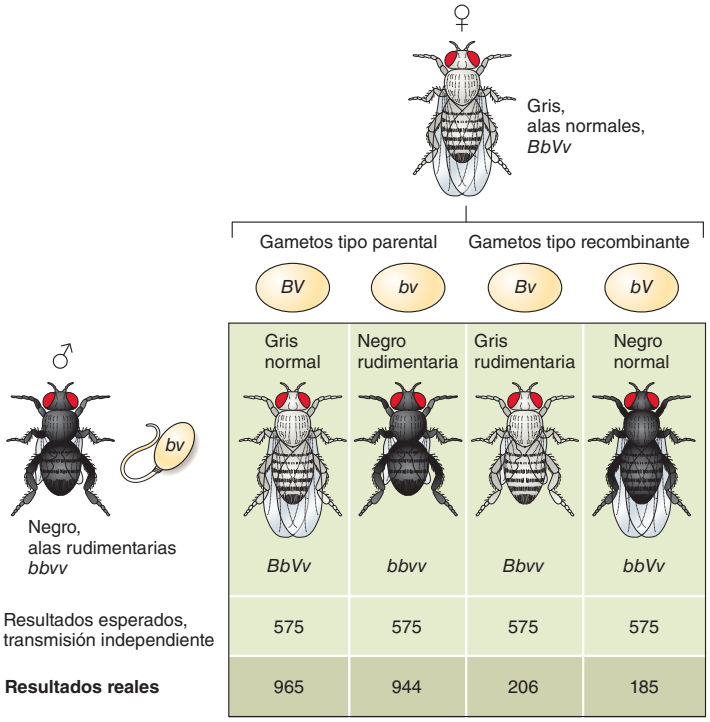
En cambio, en el ejemplo los alelos de los loci no experimentan transmisión independiente porque están ligados. Los alelos en distintos

EXPERIMENTO CLAVE

PREGUNTA: ¿Cómo se puede reconocer el ligamiento en las moscas de la fruta?

HIPÓTESIS: El ligamiento se puede reconocer cuando un exceso de descendientes tipo parental y una deficiencia de descendientes tipo recombinante son producidos en un cruzamiento de prueba de dos puntos.

EXPERIMENTO: Las moscas de la fruta, grises y de alas normales (*BbVv*), son cruzadas con moscas negras de alas rudimentarias (*bbvv*). Si los alelos asociados al color y a la forma del ala no están ligados (es decir, los alelos varían independientemente), la descendencia consistirá en cantidades iguales de cada uno de los cuatro fenotipos (*fila inferior*).



RESULTADOS Y CONCLUSIÓN: En los 2300 descendientes (*fila inferior*) de un cruzamiento real, cerca de 1909 descendientes pertenecen a cada uno de los dos tipos parentales (un total de 83%), y 391 pertenecen a cada uno de los dos tipos recombinantes (un total de 17%). Así, los loci para la longitud del ala y el color del cuerpo están ligados en un par de cromosomas homólogos.

FIGURA 11-11 Cruzamiento de prueba de dos puntos para detectar ligamiento en las moscas de la fruta

loci pero cercanos entre sí sobre un cromosoma dado tienden a ser heredados juntos; ya que los cromosomas se aparean y se separan durante la meiosis como unidades, entonces los alelos en diferentes loci sobre un cromosoma dado tienden a ser heredados como unidades. Si el ligamiento fuera completo, sólo se producirían las moscas tipo parental, con aproximadamente el 50% con cuerpos grises y alas normales (*BbVv*) y 50% con cuerpos negros y alas rudimentarias (*bbvv*).

Sin embargo, en el ejemplo, los descendientes también incluyen algunas moscas grises de alas rudimentarias y moscas negras con alas normales. Esas son moscas recombinantes, que recibieron un gameto tipo recombinante de un progenitor F_1 heterocigoto. Cada gameto tipo recombinante se origina por el **entrecruzamiento** entre esos loci en una célula meiótica de una mosca hembra heterocigota. (Es inusual que en las moscas de la fruta el entrecruzamiento sólo ocurra en hembras y no en machos; es más común que el entrecruzamiento suceda en ambos sexos de una especie). Cuando los cromosomas se aparean y sufren sinapsis, el entrecruzamiento ocurre conforme las cromátidas (no hermanas) homólogas intercambian segmentos de material cromosómico mediante un proceso de rompimiento y reunificación catalizado por enzimas (**FIGURA 11-12**). También vea el análisis de la profase I en el capítulo 10, sección 10.4.

Cálculo de la frecuencia de entrecruzamiento que revela el orden lineal de los genes ligados a un cromosoma

En el ejemplo de la mosca de la fruta (vea la figura 11-11), 391 de los descendientes son tipos recombinados: moscas grises con alas rudimentarias, *Bbvv* (206 del total); y moscas negras con alas normales, *bbVv* (185 del total). Los restantes 1909 descendientes son de tipo parental. Esos datos se pueden emplear para calcular el porcentaje de entrecruzamiento entre los loci (**TABLA 11-3**). Esto se hace sumando el número de individuos en los dos tipos recombinantes de descendientes, y dividiendo entre el *número total de descendientes*, y multiplicando por 100: $391 \div 2300 = 0.17$; $0.17 \times 100 = 17\%$. Así, el locus *V* y el locus *B* tienen 17% de recombinación entre ellos.

Durante una sola división meiótica, el entrecruzamiento puede ocurrir en varios puntos diferentes a lo largo de cada par de cromosomas homólogos. En general, el entrecruzamiento es más posible que ocurra entre dos loci si están muy separados en el cromosoma, y es menos probable que suceda si están muy juntos. Debido a esta tosca correlación entre la frecuencia de recombinación de dos loci y la distancia lineal entre ellos, se puede generar un mapa genético del cromosoma que convierte el porcentaje de recombinación a **unidades de mapa**. Por convención, el 1% de recombinación entre dos loci es igual a una distancia de 1 unidad de mapa, así los lugares en el ejemplo están separados 17 unidades de mapa.

TABLA 11-3 Cómo determinar la frecuencia de recombinación de un cruzamiento de prueba de dos puntos

	Resultados del cruzamiento de prueba (de la figura 11-11)			
Tipo de descendiente	Tipo parental		Tipo recombinante	
Fenotipo	Gris, normal	Negro, rudimentario	Gris, rudimentario	Negro, normal
Genotipo	*BbVv*	*bbvv*	*Bbvv*	*bbVv*
Número de descendientes	965	944	206	185
Cálculos de frecuencia de recombinación	1. Número de descendientes de tipo parental = 1909 2. Número de descendientes de tipo recombinante = 391 3. Número total de descendientes = 1909 + 391 = 2300 4. Frecuencia de recombinación = 391/2300 × 100 = 17%			

PUNTO CLAVE El intercambio de segmentos entre cromátidas de cromosomas homólogos es el mecanismo de recombinación de genes ligados.

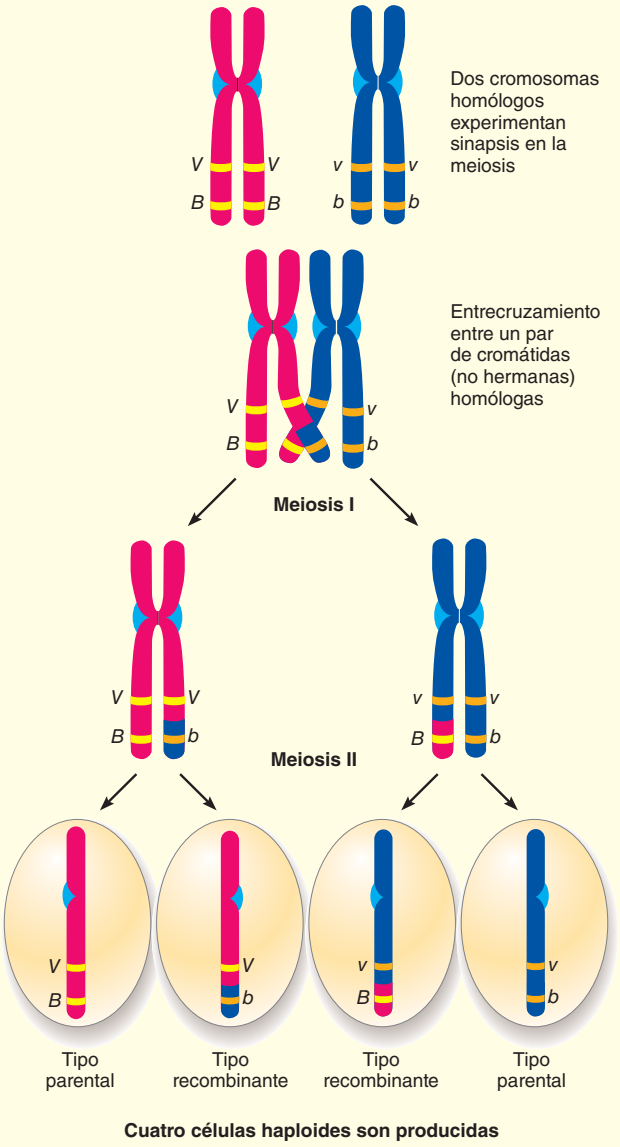
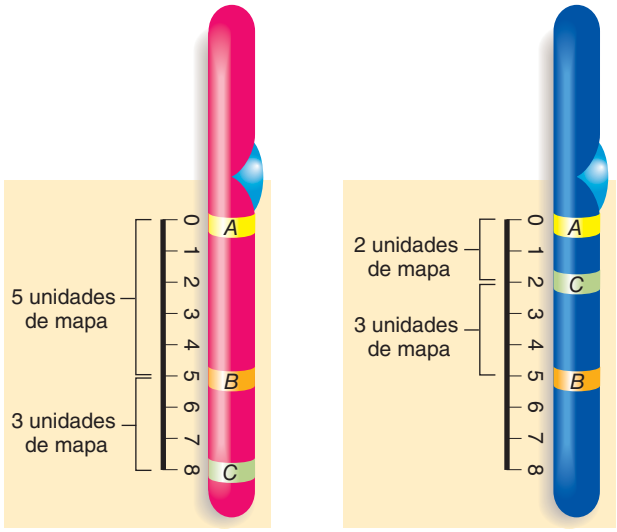


FIGURA 11-12 *Animada* Entrecruzamiento

Los genes muy separados entre sí en un cromosoma tienen una mayor probabilidad de ser separados mediante entrecruzamiento que aquellos genes que están más cerca.



(a) Si la recombinación entre *A* y *C* es de 8% (8 unidades de mapa), entonces *B* debe estar en medio.

(b) Si la recombinación entre *A* y *C* es de 2%, entonces *C* debe estar en medio.

FIGURA 11-13 Mapeo genético

El orden genético (es decir, qué locus está entre los otros dos) se determina por el porcentaje de recombinación entre los posibles pares. En este ejemplo hipotético, el porcentaje de recombinación entre el locus *A* y el locus *B* es de 5% (correspondiente a 5 unidades de mapa) y entre *B* y *C* es de 3% (3 unidades de mapa). Existen dos opciones para el orden lineal de esos alelos.

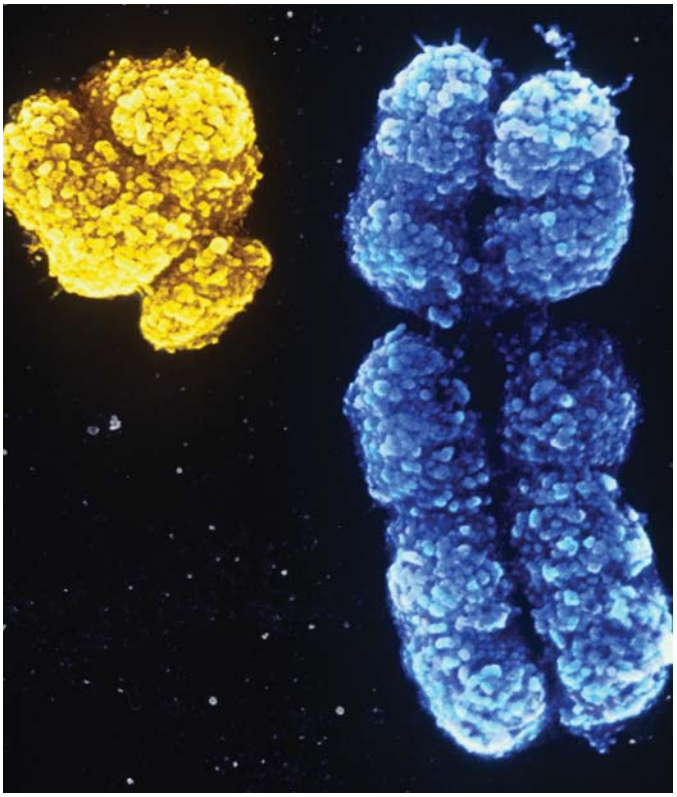
En muchas especies los científicos han determinado las frecuencias de recombinación entre loci ligados específicos. Todos los resultados experimentales son consistentes con la hipótesis de que los genes están presentes en un orden lineal en los cromosomas. La **FIGURA 11-13** ilustra el método tradicional para determinar el orden lineal de genes en un cromosoma.

Al juntar los resultados de numerosos cruzamientos, los científicos han desarrollado mapas detallados de ligamientos para muchas eucariotas, incluyendo la mosca de la fruta, ratón, levadura, *Neurospora* (un hongo), y múltiples plantas, especialmente aquellas que son importantes cultivos. Además, los investigadores han utilizado métodos genéticos para crear un detallado mapa de la *Escherichia coli*, una bacteria con una sola molécula de ADN circular, y de muchas otras procariotas y virus. También han realizado mapas mucho más sofisticados de cromosomas de varias especies con tecnología ADN recombinante (que se analiza en el capítulo 15). Empleando esas técnicas, el *Proyecto del genoma humano* ha producido minuciosos mapas de los cromosomas humanos (vea el capítulo 16).

Generalmente, el sexo se determina por cromosomas sexuales

En algunas especies, los factores ambientales ejercen un gran control sobre el sexo del individuo. Sin embargo, los genes son los más importantes determinantes sexuales en la mayoría de los organismos eucariotas. Los genes principales que determinan el sexo de mamíferos, pájaros, y muchos insectos los portan los **cromosomas sexuales**. Usualmente, los miembros de un sexo tienen un par de cromosomas sexuales similares y producen gametos que son todos idénticos en la constitución de los cromosomas sexuales. Los miembros del otro sexo tienen dos diferentes cromosomas sexuales y producen dos tipos de gametos, cada uno portando un solo tipo de cromosoma sexual.

Las células de mamíferos hembra, incluidos humanos, contienen dos **cromosomas X**. En cambio, los machos tienen un solo cromosoma X y un **cromosoma Y** más pequeño que porta solamente unos pocos genes activos (**FIGURA 11-14**). Por ejemplo, las hembras humanas tienen 22 pares de **autosomas**, que son cromosomas distintos a los cromosomas sexuales, más un par de cromosomas X; los machos tienen 22 pares de autosomas más un cromosoma X y un cromosoma Y. Los gatos domésticos tienen 19 pares de autosomas, que están agregados un par de cromosomas X en las hembras, o un X más un Y en los machos. En cambio, en animales no mamíferos la determinación



© Biophoto Associates/Photo Researchers, Inc.

FIGURA 11-14 **SEM (Microscopia electrónica de barrido) de cromosoma Y (izquierda) y cromosoma X (derecha) humanos**
Cada cromosoma está en el estado duplicado y consiste en dos cromátidas idénticas.

del sexo se basa en diferentes sistemas de cromosomas (**TABLA 11-4**).

El cromosoma Y determina el sexo masculino en la mayoría de las especies de mamíferos.

¿Los humanos masculinos tienen un fenotipo masculino porque sólo tienen un cromosoma X, o porque tienen un cromosoma Y? Mucha de la evidencia tradicional sobre esta pregunta proviene de estudios de personas con constituciones cromosómicas sexuales anormales (vea el análisis en el capítulo 16). Una persona con una constitución XXY es casi un masculino normal en su apariencia externa, aunque sus testículos son subdesarrollados (síndrome de Klinefelter). Una persona con un cromosoma X pero sin un Y tiene la apariencia general femenina pero tiene defectos como baja estatura y ovarios subdesarrollados (síndrome de Turner). Un embrión con un cromosoma Y pero sin un cromosoma X no sobrevive. Basadas en esas y otras observaciones, los biólogos concluyeron que todos los individuos requieren al menos un cromosoma X, y el cromosoma Y es el que determina lo masculino.

Los genetistas han identificado varios genes en el cromosoma Y que están implicados en la determinación del sexo masculino. El *gen del sexo invertido en Y (SRY)*, es el gen principal que determina el sexo masculino en el cromosoma Y, actúa como un "interruptor genético" que causa el desarrollo de los testículos en el feto. Entonces los testículos en desarrollo secretan la hormona *testosterona*, que provoca que se generen otras características masculinas. Otros genes en el cromosoma Y también desempeñan un papel en la determinación del sexo, como lo hacen muchos genes en el cromosoma X, que explica por qué un individuo XXY no tiene un fenotipo masculino completamente normal. Algunos genes en los autosomas también afectan el desarrollo del sexo.

La evidencia sugiere que los cromosomas X y Y de mamíferos se originaron como un par homólogo de autosomas. Durante la evolución de los cromosomas X y Y, casi todos los genes funcionales originales fueron retenidos en el cromosoma X y se perdieron los del cromosoma Y. Actualmente, cerca del 95% del cromosoma Y es específicamente masculino. Ya sea que el cromosoma Y haya retenido ciertos genes que codificó en proteínas que determinan masculinidad, o quizás ocurrieron mutaciones en los genes existentes en el cromosoma Y que lo hicieron el cromosoma que determina la masculinidad.

Así, los cromosomas sexuales no son verdaderamente homólogos en sus formas actuales porque no son similares en tamaño, forma, o constitución genética. Sin duda, el cromosoma Y tiene pequeñas "regiones de apareamiento" homólogas en las puntas de los cromosomas que le permiten la sinapsis y el intercambio de material genético con el cromosoma X durante la meiosis.

La mitad de los espermatozoides contiene un cromosoma X, y la mitad restante un cromosoma Y. Todos los óvulos normales portan un solo cromosoma X. La fertilización de un óvulo portador X con un espermatozoide portador X resulta en un cigoto XX (femenino), u óvulo fertilizado; la fertilización por un espermatozoide portador Y resulta en un cigoto XY (masculino).

Se podría esperar tener igual cantidad de espermatozoides portadores X y Y y así una razón 1:1 de femenino a masculino. Sin embargo, en

TABLA 11-4 Ejemplos representativos de la determinación de sexo en animales

Sistema X-Y Mamíferos, incluidos humanos	Sistema X-O Ciertos insectos	Sistema Z-W Aves, peces y algunos insectos	Sistema haplodiploide La mayoría de las abejas y las hormigas
Macho XY Se presenta cuando la célula espermatozoide contiene un cromosoma Y	**Macho XO** Se presenta cuando un espermatozoide no contiene cromosoma sexual	**Macho ZW** Se presenta cuando un óvulo contiene un cromosoma W	**Macho haploide** No tiene cromosoma sexual; los machos se desarrollan de un óvulo no fertilizado
Hembra XX Se presenta cuando el espermatozoide contiene un cromosoma X	**Hembra XO** Sucede cuando un espermatozoide contiene un cromosoma X	**Hembra ZZ** Ocurre cuando una célula óvulo contiene un cromosoma Z	**Hembra diploide** No tiene cromosoma sexual; la hembra se desarrolla de un óvulo fertilizado

humanos se conciben más hombres que mujeres, y más hombres mueren antes del nacimiento. Aún en el nacimiento la proporción no es 1:1; nacen cerca de 106 niños por cada 100 niñas. El espermatozoide portador Y parece tener una ventaja selectiva, posiblemente porque el espermatozoide que contiene el cromosoma Y son más pequeños y tienen menor masa que el espermatozoide con el cromosoma X; se supone que, en promedio, el espermatozoide que porta el cromosoma Y puede nadar un poco más rápido, que el espermatozoide con el cromosoma X, para llegar al óvulo.

Los genes ligados al X tienen inusuales patrones hereditarios

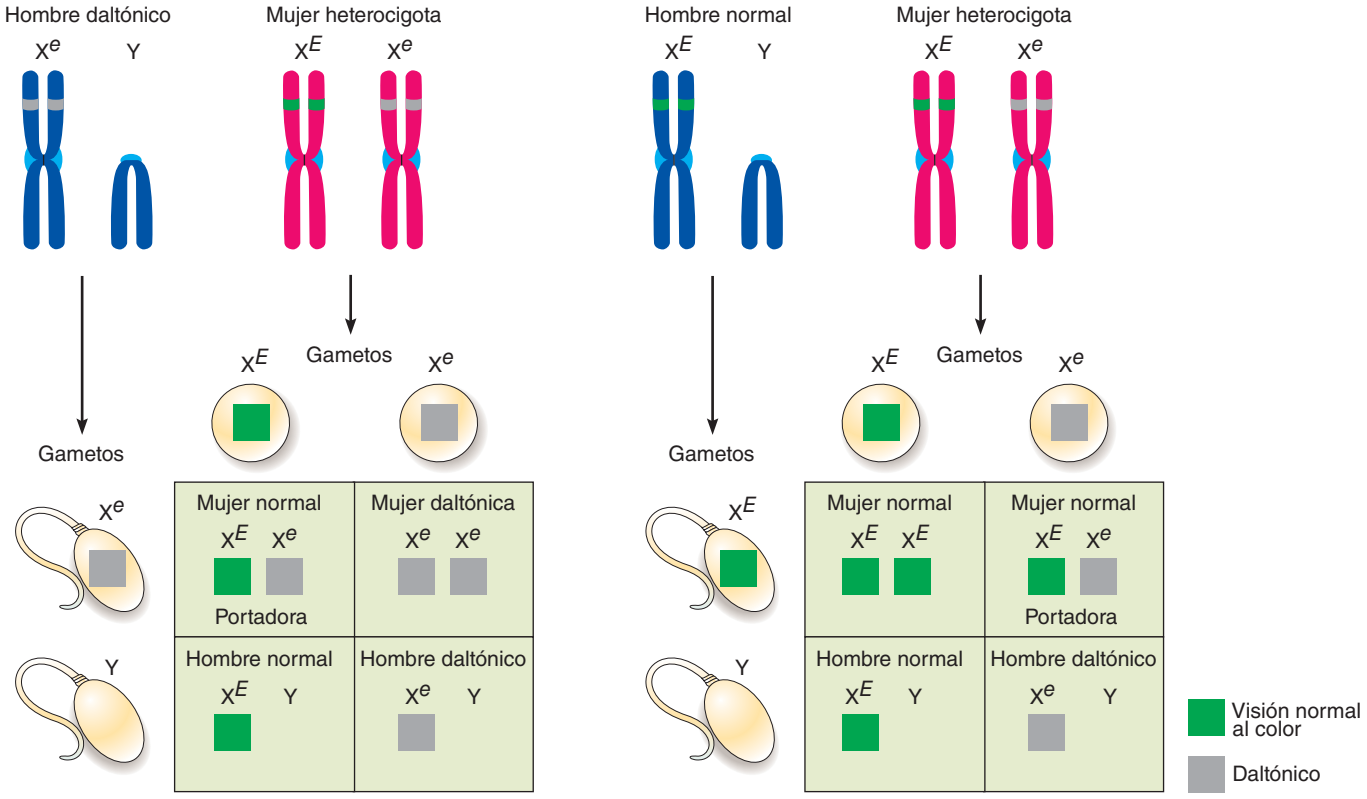
Los cromosomas X humanos contienen múltiples loci que son requeridos en ambos sexos. Los genes localizados en el cromosoma X, como los que controlan la percepción del color y la coagulación de la sangre, algunas veces son llamados *genes ligados al sexo.* Sin embargo, es más apropiado referirse a ellos como **genes ligados al X** porque siguen el patrón de transmisión del cromosoma X y, estrictamente hablando, no están ligados al sexo del organismo.

Un organismo femenino recibe un X de su madre y un X de su padre. Un organismo masculino recibe su cromosoma Y, que lo hace macho, de su padre. De su madre él hereda un solo cromosoma X y por lo tanto todos sus genes ligados al X. En el masculino, cada alelo presente en el cromosoma X se expresa, ya sea que el alelo fuera dominante o recesivo en el progenitor femenino.

Un masculino no es homocigoto ni heterocigoto para sus alelos ligados al X; en su lugar, él siempre es **hemicigoto**, es decir, tiene sólo una copia de cada gen ligado al X. El significado de hemicigocidad en machos, como los masculinos humanos, es algo raro, los genes recesivos ligados al X se expresan de tal manera que sea más probable que a los masculinos los afecten los muchos desórdenes genéticos asociados con el cromosoma X. En comparación sólo unos pocos genes están localizados exclusivamente en el cromosoma Y. Los cromosomas X y Y también tienen pequeñas áreas en donde portan los mismos genes, permitiendo que X y Y se puedan aparear durante la meiosis I.

Se utilizará un simple sistema de notación para problemas que implican ligamiento X, indicando el cromosoma X e incorporando alelos específicos como superíndices. Por ejemplo, el símbolo X^e significa un alelo recesivo ligado al X para el daltonismo y X^E denota un alelo ligado al X dominante para la visión normal al color. El cromosoma Y se escribe sin superíndices porque no porta el locus de interés. Dos alelos recesivos ligados al X deben estar presentes en uno femenino para que el anormal fenotipo sea expresado (X^eX^e), mientras que en el hombre hemicigoto un solo alelo recesivo (X^eY) causa el fenotipo anormal. Como consecuencia, esos alelos anormales se expresan con mucho más frecuencia en descendientes masculinos. Una mujer heterocigota puede ser una *portadora*, individuo que tiene una copia de un alelo recesivo mutante pero que no lo expresa en el fenotipo (X^EX^e).

Para que se exprese en una mujer, un alelo recesivo ligado al X debe ser heredado de ambos progenitores. Una mujer daltónica, por ejemplo, debe tener un padre daltónico y una madre que es homocigota o heterocigota para un alelo recesivo al daltonismo (**FIGURA 11-15**). La



(a) Para ser daltónica, una mujer debe heredar alelos de daltonismo de ambos progenitores.

(b) Si un hombre normal se aparea con una mujer portadora (heterocigota), se esperaría que la mitad de sus hijos fueran daltónicos y la mitad de sus hijas fueran portadoras.

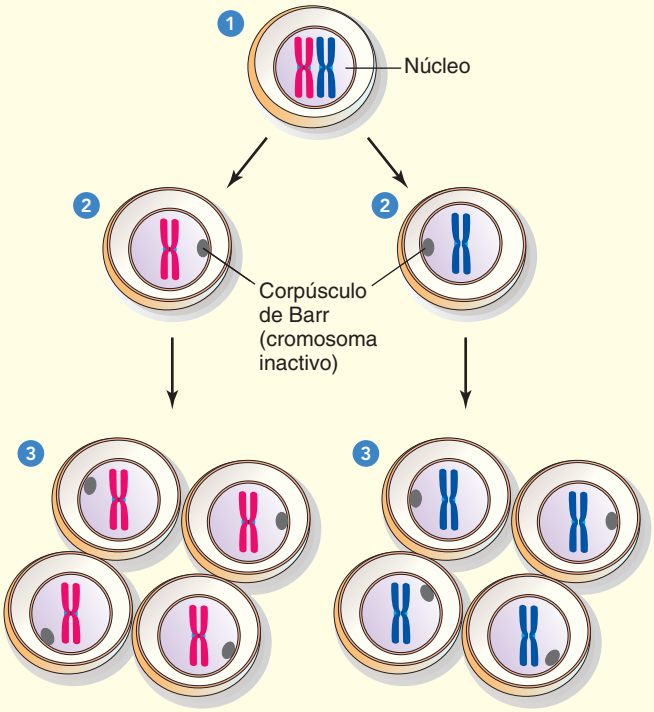
FIGURA 11-15 ***Animada*** **Ceguera a los colores (daltonismo) rojo-verde ligado al X**
Observe que el cromosoma Y no porta un gen de visión al color.

combinación homocigoto es inusual porque la frecuencia de los alelos para daltonismo es relativamente baja. En cambio, un hombre daltónico sólo necesita tener una madre que sea heterocigota para daltonismo; su padre puede tener visión normal. Por lo tanto, los rasgos recesivos ligados al X son genéticamente mucho más comunes en hombres que en mujeres, un hecho que puede explicar de modo parcial por qué los embriones de hombres humanos son más propensos a morir.

La compensación de dosis iguala la expresión de los genes ligados al X en machos y hembras

El cromosoma X contiene muchos genes requeridos por ambos sexos, una hembra normal tiene dos copias ("dosis") para cada locus, mientras que un macho normal sólo tiene una. La **compensación de dosis** es un mecanismo que hace equivalentes las dos dosis en la hembra y la dosis única en el macho. Debido a la compensación de dosis, los machos y las hembras producen cantidades iguales de proteínas codificadas por

PUNTO CLAVE **En mamíferos hembras, uno de los dos cromosomas X se inactiva aleatoriamente durante las primeras etapas del desarrollo, igualando el nivel de expresión de genes en los loci del cromosoma X en machos y hembras.**



(a) Inactivación de un cromosoma X en células femeninas.

1 El cigoto y las primeras células embrionarias tienen dos cromosomas X, uno de cada progenitor.

2 La inactivación aleatoria de uno de los cromosomas X ocurre en el desarrollo temprano. Aproximadamente la mitad de las células inactiva un cromosoma X (*célula izquierda*), y la otra mitad inactiva al segundo cromosoma X (*célula derecha*). El cromosoma X inactivo es visible como un corpúsculo de Barr cerca de la envoltura nuclear.

3 La inactivación de cromosomas persiste a través de las subsecuentes divisiones mitóticas, dando como resultado manchas de células en el cuerpo adulto.

Eunice Percy/Animals Animals

(b) Gato calicó persa. Un gato calicó tiene genes ligados al X para pelaje negro y amarillo (o naranja). Debido a la inactivación aleatoria del cromosoma X, el negro se expresa en algunos grupos de células y el naranja se expresa en otros. (Las manchas blancas se deben a la presencia de otros genes que afectan el color del pelaje).

FIGURA 11-16 ***Animada*** **Compensación de dosis en mamíferos hembras**

genes ligados al cromosoma X. Las moscas de la fruta machos logran esto haciendo más activo a su único cromosoma X. En la mayoría de los tejidos de la mosca, la actividad metabólica de un solo cromosoma X es igual a la actividad metabólica combinada de los dos cromosomas X presentes en la hembra.

Nuestro entendimiento de la compensación de dosis en humanos y en otros mamíferos es incompleto, pero en general el proceso implica la inactivación aleatoria de uno de los dos cromosomas X en la hembra (**FIGURA 11-16a**). Durante la interfase, se ve una mancha oscura de cromatina en el borde del núcleo de cada célula de un mamífero hembra cuando se marca y se observa al microscopio. Esta mancha oscura, un **corpúsculo de Barr**, es un denso, cromosoma X metabólicamente inactivo. El otro cromosoma X se asemeja a los autosomas metabólicamente activos; durante la interfase, es un largo hilo que no es evidente al microscopio óptico. De esto y de otra evidencia, la genetista británica Mary Lyon supuso en 1961 que en la mayoría de las células de un mamífero hembra, sólo se activan uno de los dos cromosomas X; el otro es inactivo y está condensado como un corpúsculo de Barr. Sin embargo, realmente nunca es completa la inactivación del cromosoma X; cerca de 25% de los genes en un cromosoma inactivo se expresa hasta cierto grado.

La inactivación de un cromosoma X es un hecho aleatorio en cada célula somática (corporal) del embrión hembra. Un mamífero hembra que es heterocigoto en un locus ligado al X expresa uno de los alelos en casi la mitad de sus células, y el otro alelo en la mitad restante. Algunas veces la inactivación del cromosoma X es evidente en el fenotipo. Los ratones y los gatos tienen varios genes ligados al X para ciertos colores del pelo. Las hembras que son heterocigotos para tales genes pueden mostrar manchas de un color de pelo en medio de áreas del otro color de pelaje. Este fenómeno, conocido como **variegación** (diversidad o multiplicidad de colores en el fenotipo), es evidente en el caparazón de una tortuga y en los gatos calicó (**FIGURA 11-16b**). En las primeras etapas de desarrollo, cuando están presentes relativamente pocas células, la inactivación del cromosoma X ocurre en forma aleatoria en cada célula. Entonces la inactivación X se mantiene durante todas las subsecuentes divisiones de toda la línea celular. Cuando cualesquiera de esas células se divide por mitosis, todas las células del *clon* (un grupo de células genéticamente idénticas) resultante tienen el mismo cromosoma X activo, y por lo tanto se desarrolla una mancha de células en la que todas expresan el mismo color.

Se podría preguntar por qué la variegación no siempre aparece en hembras heterocigotas en los loci ligados al X. La respuesta es que, aunque la variegación usualmente ocurre, se puede necesitar el empleo de técnicas especiales para observarla. Por ejemplo, la causa del daltonismo se debe a un defecto que implican pigmentos en las células cónicas en la retina del ojo. En al menos un tipo de daltonismo rojo-verde, la retina de una hembra heterocigota realmente contiene manchas de conos anormales, pero las manchas de conos normales son suficientes para aportar una visión al color normal. La variegación puede ser muy difícil de ver en casos en donde los productos celulares están mezclados con los fluidos corporales. Por ejemplo, en hembras heterocigotas para el alelo que causa la hemofilia, sólo la mitad de las células responsables de producir un factor de coagulación específico la realizan, pero producen lo suficiente para garantizar la coagulación normal de la sangre.

Repaso

- ¿Qué son los genes ligados?
- ¿Cómo utilizan los genetistas el cruzamiento de prueba de dos puntos para detectar ligamiento?
- ¿Qué cromosoma determina el sexo masculino en humanos y en otros mamíferos?
- ¿Qué es la compensación de dosis, y qué implica generalmente en mamíferos?

11.4 EXTENSIONES DE LA GENÉTICA MENDELIANA

OBJETIVOS DE APRENDIZAJE

9 Explicar algunas maneras en que los genes interactúan para afectar al fenotipo; estudiar cómo un solo gen puede afectar simultáneamente a múltiples características de un organismo.

10 Distinguir entre dominancia incompleta, codominancia, alelos múltiples, epistasis y herencia poligénica.

11 Describir la *norma de reacción* y dar un ejemplo.

La relación entre un locus dado y el rasgo que él controla puede o no ser simple. Un solo par de alelos de un locus puede regular la aparición de un solo rasgo (como el tallo largo o corto de la planta de guisante). Alternativamente, un par de alelos puede participar en el control de varios rasgos, o los alelos de muchos loci pueden interactuar para afectar la expresión fenotípica de un solo carácter. No es de extrañar que sean muy comunes esas relaciones más complejas.

Se puede evaluar el fenotipo en uno o más niveles. Puede ser un rasgo morfológico, como forma, tamaño, o color. Puede ser un rasgo fisiológico o aún un rasgo bioquímico, como la presencia o ausencia de una determinada enzima requerida para el metabolismo de alguna molécula específica. Además, los cambios en las condiciones ambientales bajo las cuales se desarrolla el organismo pueden alterar la expresión fenotípica de los genes.

La dominancia no siempre es completa

Estudios de la herencia de múltiples rasgos en una amplia variedad de organismos han demostrado que un miembro de un par de alelos puede no ser completamente dominante sobre otro. En tales casos, es inexacto utilizar los términos *dominante* y *recesivo*.

Las plantas comúnmente llamadas dondiego de noche (*Mirabilis jalapa*) pueden tener flores rojas o blancas. Cada color es de una variedad o línea pura cuando esas plantas se autopolinizan. ¿Qué color de flor se podría esperar en los descendientes de un cruzamiento entre una planta de flores rojas y una de flores blancas? Sin conocer cuál es el dominante, se podría predecir que todas tendrían flores rojas o que todas tendrían flores blancas. El botánico alemán Carl Correns, uno de los redescubridores del trabajo de Mendel, fue el primero en realizar este cruzamiento y encontrar que todos los descendientes F_1 ¡tenían flores rosas!

¿Este resultado indica, de alguna manera, que son incorrectos los principios de la herencia inferidos por Mendel? ¿Los rasgos de los progenitores se mezclan inseparablemente en los descendientes? Todo lo contrario, cuando se cruzan dos de esas plantas de flores rosas, aparecen descendientes de flores rojas, rosas y blancas en una proporción 1:2:1 (**FIGURA 11-17**). En este caso, como en todos los otros aspectos del proceso científico, los resultados que difieren de las suposiciones hacen que los científicos reconsideren y modifiquen sus hipótesis para tomar en cuenta los resultados excepcionales. Es claro que las plantas de flores rosas son individuos heterocigotos, y ni el alelo rojo ni el alelo blanco son completamente dominantes. Cuando el heterocigoto tiene un fenotipo intermedio a los de sus dos progenitores, los genes muestran **dominan-**

PUNTO CLAVE En la dominancia incompleta, un heterocigoto F_1 tiene un fenotipo intermedio al que presentan sus progenitores.

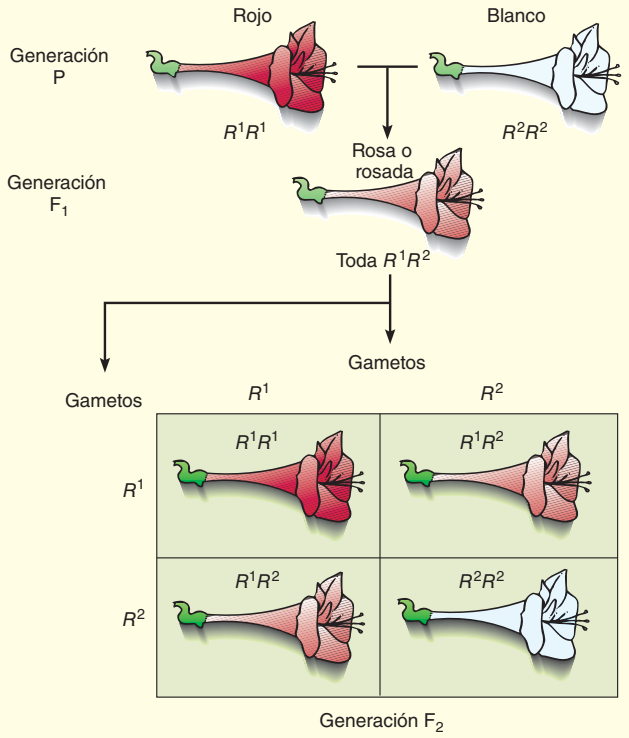


FIGURA 11-17 ***Animada*** **Dominancia incompleta en las flores de dondiego de noche (*Mirabilis jalapa*)**

Dos alelos de dominancia incompleta, R^1 y R^2, son responsables de los colores rojo, blanco y rosa en las flores. Las plantas de flores rojas son R^1R^1, las plantas de flores blancas son R^2R^2, y los heterocigotos (R^1R^2) son rosas. Observe que las letras mayúsculas se emplean para ambos alelos porque ninguno es recesivo al otro.

cia incompleta. En estos cruzamientos, las proporciones genotípicas y fenotípicas son idénticas.

La dominancia incompleta no es única a las flores dondiego de noche, ya que en plantas y animales se conocen otros casos de dominancia incompleta. Por ejemplo, cuando se cruzan pollos blancos de variedad pura y pollos negros de línea o variedad pura producen descendientes de color gris azulado, o de azul andaluz.

El pelaje de color rojizo en el ganado vacuno y equino no es completamente dominante sobre el pelo de color blanco. Los individuos heterocigotos tienen una mezcla de cabellos rojizos y blancos, es decir, *ruano*. Si observa a una yegua blanca alimentando a un potro ruano, ¿podría sugerir el color del pelo del padre del potro? Ya que los colores rojizo y blanco se expresan independientemente (cabello por cabello) en el ruano heterocigoto, entonces algunas veces los científicos se refieren a esto como un caso de **codominancia**. Estrictamente hablando, el término *dominancia incompleta* se refiere a casos en los cuales el heterocigoto es intermedio en el fenotipo, y *codominancia* se refiere a situaciones donde el heterocigoto expresa simultáneamente los fenotipos de ambos tipos de homocigotos.

Los humanos tenemos cuatro tipos sanguíneos (A, B, AB y O), que en conjunto se llaman **grupo sanguíneo ABO**. El grupo sanguíneo ABO humano es un excelente ejemplo de alelos codominantes. Los tipos sanguíneos A, B, AB y O están controlados por tres alelos que representan un solo locus (**TABLA 11-5**). El alelo I^A codifica para la síntesis de una específica glucoproteína, antígeno A, que se expresa en la superficie de los glóbulos rojos. (Las respuestas inmunes se estudian en el capítulo 45). Los *antígenos* son sustancias capaces de estimular una respuesta inmune. El alelo I^B conduce a la producción del antígeno *B*, una glucoproteína diferente pero relacionada. El alelo *i* es alélico a I^A e I^B, pero no codifica para un antígeno.

TABLA 11-5 Tipos sanguíneos ABO

Fenotipo (tipo sanguíneo)	Genotipo	Antígeno de la superficie de eritrocitos	anticuerpos séricos contra los antígenos A o B
A	I^AI^A o I^Ai	A	Anti-B
B	I^BI^B o I^Bi	B	Anti-A
AB	I^AI^B	A, B	Ninguno
O	*ii*	Ninguno	Anti-A, anti-B

*Esta tabla y el análisis del sistema sanguíneo ABO se han simplificado. Observe que el cuerpo produce anticuerpos contra los antígenos *faltantes* en sus propios eritrocitos o glóbulos rojos. Debido a su especificidad para los correspondientes antígenos, esos anticuerpos se emplean en pruebas estándar para determinar tipos sanguíneos.

Los individuos con el genotipo I^AI^A o I^Ai tienen tipo sanguíneo A. Las personas con genotipo I^BI^B o I^Bi tiene tipo sanguíneo B. Aquellos con genotipo I^AI^B tienen tipo sanguíneo AB, mientras que los de genotipo *ii* tienen tipo sanguíneo O. Esos resultados muestran que ni el alelo I^A ni el alelo I^B es dominante sobre el otro. Ambos alelos se expresan fenotípicamente en el heterocigoto y por lo tanto son codominantes entre sí, aunque cada uno es dominante al alelo *i*.

En un tiempo, la determinación de tipos sanguíneos se utilizó para resolver disputas de paternidad. Aunque las pruebas de tipo sanguíneo pueden *excluir* a alguien como posible progenitor de un niño en particular, nunca pueden probar que cierta persona sea el padre; sólo se determina si él o ella *podrían* serlo. ¿Podría un hombre con tipo sanguíneo AB ser el padre de un niño con tipo sanguíneo O? ¿Podría una mujer con tipo sanguíneo O ser la madre de un niño con tipo sanguíneo AB? ¿Podría un niño tipo B con una madre tipo A tener un padre tipo A o un padre tipo O?[3]

En una población pueden existir múltiples alelos para un locus

La mayor parte de los ejemplos anteriores se han ocupado con situaciones en donde cada locus estaba representado por un máximo de dos variantes alélicos (tres en el ejemplo de los tipos sanguíneos). Es cierto que un solo individuo diploide tiene un máximo de dos alelos distintos para un locus particular y que un gameto haploide sólo tiene un alelo para cada locus. Sin embargo, si se sondea una población se pueden encontrar más de dos alelos para un locus particular, como ya se vio con el grupo sanguíneo ABO (vea la tabla 11-5). Si en la población existen tres o más alelos para un locus dado, entonces ese locus tiene **alelos múltiples**.

La investigación ha mostrado que muchos loci tienen alelos múltiples. Algunos alelos se pueden identificar por la actividad de cierta enzima o mediante alguna otra característica bioquímica pero no producen un obvio fenotipo. Otros producen un fenotipo fácilmente reconocible,

[3]La respuesta a todas estas preguntas es no.

y pueden discernirse ciertos patrones de dominancia cuando los alelos se combinan en diversas formas. En otra serie de alelos múltiples, ciertos alelos pueden ser codominantes y otros incompletamente dominantes. En tales casos, los heterocigotos por lo común tienen fenotipos intermedios a aquellos de sus progenitores.

Un solo gen puede afectar múltiples aspectos del fenotipo

En los ejemplos dados, la relación entre un gen y su fenotipo ha sido directa, precisa, y exacta, y los loci han controlado la aparición de rasgos únicos. Sin embargo, la relación del gen al rasgo puede no tener una base genética única. La mayor parte de los genes afectan a varias características distintas. La habilidad de un solo gen sobre múltiples efectos se conoce como **pleiotropía**. La mayoría de los casos de pleiotropía se pueden rastrear a una sola causa fundamental. Por ejemplo, una enzima defectuosa puede afectar el funcionamiento de muchos tipos de células. La pleiotropía es evidente en muchas enfermedades genéticas en las cuales un solo par de alelos causan múltiples síntomas. Por ejemplo, personas que son homocigotos para el alelo recesivo que causa la fibrosis quística produce mucosidad espesa anormal en muchas partes del cuerpo, incluyendo los sistemas respiratorio, digestivo, y reproductivo (en el capítulo 16 se analiza la fibrosis quística).

Los alelos de diferentes loci pueden interactuar para producir un fenotipo

Varios pares de alelos pueden interactuar para afectar a un solo fenotipo, o un par puede inhibir o revertir el efecto de otro par. Un ejemplo de interacción genética se ilustra mediante la herencia de crestas en los pollos, en donde dos genes pueden interactuar para producir un nuevo fenotipo (**FIGURA 11-18**). El alelo para cresta tipo roseta, *R*, es dominante sobre la cresta simple, *r*. Un segundo, par no ligado de alelos controla la herencia de una cresta tipo guisante, *P*, versus la cresta simple, *p*. Un pollo de cresta simple es homocigoto para el alelo recesivo en ambos loci (*pprr*). Un pollo de cresta tipo roseta es *ppRR* o *ppRr*, y un pollo de cresta tipo guisante es *PPrr* o *Pprr*. Cuando ocurren *R* y *P* en el mismo individuo, el fenotipo no es cresta tipo guisante ni tipo roseta sino un tipo completamente diferente, una cresta tipo nuez. El fenotipo de cresta tipo nuez se produce siempre que un pollo tiene uno o dos alelos *R*, más uno o dos alelos *P* (es decir, *PPRR*, *PpRR*, *PPRr*, o *PpRr*). ¿Qué se podría suponer acerca de los tipos de crestas entre los descendientes de dos pollos de cresta tipo nuez heterocigotos, *PpRr*? ¿Cómo afecta esta forma de interacción genética a la razón de fenotipos en la generación F_2? ¿Es la típica razón mendeliana 9:3:3:1?[4]

La **epistasis** es un tipo común de interacción genética en la cual la presencia de ciertos alelos de un locus puede evitar o enmascarar la expresión de alelos de un diferente locus y en su lugar expresar su propio fenotipo. (El término *epistasis* significa "ponerse en pie sobre"). A diferencia del ejemplo de los pollos, en la epistasis no se producen nuevos fenotipos.

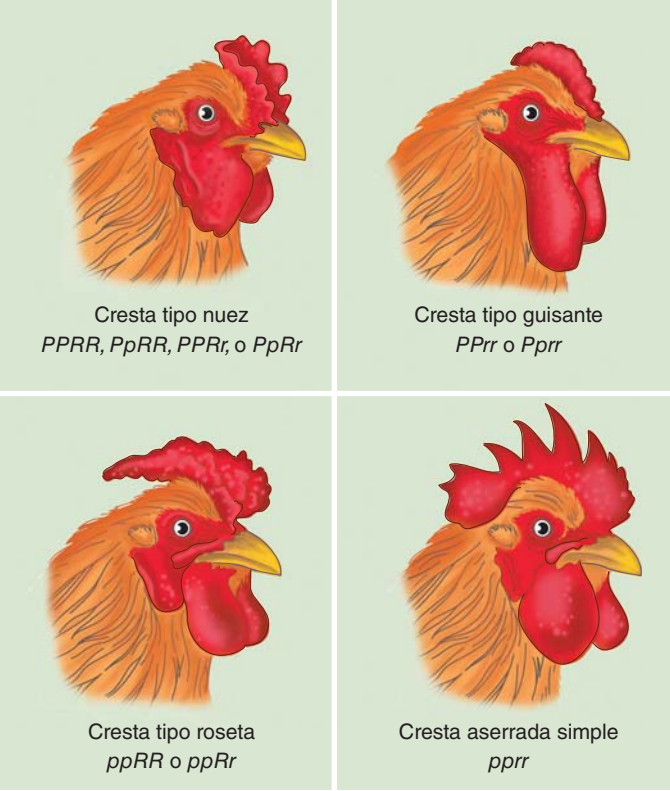


FIGURA 11-18 ***Animada*** **Interacción de genes en pollos**
Dos pares de genes controlan a cuatro fenotipos de crestas en pollos. Los pollos con crestas tipo nuez tienen el genotipo *P_R_*. Los pollos con crestas tipo guisante tienen el genotipo *P_rr*, y aquellos con crestas tipo roseta tienen el genotipo *ppR_*. Los pollos que son homocigotos recesivos para ambos loci, *pprr*, tienen una cresta aserrada simple. (Los espacios en blanco representan alelos dominantes o recesivos).

El color del pelo en perros Labradores es un ejemplo de epistasis que implica un gen para activar o no el pigmento y un gen para definir el color del pelaje (**FIGURA 11-19**). Los dos alelos para el gen del pigmento son *B* para pelo negro y su contraparte recesiva, *b*, para pelo chocolate. El gen para determinar el color del pelaje tiene dos alelos, *E* para la expresión de pelaje negro y chocolate y *e*, que es epistático y bloquea la expresión del gen *B*/*b*. El alelo epistático (gen que expresa el fenotipo) es recesivo y por lo tanto se expresa como pelaje dorado sólo en la condición homocigoto (*ee*), sin importar la combinación de los alelos *B* y *b* en el genotipo.

En la herencia poligénica, el descendiente muestra una variación continua en los fenotipos

Muchos caracteres humanos, como la altura, forma corporal, y pigmentación de la piel, no son heredados a través de alelos en un solo locus. Lo mismo es cierto para múltiples caracteres comercialmente importantes en plantas y animales domésticos, como la producción de leche y huevos. Los alelos en varios, quizás muchos, loci afectan a cada carácter. El término **herencia poligénica** se aplica cuando múltiples pares independientes de genes tienen similares y aditivos efectos sobre el mismo carácter.

Se tienen cerca de 60 loci para la herencia de la pigmentación de piel en humanos. En este ejemplo, para mantener simplicidad en las co-

[4]Los descendientes de dos pollos heterocigotos de cresta tipo nuez tendrán cuatro genotipos en lo que parece ser la proporción mendeliana 9:3:3:1, 9 de cresta tipo nuez, 3 de cresta tipo guisante, 3 de cresta tipo roseta, y 1 de cresta serrada simple. Este ejemplo no es una típica proporción mendeliana 9:3:3:1 ya que implica un solo carácter (forma de cresta) codificado por alelos en dos diferentes loci. En la herencia mendeliana, la proporción 9:3:3:1 implica *dos* caracteres (como el color y la forma de la semilla) codificados por alelos en dos loci.

© Susan Schmitz/Shutterstock

FIGURA 11-19 ***Animada*** **Epistasis en perros labradores**

Dos pares de genes interactúan para controlar el color del pelo en perros labradores. Los perros negros tienen el genotipo *B_E_*; los labradores dorados tienen el genotipo *B_ee* o *bbee*; y los perros color chocolate tienen el genotipo *bbE_*. (Los espacios en blanco representan alelos dominantes o recesivos).

sas, se ilustra el principio de herencia poligénica en la pigmentación de piel humana con pares de alelos en tres loci no ligados. Éstos se pueden designar por *A* y *a*, *B* y *b*, y *C* y *c*. Las letras mayúsculas representan alelos de dominancia incompleta que producen piel oscura. Entre más letras mayúsculas, entonces la piel es más oscura porque los alelos afectan la pigmentación de la piel de manera aditiva. Una persona con la piel lo más oscura posible tendría el genotipo *AABBCC*, y una persona con la piel lo más clara posible tendría el genotipo *aabbcc*. Todos los descendientes F_1 de una persona *aabbcc* y una persona *AABBCC* son *AaBbCc* y tienen un color de piel intermedio. Los descendientes F_2 de dos de tales heterocigotos triples (*AaBbCc* × *AaBbCc*) tendrían pigmentación de piel variando de muy oscura a muy clara (**FIGURA 11-20**).

La herencia poligénica se caracteriza por una generación F_1 que es intermedia entre los dos progenitores completamente homocigotos y por una generación F_2 que muestra amplia variación entre los dos tipos de los progenitores. Cuando en una población el número de individuos se grafica versus la cantidad de pigmentación de la piel y se unen los puntos, el resultado es una curva en forma de campana, una *curva de distribución normal*. La mayoría de los individuos de la generación F_2 tienen uno de los fenotipos intermedios; sólo algunos muestran los fenotipos extremos de la original generación P (es decir, de los abuelos). En promedio, sólo 1 de 64 es tan oscuro como el abuelo más oscuro, y sólo 1 de 64 es tan claro como el abuelo más claro. Cada uno de los alelos *A*, *B* y *C* producen casi la misma cantidad de oscurecimiento de la piel; así, todos los genotipos *AaBbCc*, *AABbcc*, *AAbbCc*, *AaBBcc*, *aaBBCc*, *AabbCC*, y *aaBbCC* producen fenotipos intermedios similares.

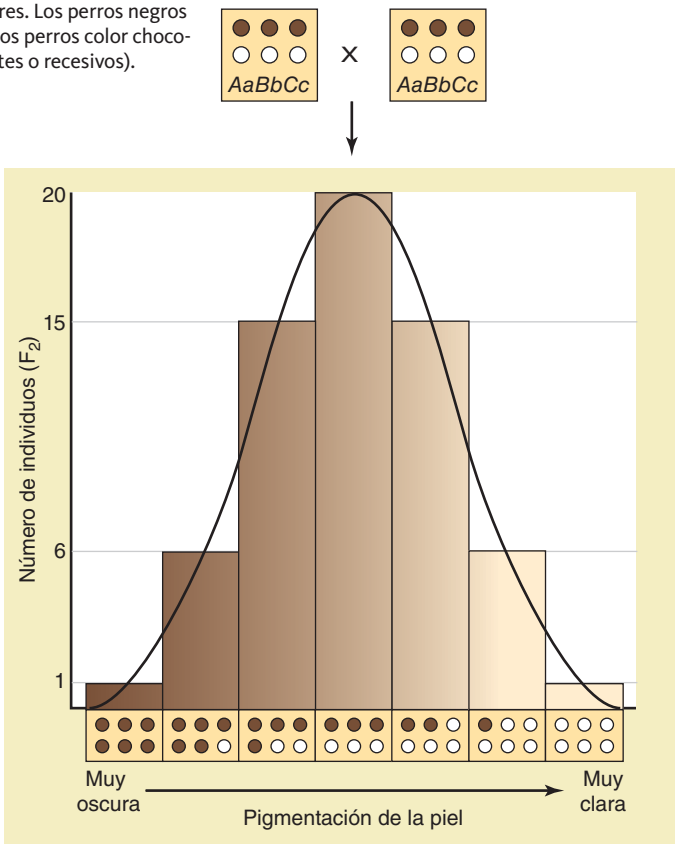


FIGURA 11-20 **Herencia poligénica en la pigmentación de la piel humana**

Este ejemplo simplificado supone que la pigmentación de la piel en humanos está controlada por alelos de tres loci no ligados. Los alelos que producen la piel oscura (*A*, *B* y *C*) se representan por letras mayúsculas, pero no son dominantes. En lugar de eso, sus efectos son aditivos. El número de puntos oscuros, cada uno significando un alelo productor de piel oscura, se contabiliza para determinar el fenotipo. Es posible un amplio rango de fenotipos cuando se aparean individuos de fenotipo intermedio y tienen descendientes (*AaBbCc* × *AaBbCc*). La distribución esperada de fenotipos es consistente con la curva de distribución normal superpuesta.

Los genes interactúan con el ambiente para formar al fenotipo

Las hortensias son arbustos cultivados por sus atractivas flores. El color de ciertas flores hortensias varía de azul a púrpura y a rosa dependiendo del nivel de aluminio en el suelo antes de que las flores inicien su desarrollo. Es fácil manejar el nivel de aluminio agregando aluminio o sulfato de aluminio al suelo o disminuyendo el pH del terreno (en suelos ácidos, el aluminio es más soluble). Bajo esas condiciones, las flores hortensias son azules. En suelos alcalinos (elaborados al adicionar piedra caliza al terreno), el aluminio es menos soluble, y entonces las flores son rosas (**FIGURA 11-21**).

Otro ejemplo del efecto del ambiente sobre la expresión genética implica a los conejos del Himalaya. El fenotipo de esos conejos es de pelo blanco excepto por manchas oscuras en los oídos, nariz y patas. La temperatura superficial local de los oídos, nariz y patas del conejo es más fría en el ambiente natural del conejo, y esta diferencia de temperatura provoca la producción de pelo oscuro. Si los conejos con el genotipo himalaya se colocan a temperatura cálida (30°C), entonces los conejos son completamente blancos, sin manchas os-

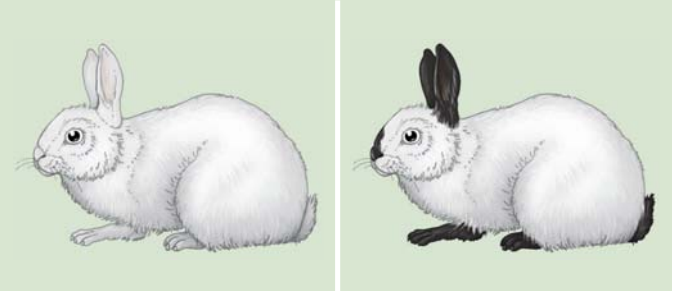
© Wildscape/Alamy

FIGURA 11-21 Influencia del ambiente en el color de las flores hortensias
Las flores hortensias varían en color dependiendo de la disponibilidad de aluminio, que a su vez depende del pH del suelo. Las flores azules se dan en un suelo con pH de 5.5 o menor, las flores púrpuras en un terreno con pH de 5.6 a 6.4, y las flores rosas en un suelo con pH de 6.5 a 7.0.

curas en los oídos, nariz y patas (**FIGURA 11-22a**). Sin embargo, si los conejos himalaya se ponen a una temperatura más fría (25°C), desarrollan las características de manchas oscuras en el pelo (**FIGURA 11-22b**). Así, los genes pueden funcionar en forma muy diferente en distintos ambientes.

Ahora se examina un ejemplo humano, la estatura, en el contexto de genes y ambiente. La herencia de la estatura en humanos es poligénica e implica alelos que representan a diez o más loci. Debido a que muchos genes están implicados y como la altura se modifica por una variedad de condiciones ambientales, como la dieta y la salud en general, la altura de la mayoría de los adultos varía de 4 pies 2 pulgadas (1.25 m) a 7 pies 2 pulgadas (2.15 m). Los genes que afectan la altura establecen límites para el fenotipo, ningún humano tiene una altura de 12 pies, por ejemplo, pero el ambiente da forma al fenotipo dentro de sus límites genéticos. El rango de las posibilidades fenotípicas que se pueden desarrollar a partir de un solo genotipo bajo diferentes condiciones ambientales se conoce como la **norma de reacción**. En ciertos genotipos la norma de reacción está muy limitada. En otros genotipos, como aquellos implicados en la estatura humana, la norma de reacción es muy amplia.

Aunque las interacciones entre genes y el ambiente influyen sobre los fenotipos de muchos caracteres, es difícil determinar las contribuciones exactas de los genes y del ambiente a un fenotipo dado. En algunos casos el ambiente regula la actividad de ciertos genes, activándolos en algunas condiciones ambientales e inhibiéndolos en otras. Durante años los investigadores supusieron la relativa importancia de la *herencia* (genética/biología) contra *el entorno* (influencias ambientales) consi-



(a) Genotipo himalaya en temperaturas cálidas.

(b) Genotipo himalaya en temperaturas frías.

FIGURA 11-22 ***Animada*** **Influencia del ambiente en el color del pelo en conejos**
Esos conejos tienen el mismo genotipo para color del pelo, pero se han expuesto a diferentes temperaturas.

derando caracteres humanos como inteligencia, depresión, desórdenes bipolares y esquizofrenia. Estudios con gemelos idénticos criados en diferentes ambientes indican que los individuos pueden heredar potencial genético o vulnerabilidades, pero que las condiciones ambientales pueden influir en la expresión del genotipo. Así, la expresión fenotípica depende de una combinación de herencia *y* el entorno.

Repaso

- ¿Qué es la dominancia incompleta? ¿La codominancia?
- ¿Cuál es la diferencia entre alelos múltiples y la herencia poligénica?
- ¿Qué es la pleiotropía? ¿La epistasis?
- ¿Qué es una norma de reacción?

RESUMEN: ENFOQUE EN LOS OBJETIVOS DE APRENDIZAJE

11.1 *(página 238)*

1 Definir los términos *fenotipo, genotipo, locus, alelo, alelo dominante, alelo recesivo, homocigotos* y *heterocigotos.*

- Los **genes** están en los cromosomas; el sitio que un gen ocupa en el cromosoma es su **locus**. Los **alelos** son diferentes formas de un gen particular; ocupan loci correspondientes en cromosomas homólogos.
- Un individuo que porta dos alelos idénticos es **homocigoto** para ese locus. Si los dos alelos son diferentes, entonces ese individuo es **heterocigoto** para ese locus.
- Un alelo, el **alelo dominante**, puede enmascarar la expresión del otro alelo, el **alelo recesivo**, en un individuo heterocigoto. Por esta razón dos individuos con la misma apariencia, o fenotipo, pueden diferir entre sí en su grupo genético (es decir, su combinación de alelos), o **genotipo**.

2 Describir los principios de Mendel de segregación y de transmisión o distribución independiente.

- De acuerdo con el **principio de segregación** de Mendel, durante la meiosis los alelos para cada locus se separan, o segregan, entre sí. Cuando se forman los gametos haploides, cada uno sólo contiene un alelo por cada locus.
- De acuerdo con el **principio de transmisión** o segregación **independiente** de Mendel, los alelos de distintos loci están distribuidos aleatoriamente en los gametos. Esto puede resultar en una **recombinación genética**, la producción de nuevas combinaciones de alelos que no estaban presentes en la **generación parental (P)**.

CENGAGENOW™ **Aprenda más acerca de la transmisión independiente haciendo clic sobre la figura en CengageNOW.**

3 Distinguir entre los cruzamientos monohíbrido, dihíbrido y de prueba.

- Un cruzamiento entre progenitores homocigotos (generación P) que entre sí difieren con respecto a sus alelos en un locus, se llama **cruzamiento monohíbrido**; si ellos difieren en dos loci, entonces se llama **cruzamiento dihíbrido**. La primera generación de descendientes, llamada **generación F_1**, es heterocigótica; la generación producida por un cruzamiento de dos individuos F_1 es la **generación F_2**.
- El **cruzamiento de prueba** entre un individuo de genotipo desconocido y un individuo recesivo ayuda a determinar el genotipo incógnita.

CENGAGENOW™ **Aprenda más sobre cruzamientos monohíbrido, dihíbrido, y de prueba haciendo clic sobre la figura en CengageNOW.**

4 Explicar los principios de Mendel de segregación y de transmisión independiente, con lo que actualmente los científicos conocen acerca de genes y cromosomas.

- La segregación de alelos es un resultado directo de los cromosomas homólogos que se separan durante la meiosis.
- La transmisión independiente ocurre porque existen dos maneras en que dos pares de cromosomas homólogos se pueden arreglar en la metafase I de la meiosis. La orientación de los cromosomas homólogos sobre la placa metafásica determina la manera en que se distribuyen los cromosomas en las células haploides.

11.2 *(página 247)*

5 Aplicar apropiadamente las reglas del producto y de la suma para predecir los resultados de los cruzamientos genéticos.

- De acuerdo con la **regla del producto**, la probabilidad de que ocurran juntos dos eventos independientes se puede calcular multiplicando las probabilidades de cada evento por separado.
- De acuerdo con la **regla de la suma**, la probabilidad de que un resultado se pueda obtener en más de una manera se determina sumando las probabilidades de cada evento por separado.

11.3 *(página 249)*

6 Definir *ligamiento* y relacionarlo a eventos específicos en la meiosis.

- **Ligamiento** es la tendencia de que un grupo de genes en el mismo cromosoma sean heredados juntos. La transmisión o distribución independiente no se aplica si dos loci están ligados cercanamente en el mismo par de cromosomas homólogos.
- La recombinación de genes ligados puede resultar de un **entrecruzamiento** (rompimiento y reunificación de cromátidas homólogas) en la profase I meiótica. (De la **sección 11.1** recuerde que la recombinación también se puede originar de la transmisión o distribución independiente de genes no ligados).

7 Demostrar cómo los datos de un cruzamiento de prueba, que implican alelos de dos loci, se pueden emplear para distinguir entre transmisión independiente y ligamiento.

- Para distinguir entre transmisión independiente de genes no ligados y genes ligados, es necesario efectuar un **cruzamiento de dos puntos** entre un individuo que sea heterocigoto en ambos loci y un individuo que sea homocigoto recesivo para ambos.
- Se reconoce el ligamiento cuando en un cruzamiento de dos puntos se produce un exceso de descendientes tipo parental y una deficiencia de descendientes de tipo recombinante.

8 Analizar la determinación genética del sexo y la herencia de genes ligados al X en mamíferos.

- El sexo de humanos y de otros mamíferos se determina por los **cromosomas X** y **Y**. Los mamíferos hembra normales tienen dos cromosomas X; los machos normales tiene un cromosoma X y uno Y. La fertilización de un óvulo que porta una X por un espermatozoide que porta una X da como resultado un cigoto hembra (XX). La fertilización de un óvulo con un cromosoma X por un espermatozoide con un cromosoma Y da como resultado un cigoto macho (XY).
- El cromosoma Y determina el sexo masculino en mamíferos. El cromosoma X contiene diferentes genes sin relación a la determinación del sexo que son requeridos por machos y hembras. Un macho recibe de su madre todos sus **genes ligados al X**. Una hembra recibe genes ligados al X de ambos progenitores.

11.4 *(página 255)*

9 Explicar algunas maneras en que los genes interactúan para afectar al fenotipo; estudiar cómo un solo gen puede afectar simultáneamente a múltiples características de un organismo.

- **Pleiotropía** es la capacidad de un gen para tener varios efectos sobre diferentes caracteres. La mayoría de los casos de pleiotropía se pueden deber a una sola causa, tal como una enzima defectuosa. Alternativamente, los alelos de múltiples loci pueden interactuar para afectar la expresión fenotípica de un solo carácter.

10 Distinguir entre dominancia incompleta, codominancia, alelos múltiples, epistasis y herencia poligénica.

- No siempre se aplica la dominancia; algunos alelos muestran **dominancia incompleta**, en la que el heterocigoto es intermedio en el fenotipo, o **codominancia**, en donde el heterocigoto simultáneamente expresa los fenotipos de ambos homocigotos.
- En una población pueden existir **alelos múltiples**, tres o más alelos que potencialmente pueden ocupar un locus particular. Un individuo diploide tiene cualesquiera dos de los alelos; un individuo haploide o gameto sólo tiene uno.

- En la **epistasis**, un alelo de un locus puede evitar o enmascarar la expresión de alelos de un locus diferente.
- En la **herencia poligénica**, múltiples pares independientes de genes pueden tener efectos similares y aditivos sobre el fenotipo.

11 Describir la *norma de reacción* y dar un ejemplo.

- El rango de posibilidades fenotípicas que se pueden desarrollar de un solo genotipo bajo diferentes condiciones ambientales, se conoce como la **norma de reacción**.
- Muchos genes están implicados en la herencia de la estatura en los humanos. También, la estatura se modifica por una variedad de condiciones ambientales, como la dieta y la salud en general. Los genes que afectan la estatura establecen la norma de reacción, es decir, los límites, para el fenotipo, y el ambiente da forma al fenotipo dentro de su norma de reacción.

EVALÚE SU COMPRENSIÓN

1. Uno de los loci autosómicos que controla el color ocular en las moscas de la fruta tiene dos alelos, uno para ojos cafés y el otro para los ojos rojos. Las moscas de la fruta de una variedad pura con ojos cafés se cruzaron con moscas de una variedad pura con ojos rojos. Las moscas F_1 tuvieron ojos rojos. ¿Qué conclusión se puede obtener de este experimento? (a) esos alelos experimentaron transmisión independiente (b) esos alelos sufrieron segregación (c) esos genes están ligados al X (d) el alelo para ojos rojos es dominante sobre el alelo para ojos cafés (e) todos los incisos anteriores son ciertos
2. Las moscas de la F_1 descritas en la pregunta 1 se aparean con moscas de ojos cafés de una variedad pura . ¿Qué fenotipos se espera que tengan los descendientes? (a) todos los ojos rojos (b) todos los ojos cafés (c) mitad ojos rojos y mitad ojos cafés (d) hembras de ojos rojos y machos de ojos cafés (e) hembras de ojos cafés y machos de ojos rojos
3. El tipo de cruzamiento descrito en la pregunta 2 es (a) un cruzamiento F_2 (b) un cruzamiento dihíbrido (c) un cruzamiento de prueba (d) un cruzamiento de prueba de dos puntos (e) ninguno de los anteriores
4. Individuos con genotipo *AaBb* se cruzaron con individuos *aabb*. Aproximadamente se produjeron iguales cantidades de las siguientes clases de descendientes: *AaBb*, *Aabb*, *aaBb* y *aabb*. Esos resultados ilustran el (los) principio(s) de Mendel de (a) ligamiento (b) transmisión independiente (c) segregación (d) a y c (e) b y c
5. Suponga que la proporción de mujeres a hombres es 1:1. Una pareja ya tiene dos hijas y ningún hijo. Si planean tener un total de seis descendientes, ¿cuál es la probabilidad de que tengan cuatro hijas más? (a) $\frac{1}{4}$ (b) $\frac{1}{8}$ (c) $\frac{1}{16}$ (d) $\frac{1}{32}$ (e) $\frac{1}{64}$
6. El daltonismo rojo verde es un desorden recesivo ligado al X en humanos. Su amiga es la hija de un padre daltónico y madre con visión normal al color, pero su abuelo materno era daltónico. ¿Cuál es la probabilidad de que su amiga sea daltónica? (a) 1 (b) $\frac{1}{2}$ (c) $\frac{1}{4}$ (d) $\frac{3}{4}$ (e) 0
7. Cuando dos moscas de alas largas se aparearon, los descendientes incluyeron a 77 con alas largas y a 24 con alas cortas. ¿La condición de ala corta es dominante o recesiva? ¿Cuáles son los genotipos de los progenitores?
8. El pelo largo de los gatos persas es recesivo sobre el pelo corto de los gatos siameses, pero el color de pelo negro de los persas es dominante sobre el color de pelo marrón de los siameses. Introduzca símbolos apropiados para los alelos de esos dos loci no ligados. Si un persa puro, negro y de pelo largo se cruza con un siamés puro, marrón y de pelo corto, ¿qué apariencia tendrán los descendientes F_1? Si se cruzan dos de esos gatos F_1, ¿qué probabilidad hay de que aparezca un gato marrón de pelo largo en la generación F_2? (Utilice el método probabilístico abreviado para obtener la respuesta; entonces, compruebe con un cuadrado de Punnett).
9. La señora y el señor Smith están preocupados porque sus propios tipos sanguíneos son A y B, respectivamente, pero su nuevo hijo, Richard, tiene tipo sanguíneo O. ¿Podría Richard ser el hijo de estos progenitores?
10. Un gallo de cresta tipo nuez se cruza con tres gallinas. La gallina A, de cresta tipo nuez, tiene descendientes en la razón de 3 tipo nuez a 1 tipo roseta. La gallina B, de cresta tipo guisante, tiene descendientes en la razón de 3 tipo nuez a 3 tipo guisante a 1 tipo roseta a 1 serrada simple. La gallina C, de cresta tipo nuez, sólo tiene descendientes de cresta tipo nuez. ¿Cuáles son los genotipos del gallo y de las tres gallinas?
11. Los individuos de genotipo *AaBb* se cruzaron con individuos de genotipo *aabb*. Se contabilizaron mil descendientes, con los siguientes resultados: 474 *Aabb*, 480 *aaBb*, 20 *AaBb* y 26 *aabb*. ¿Qué tipo de cruzamiento es? ¿Los loci son ligados? ¿Cuáles son las dos clases paternas y las dos clases recombinantes de los descendientes? ¿Cuál es el porcentaje de recombinación entre esos dos loci? ¿A cuántas unidades mapa están separados?
12. Los genes *A* y *B* están separados 6 unidades mapa, y *A* y *C* están separados 4 unidades mapa. ¿Qué gen es intermedio a *B* y *C* si éstos están separados 10 unidades mapa? ¿Cuál es el intermedio si *B* y *C* están separados 2 unidades mapa?

PENSAMIENTO CRÍTICO

1. Elabore una serie de diagramas que muestren lo siguiente, teniendo cuidado de terminar cada serie con gametos haploides:
   (a) Cómo se segrega un par de alelos para un solo locus en la meiosis.
   (b) Cómo varían independientemente los alelos de dos loci desligados en la meiosis.
   (c) Cómo los alelos de dos loci ligados experimentan recombinación genética.
2. ¿Siempre se puede asegurar el genotipo de un organismo para un locus particular si se conoce su fenotipo? Inversamente, si se da el genotipo de un organismo para un locus, ¿se puede predecir de manera confiable su fenotipo? Explique.
3. Compare los mecanismos de recombinación genética en genes ligados y desligados.
4. **VÍNCULO CON LA EVOLUCIÓN.** La teoría de la evolución de Darwin mediante selección natural se basa en cuatro observaciones sobre el mundo natural. Una de éstas es que cada individuo tiene una combinación de rasgos que lo hace distinto. Darwin reconoció que mucha de esta variación entre individuos se debe heredar, pero él no conocía el mecanismo de herencia de Mendel. Apoyándose en lo aprendido en este capítulo, explique brevemente la variación entre individuos observada por Darwin.
5. **ANÁLISIS DE DATOS.** Empleando la gráfica en la figura 11-20, determine ¿cuántos descendientes estuvieron implicados en el hipotético cruzamiento para el estudio del color de la piel? ¿Qué porcentaje tuvo la piel más clara posible? ¿La piel más oscura?
6. **ANÁLISIS DE DATOS.** La siguiente figura muestra un cruzamiento entre un perro labrador negro homocigoto y uno dorado homocigoto. ¿Cuál es el fenotipo de la generación F_1? ¿Cuáles son los fenotipos y la proporción fenotípica de la generación F_2? ¿La herencia de color del pelo en los perros Labradores es un ejemplo de qué tipo de patrón de herencia?

Progenitores homocigotos:

BBEE X *bbee*

↓

Cachorros F_1:

BbEe

↓

Posibles combinaciones de alelos entre cachorros F_1:

	BE	*Be*	*bE*	*be*
BE	*BBEE*	*BBEe*	*BbEE*	*BbEe*
Be	*BBEe*	*BBee*	*BbEe*	*Bbee*
bE	*BbEE*	*BbEe*	*bbEE*	*bbEe*
be	*BbEe*	*Bbee*	*bbEe*	*bbee*

CENGAGENOW™ Preguntas adicionales están disponibles en CengageNOW en www.cengage.com/login.

12 ADN: Molécula portadora de la información genética

Dr. Gopal Murti/Visuals Unlimited

Micrografía electrónica de la replicación del ADN. Durante la replicación, dos moléculas de ADN se sintetizan a partir de la molécula original o molécula parental. Este proceso se observa en la estructura en forma de Y, denominada *tenedor de replicación*.

CONCEPTOS CLAVE

12.1 Desde inicios de la década de 1920, se comenzó a acumular evidencia de que el ADN es el material hereditario.

12.2 La molécula de ADN consiste en dos cadenas que se enrollan una alrededor de la otra para formar una doble hélice; el orden de sus componentes básicos es la clave para el almacenamiento de la información genética. Los componentes básicos del ADN consisten en cuatro diferentes subunidades de nucleótidos, denominados T, C, A y G. El acoplamiento de las subunidades de nucleótidos se produce con base en reglas precisas de apareamiento: T se empareja con A, y C se empareja con G.

12.3 La replicación del ADN, que resulta en dos moléculas idénticas de ADN de doble cadena, establece el mecanismo molecular para transmitir la información genética de una generación a la siguiente.

Después del redescubrimiento de los principios de Mendel en 1900, los genetistas realizaron diferentes experimentos para aprender cómo están ordenados los genes en los cromosomas y cómo se transmiten de generación en generación. Sin embargo, las preguntas básicas siguieron sin respuesta durante la mayor parte de la primera mitad del siglo XX: ¿De qué están hechos los genes? ¿Cómo funcionan los genes? Los estudios de los patrones de herencia que se describen en el capítulo 11 no responden a estas preguntas. Sin embargo, proporcionaron una base de conocimiento que permite a los científicos hacer predicciones acerca de la naturaleza molecular (química) de los genes y cómo funcionan.

En general, los científicos estaban de acuerdo en que los genes debían tener alguna forma de almacenar la información, que la célula puede recuperar y utilizar. Pero, los científicos también tuvieron que considerar otras propiedades de los genes. Por ejemplo, los experimentos con diversos organismos han demostrado que los genes son generalmente estables y se transmiten sin cambios de generación en generación. Sin embargo, en ocasiones un gen se transforma en una forma diferente; estos cambios genéticos, llamados *mutaciones*, se transmiten sin cambios a generaciones futuras.

Conforme la ciencia de la genética se fue desarrollando, los bioquímicos hacían un esfuerzo creciente para correlacionar las propiedades conocidas de los genes con la naturaleza de varias moléculas biológicas. ¿Qué tipo de molécula podría almacenar información? ¿Cómo se podría recuperar esta información y utilizarse para dirigir las funciones celulares? ¿Qué tipo de molécula podría ser relativamente estable, pero tener la capacidad de cambiar bajo ciertas condiciones, dando lugar a una mutación?

A medida que aprendieron más acerca de la función central de las proteínas en prácticamente todos los aspectos de la estructura celular y del metabolismo, algunos científicos consideraron a las proteínas como los candidatos principales para conformar el material genético. Sin embargo, las proteínas no resultaron ser las moléculas que controlan la herencia. En este capítulo se analiza cómo descubrieron los investigadores que el **ácido desoxirribonucleico (ADN)**, un ácido nucleico que no se consideraba especial, es la base molecular de la herencia. Se exploran las características únicas del ADN, incluyendo su estructura y la replicación (vea la fotografía), que le permiten realizar esta función.

12.1 EVIDENCIAS DEL ADN COMO EL MATERIAL HEREDITARIO

OBJETIVOS DE APRENDIZAJE

1. Resumir las evidencias acumuladas durante la década de 1940 y principios de 1950 que demuestran que el ADN es el material genético.
2. Establecer las preguntas que abordaron los siguientes experimentos clásicos: experimento de transformación de Griffith, la contribución de Avery al trabajo de Griffith y los experimentos de Hershey-Chase.

Durante la década de 1930 y a principios de la de 1940, la mayoría de los genetistas le prestaron poca atención al ADN, convencidos de que el material genético debía ser una proteína. Con base en la evidencia acumulada de que los genes controlan la producción de proteínas (que se analiza en el capítulo 13), ciertamente parecía probable que los genes mismos debían ser proteínas. Los científicos sabían que las proteínas se componían de más de 20 tipos diferentes de aminoácidos en muchas combinaciones diferentes, lo cual le confiere características únicas para cada tipo de proteína. Dada su complejidad y diversidad comparada con otras moléculas, las proteínas parecían ser el "material" del que están hechos los genes.

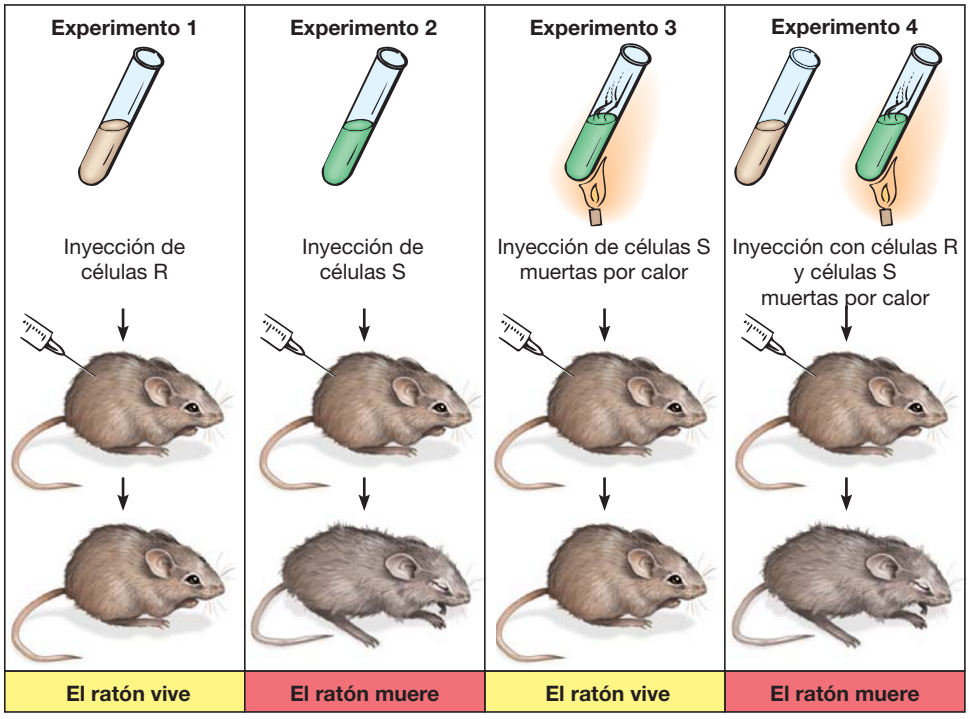
En cambio, los científicos habían establecido que el ADN y otros ácidos nucleicos estaban hechos de sólo cuatro nucleótidos, y lo que se sabía acerca de su organización los hizo relativamente poco interesantes para la mayoría de los investigadores. Por esta razón, varios de los primeros indicios de las funciones del ADN fueron un tanto inadvertidos.

EXPERIMENTOS CLAVE

PREGUNTA: ¿Se puede transmitir un rasgo genético de una cepa bacteriana a otra?

HIPÓTESIS: La capacidad de las bacterias de neumococo para causar una enfermedad (neumonía) se puede transmitir de una cepa virulenta (células S o lisas) a una cepa no virulenta (células R o rugosas).

EXPERIMENTO: Griffith realizó cuatro experimentos en ratones, utilizando las dos cepas de neumococos: (1) inyección de ratones con células vivas rugosas, (2) inyección de ratones con células vivas lisas, (3) inyección de ratones con células lisas y muertas por calor, y (4) inyección de ratones tanto con células vivas rugosas como con células lisas, muertas al ser sometidas al calor.



RESULTADOS Y CONCLUSIÓN: Aunque ni la cepa rugosa ni la cepa lisa muerta mediante el calor podrían causar la muerte de un ratón, una combinación de las dos cepas lo hizo. La autopsia del ratón muerto mostró la presencia de una cepa S de neumococo viva. Estos resultados indicaron que alguna sustancia en las células S muertas debido al calor, había sido capaz de transformar las bacterias R vivas en una forma virulenta.

FIGURA 12-1 ***Animada*** Experimentos de transformación de Griffith
Griffith estaba tratando de desarrollar una vacuna contra la neumonía, cuando por casualidad descubrió el fenómeno de la transformación.

El ADN es el principio de transformación en las bacterias

Una de estos indicios tuvo su origen en 1928, cuando el médico británico Frederick Griffith hizo una observación curiosa sobre dos cepas de bacterias de neumococo (**FIGURA 12-1**). Una cepa lisa (S), llamada así por la formación de colonias lisas sobre un medio de cultivo sólido, que mostró **virulencia**, esto es la capacidad de causar enfermedad y con frecuencia la muerte, de su huésped. Cuando las células vivas de esta cepa se inyectaron en ratones, los animales contrajeron neumonía y murieron. De

manera que no fue una sorpresa que los animales inyectados con células previamente muertas por acción del calor, sobrevivieran. Una cepa relacionada de bacterias rugosas (R), denominada así debido a que forman colonias con una superficie rugosa, mostró **avirulencia**, o incapacidad de producir efectos patógenos; los ratones inyectados con las células de esta cepa, vivas o muertas por calor, sobrevivieron. Sin embargo, cuando Griffith inyectó ratones con una mezcla de células S virulentas *muertas por calor* y con células R *vivas* avirulentas, una alta proporción de ratones murieron. Entonces Griffith aisló las células S vivas de los ratones muertos.

Debido a que ni la cepa S muerta por calor ni la cepa R viva se podrían convertir a la forma virulenta viva cuando se inyectan por sí solas en el experimento control, parecía que algo en las células muertas por calor convertía a las células no virulentas a la forma letal. Este tipo de cambio genético permanente en el cual las propiedades de una cepa de células muertas son atribuidas a una cepa diferente de células vivas se llama **transformación**. Los científicos sugirieron la hipótesis de que alguna sustancia química (un principio o factor de transformación) era transferida de las bacterias muertas a las células vivas y provocaba la transformación.

En 1944, Oswald T. Avery y sus colegas Colin M. MacLeod y Maclyn McCarty identificaron químicamente el factor de transformación de Griffith como el ADN. Lo hicieron a través de una serie de experimentos cuidadosos en los que causaron lisis (rompimiento), de las células S y separaron los contenidos celulares en varias fracciones: lípidos, proteínas, polisacáridos y ácidos nucleicos (ADN y ARN). Probaron cada fracción para ver si se podrían transformar las células R vivas en células S. Los experimentos con lípidos, polisacáridos y proteínas no causaron transformación. Sin embargo, cuando Avery trató las células R vivas con los ácidos nucleicos extraídos de las células S, las células R se transformaron en células S.

Aunque los científicos actualmente consideran que estos resultados son la primera demostración definitiva de que el ADN es el material genético, no todos los científicos de la época estaban convencidos. Muchos pensaron que los resultados se podrían aplicar sólo a las bacterias y no podrían tener ninguna relevancia para la genética de los eucariotas. Durante los siguientes años, se agregaron nuevas evidencias con los núcleos haploides de granos de polen y los gametos como el espermatozoide, que contienen sólo la mitad de la cantidad de ADN que se encuentra en las células somáticas diploides de la misma especie. (Las *células somáticas* son células del cuerpo y nunca se convierten en gametos). Puesto que los científicos aceptaban de manera general, que los genes se encuentran en los cromosomas, estos descubrimientos que correlacionan el contenido de ADN con el número de cromosomas proporcionaron una fuerte evidencia circunstancial de la importancia del ADN en la herencia eucariota.

El ADN es el material genético en ciertos virus

En 1952, los genetistas Alfred Hershey y Martha Chase realizaron una serie de refinados experimentos sobre la reproducción de virus que infectan las bacterias, conocidos como **bacteriófagos** o **fagos** (se estudian en el capítulo 24). Cuando planearon sus experimentos, ellos sabían que los fagos se reproducen en el interior de una célula bacteriana, causando finalmente que la célula se rompa y libere una gran cantidad de nuevos virus. Ya que los estudios de microscopia electrónica han demostrado que sólo una parte del fago infeccioso entra a la célula, razonaron que el material genético debía estar incluido en esa porción (**FIGURA 12-2**).

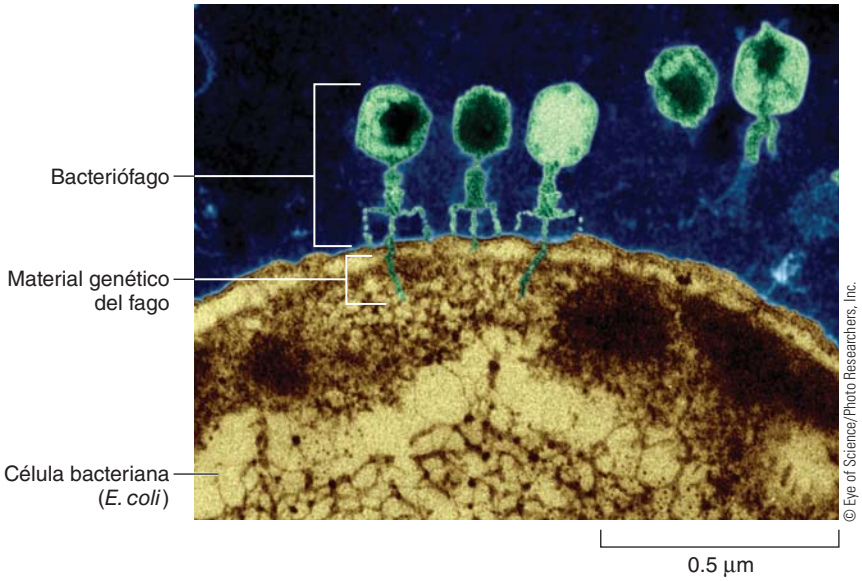


FIGURA 12-2 Bacteriófagos en una célula bacteriana
Esta MET coloreada muestra varios fagos adheridos a la bacteria *Escherichia coli*. Observe que el material genético viral se inyecta en la bacteria.

Como se muestra en la **FIGURA 12-3**, ellos marcaron la proteína viral de una muestra de fagos con ^{35}S, un isótopo radiactivo del azufre, y el ADN viral de una segunda muestra con ^{32}P, un isótopo radiactivo del fósforo. Recuerde del capítulo 3 que las proteínas contienen azufre como parte de los aminoácidos cisteína y metionina y que los ácidos nucleicos contienen grupos fosfato. Los fagos en cada muestra estaban adheridos a las bacterias, y los investigadores los separaron agitando la muestra en una licuadora. Luego centrifugaron las muestras.

En la muestra en la que se habían marcado las proteínas con ^{35}S, se encontró posteriormente radiactividad en el sobrenadante, hecho que indicó que la proteína no entró en las células. En la muestra en la que se había marcado el ADN con ^{32}P, encontraron radiactividad asociada a las células bacterianas (en el sedimento): el ADN de hecho entró a las células. Hershey y Chase concluyeron que los fagos inyectan su ADN en células bacterianas, dejando la mayoría de sus proteínas en el exterior. Este descubrimiento destacó la importancia del ADN en la reproducción viral, y muchos científicos lo vieron como una demostración importante de la función del ADN como material hereditario.

Repaso

- ¿Cómo muestran los experimentos de Avery y sus colegas al ADN como el material genético esencial?
- ¿Cómo establecen los experimentos de Hershey y Chase que el ADN es el material genético en los bacteriófagos?

12.2 LA ESTRUCTURA DEL ADN

OBJETIVOS DE APRENDIZAJE

3 Explicar cómo se unen las subunidades de nucleótidos para formar una cadena simple de ADN.

4 Describir cómo están orientadas las dos cadenas de ADN, una con respecto de la otra.

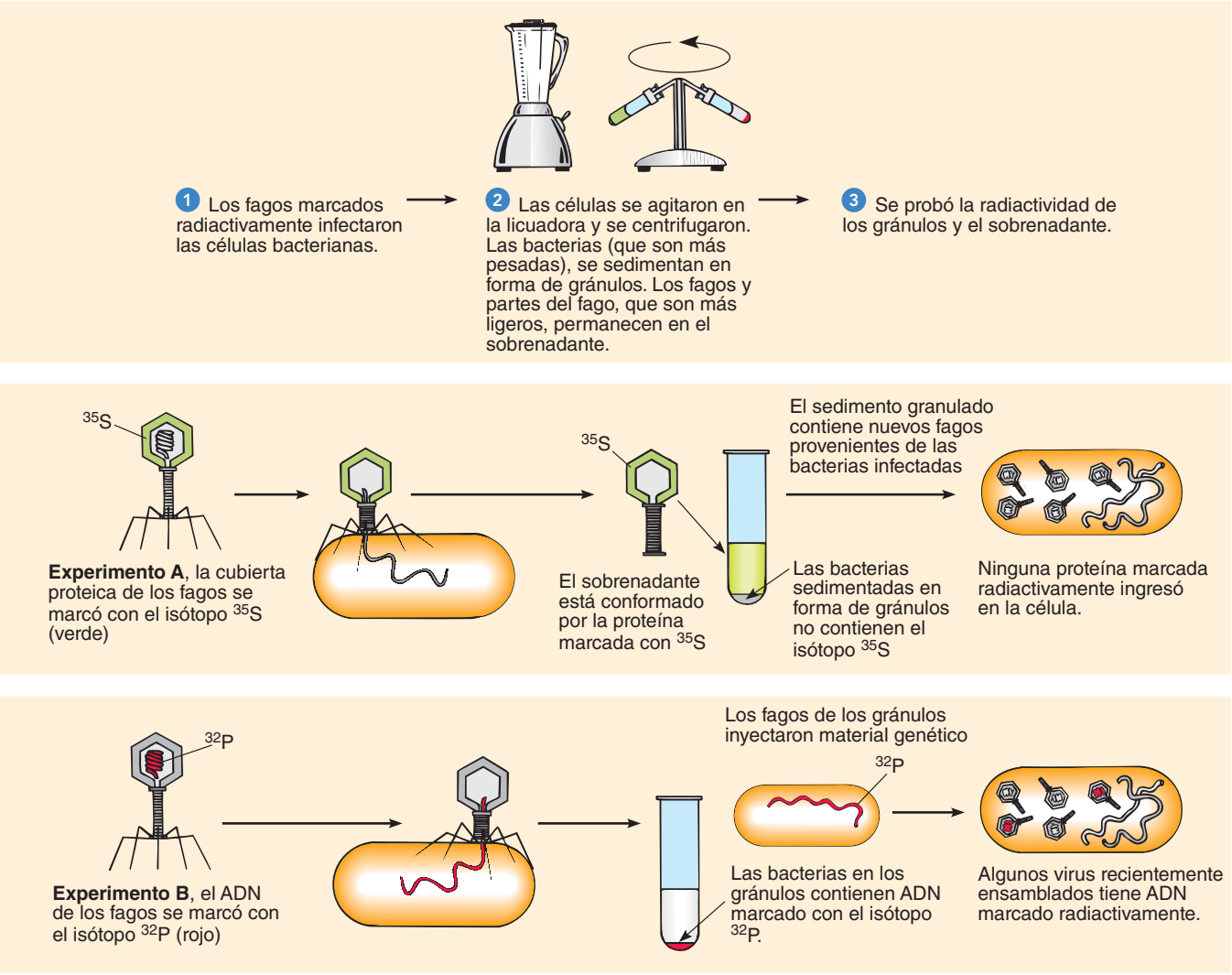
5 Establecer las reglas de apareamiento de las bases nucleótidas del ADN y describir cómo las bases complementarias se unen entre sí.

EXPERIMENTO CLAVE

PREGUNTA: ¿Cuál es el material genético en los virus bacterianos (fagos), el ADN o las proteínas?

HIPÓTESIS: El ADN es el material genético de los virus bacterianos.

EXPERIMENTO: Hershey y Chase generaron poblaciones de fagos, ya sea con ADN o cubierta proteica marcados radiactivamente. En ambos casos, los investigadores infectaron las bacterias con los fagos y después determinaron si era el ADN o la proteína inyectados en las células bacterianas, quien dirigía la formación de nuevas partículas virales.



RESULTADOS Y CONCLUSIÓN: Los investigadores pudieron separar las cubiertas proteicas de los fagos marcadas con el isótopo radiactivo ^{35}S, de las células bacterianas infectadas sin afectar la reproducción viral. Sin embargo, no pudieron separar el ADN viral marcado con el isótopo radiactivo ^{32}P de las células bacterianas infectadas. Esto demostró que el ADN viral entra en las células bacterianas y se requiere para la síntesis de nuevas partículas virales. Por lo tanto, el ADN es el material genético de los fagos.

FIGURA 12-3 ***Animada*** **Los experimentos de Hershey y Chase**

Los científicos en general, no aceptaron el ADN como el material genético hasta 1953, cuando el científico estadounidense James Watson y el científico británico Francis Crick, trabajando ambos en Inglaterra, propusieron un modelo para su estructura que tenía un poder explicativo extraordinario. La historia de cómo se descubrió la estructura del ADN es uno de los capítulos más notables de la historia de la biología moderna (**TABLA 12-1**). Como se verá en el análisis siguiente, los científicos ya sabían mucho acerca de las propiedades físicas y químicas del ADN, cuando Watson y Crick se interesaron en el problema, de hecho, no realizaron ningún experimento o recopilaron nuevos datos. Su contribución muy importante fue la de integrar toda la información disponible en un modelo que demostró cómo la molécula de ADN puede portar tanto

TABLA 12-1 Línea del tiempo de descubrimientos históricos del ADN seleccionados

Fecha	Descubrimiento
1871	**Friedrich Miescher** informó el descubrimiento de una nueva sustancia, la *nucleína*, proveniente del núcleo celular. Ahora se sabe que la nucleína es una mezcla de ADN, ARN y proteínas.
1928	**Frederick Griffith** descubrió una sustancia en las bacterias muertas por calor que "transforma" a las bacterias vivas.
1944	**Oswald Avery, Colin MacLeod** y **Maclyn McCarty** identificaron químicamente el principio de transformación de Griffith, como ADN.
1949	**Erwin Chargaff** reportó algunas relaciones entre las bases del ADN que proporcionan una clave sobre su estructura.
1952	**Alfred Hershey** y **Martha Chase** demostraron que el ADN y no las proteínas, participan en la reproducción viral.
1952	**Rosalind Franklin** produjo las imágenes de la difracción de rayos X del ADN.
1953	**James Watson** y **Francis Crick** propusieron un modelo de la estructura del ADN; esta contribución se considera el inicio de una revolución en la biología molecular que continúa hasta el presente.
1958	**Matthew Meselson** y **Franklin Stahl** demostraron que la replicación del ADN es semiconservativa.
1962	**James Watson, Francis Crick** y **Maurice Wilkins** fueron galardonados con el Premio Nobel de Medicina por sus descubrimientos sobre la estructura molecular de los ácidos nucleicos.*
1969	**Alfred Hershey** fue galardonado con el Premio Nobel de Medicina por el descubrimiento del mecanismo de replicación y la estructura genética de los virus.

*Rosalind Franklin no pudo compartir el premio porque había fallecido, víctima de un cáncer ovárico.

la información para fabricar proteínas y servir como su propio **molde** (patrón o guía) para su duplicación.

Los nucleótidos pueden unirse covalentemente en cualquier orden para formar polímeros largos

Como se analizó en el capítulo 3, cada bloque básico del ADN es un **nucleótido** que consiste en la azúcar pentosa **desoxirribosa**, un fosfato, y una de las cuatro bases nitrogenadas (**FIGURA 12-4**). Es convencional numerar los átomos en una molécula usando un sistema ideado por los químicos orgánicos. Por consiguiente, en la química del ácido nucleico los carbonos individuales en cada azúcar y en cada base están numerados. Los carbonos en una base se designan con números, pero los carbonos en un azúcar se distinguen de los de la base por medio de símbolos primos, como 2′. La base nitrogenada está unida al carbono 1′ del azúcar, y el fosfato está unido al carbono 5′. Las bases incluyen dos **purinas**, **adenina (A)** y **guanina (G)**, y dos **pirimidinas**, **timina (T)** y **citosina (C)**.

Los nucleótidos están unidos por enlaces covalentes para formar una estructura que alterna azúcar fosfato. El carbono 3′ de un azúcar está unido al 5′ fosfato del azúcar adyacente para formar un **enlace 3′, 5′ fosfodiéster**. El resultado es un polímero de longitud indefinida, con los nucleótidos enlazados en cualquier orden. Los científicos saben ahora que la mayoría de las moléculas de ADN encontradas en las células son largas cadenas conformadas por millones de bases . La figura 12-4 muestra también que una cadena de polinucleótidos presenta una dirección. No importa que tan larga pueda ser la cadena, un extremo, el **extremo 5′**, tiene un carbono 5′ unido a un fosfato y el otro, el **extremo 3′**, tiene un carbono 3′ unido a un grupo hidroxilo.

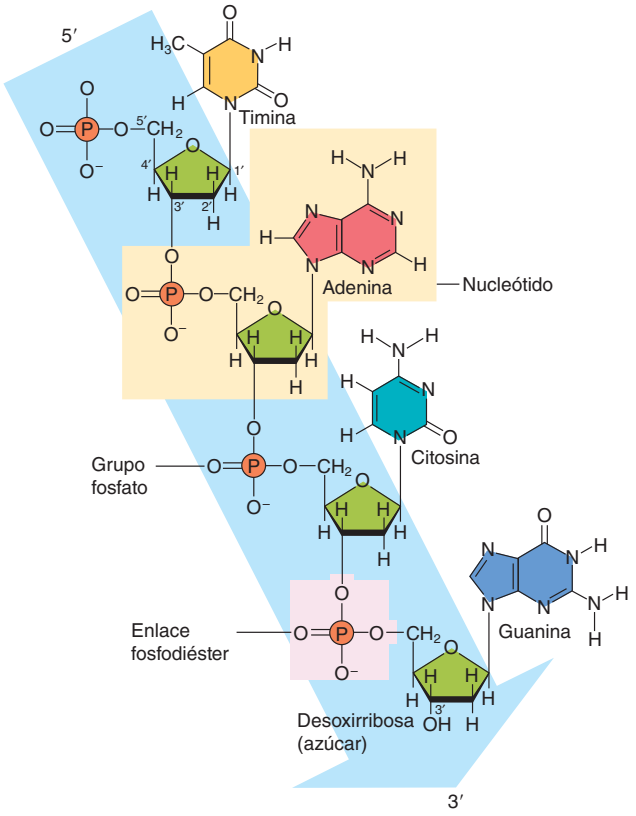


FIGURA 12-4 Las subunidades de nucleótidos del ADN

Una sola cadena de ADN se compone de una estructura (*superpuesta en el fondo azul*) de grupos fosfato que se alternan con el azúcar desoxirribosa (*verde*). Los enlaces fosfodiéster (*rosa*) unen a los azúcares de los nucleótidos adyacentes. Al carbono 1′ de cada azúcar, se encuentra unida una de las cuatro bases nitrogenadas (*de arriba a abajo*): timina, adenina, citosina y guanina. (*El nucleótido que contiene la base de adenina se resalta de amarillo*). Observe la polaridad de la cadena de polinucleótido, con el extremo 5′ en la parte superior de la figura y el extremo 3′ en la parte inferior.

En 1949, Erwin Chargaff y sus colegas de la Universidad de Columbia habían determinado la composición de las bases del ADN de varios organismos y tejidos. Encontraron una relación simple entre las bases que resultó ser una pista importante para la estructura del ADN. Independientemente de la fuente del ADN, en palabras de Chargaff las "proporciones de purinas a pirimidinas y también de adenina a timina y de guanina a citosina son cercanas a 1" (**TABLA 12-2**). En otras

TABLA 12-2 Composición de bases en el ADN de organismos seleccionados

	Porcentaje de bases de ADN				Proporciones	
Fuente de ADN	A	T	G	C	A/T	G/C
E. coli	26.1	23.9	24.9	25.1	1.09	0.99
Levadura	31.3	32.9	18.7	17.1	0.95	1.09
Esperma de erizo de mar	32.5	31.8	17.5	18.2	1.02	0.96
Esperma de arenque	27.8	27.5	22.2	22.6	1.01	0.98
Hígado humano	30.3	30.3	19.5	19.9	1.00	0.98
Maíz (*Zea mays*)	25.6	25.3	24.5	24.6	1.01	1.00

palabras, en moléculas de ADN de doble cadena, el número de purinas es igual al número de pirimidinas, el número de adeninas es igual al número de timinas (A es igual a T), y el número de guaninas es igual al número de citosinas (G es igual a C). Estas igualdades se llaman **reglas de Chargaff**.

El ADN está formado por dos cadenas de polinucleótidos entrelazadas para formar una doble hélice

La información clave sobre la estructura del ADN provino de estudios de difracción con rayos X sobre cristales de ADN purificados, realizados por la científica británica Rosalind Franklin del King College de 1951 a 1953 (**FIGURA 12-5**).

La **difracción de rayos X**, un método eficaz para determinar la estructura 3-D de una molécula, puede determinar las distancias entre los átomos de las moléculas dispuestas en una estructura cristalina que se repite regularmente (**FIGURA 12-6**). Los rayos X tienen longitudes de onda cortas tales que se pueden dispersar por los electrones que rodean los átomos en una molécula. Los átomos con densas nubes de electrones (como el fósforo y el oxígeno), tienden a desviar los electrones con más fuerza que los átomos con los números atómicos más bajos. Exponer un cristal a un intenso haz de rayos X provoca que la disposición regular de sus átomos difracte o disperse a los rayos X de una manera específica. El patrón de difracción de los rayos X se registra en la película fotográfica

© Science Source/Photo Researchers, Inc.

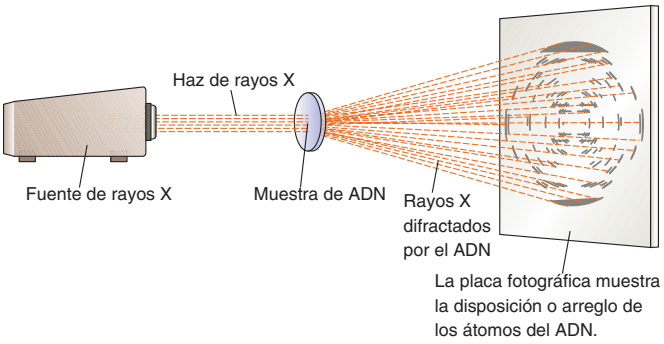
FIGURA 12-5 Rosalind Franklin

Franklin fue una científica talentosa cuya contribución ayudó a esclarecer la estructura de doble hélice del ADN.

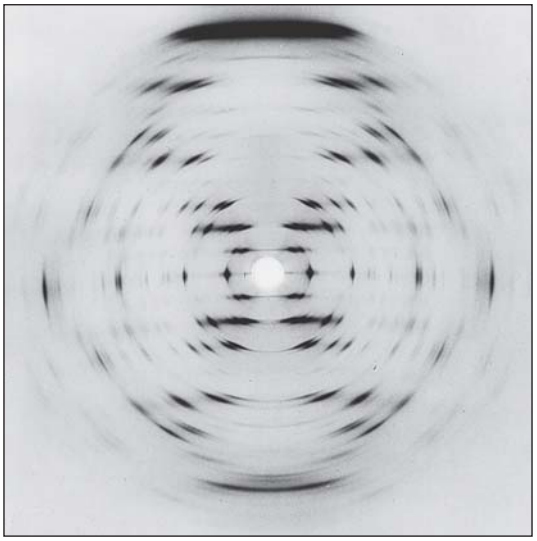
MÉTODO DE INVESTIGACIÓN

¿Por qué se utiliza? La difracción con rayos X se puede utilizar para determinar la disposición regular de los átomos en una muestra cristalina, por ejemplo, del ADN. Debido a que cada tipo de cristal tiene su propio patrón característico, la estructura tridimensional de la molécula en estudio se puede deducir.

¿Cómo se hace esto? 1 Los investigadores dirigen un haz estrecho de rayos X hacia un solo cristal de ADN. Los rayos X se difractan (curvan) en ángulos específicos con base en la densidad de los electrones de átomos diferentes. Se pueden proporcionar pistas importantes sobre la estructura del ADN mediante el análisis matemático detallado de las mediciones de las manchas, que se forman cuando los rayos X inciden en la placa fotográfica.



2 Imagen de la difracción de rayos X del ADN. Este patrón diagonal del estiramiento de las manchas de 11 hasta 5 y de 1 a 7 (como en una carátula de reloj) proporciona evidencia de la estructura helicoidal del ADN. Los patrones horizontales alargados en la parte superior e inferior indican que las bases de purina y pirimidina están apilados 0.34 nm de distancia y son perpendiculares al eje de la molécula de ADN



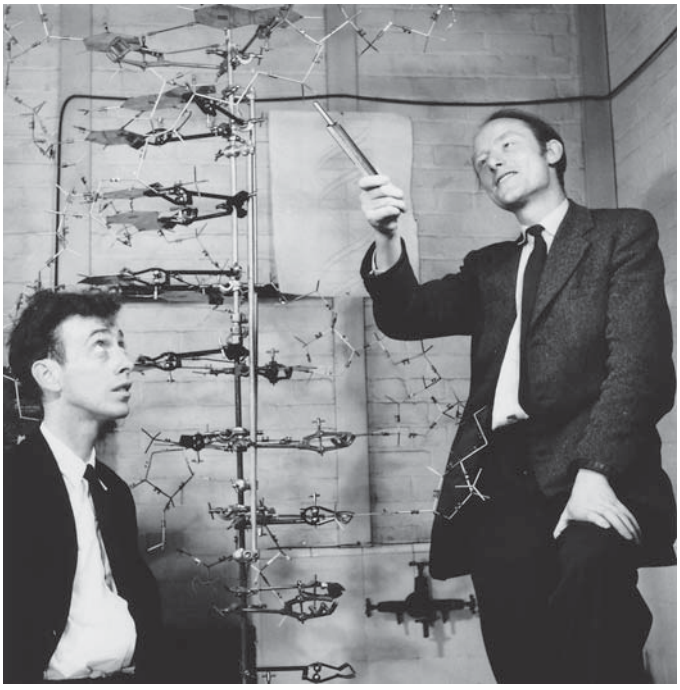
Dr. S. Dover, Division of Biomolecular Sciences, Kings College, London

FIGURA 12-6 Cómo funciona la difracción de rayos X

en forma de manchas oscuras. El análisis matemático del patrón y las distancias entre las manchas proporciona las medidas precisas entre los átomos y su orientación dentro de las moléculas.

Franklin ya había producido películas cristalográficas de los patrones de ADN con rayos X, cuando Watson y Crick comenzaron a perseguir el problema de la estructura del ADN. Sus imágenes mostraron claramente que el ADN tiene un tipo de estructura helicoidal, y se hicieron evidentes tres tipos principales de patrones regulares y repetitivos en la molécula (con las dimensiones de 0.34 nm, 3.4 nm y 2.0 nm). Franklin y su colega Maurice Wilkins habían deducido a partir de estos patrones que las bases de nucleótidos (que son moléculas planas) se apilan como los peldaños de una escalera. Con esta información, Watson y Crick comenzaron a construir modelos a escala de los componentes del ADN y posteriormente los colocaban juntos para correlacionarlos con los datos experimentales (**FIGURA 12-7**).

Después de varios intentos, trabajaron un modelo que se ajustara a los datos existentes (**FIGURA 12-8**). Las cadenas de nucleótidos se ajustaban a las dimensiones de los datos de rayos X solamente si cada molécula de ADN consistía en *dos* cadenas de polinucleótidos dispuestas en una **doble hélice** enrollada. En su modelo, los grupos azúcar fosfato de las dos cadenas forman la parte externa de la hélice. Las bases que pertenecen a las dos cadenas se asocian por pares complementarios a lo largo del eje central de la hélice. Las razones de los patrones repetitivos de las mediciones de 0.34 nm y 3.4 nm son fácilmente evidentes a partir del modelo: cada par de bases está exactamente a 0.34 nm de los pares de bases adyacentes arriba y abajo. Debido a que exactamente 10 pares de bases están presentes en cada vuelta completa de la hélice, cada vuelta constituye 3.4 nm de longitud. Para ajustar los datos, las dos cadenas se deben enlazar en direcciones opuestas, por lo tanto, cada extremo de la doble hélice debe tener una cadena expuesta al fosfato 5′ y la otra debe estar expuesta al grupo hidroxilo 3′ (—OH). Debido a que las dos cadenas corren en direcciones opuestas, son **antiparalelas** entre sí (**FIGURA 12-9a**).



© A. Barrington Brown/Photo Researchers, Inc.

FIGURA 12-7 James Watson y Francis Crick

Watson (izquierda) y Crick (derecha) con su modelo de doble hélice del ADN.

En la doble cadena del ADN, los enlaces de hidrógeno se forman entre A y T y entre G y C

Otra característica del modelo de Watson y Crick fue la integración de la información sobre la composición química del ADN con base en los datos de difracción de rayos X. Los estudios de difracción de rayos X indicaron que la doble hélice tiene un ancho preciso y constante, como se muestra por las mediciones de 2.0 nm. Este descubrimiento es realmente compatible con las reglas de Chargaff. Como muestra la figura 12-4, cada

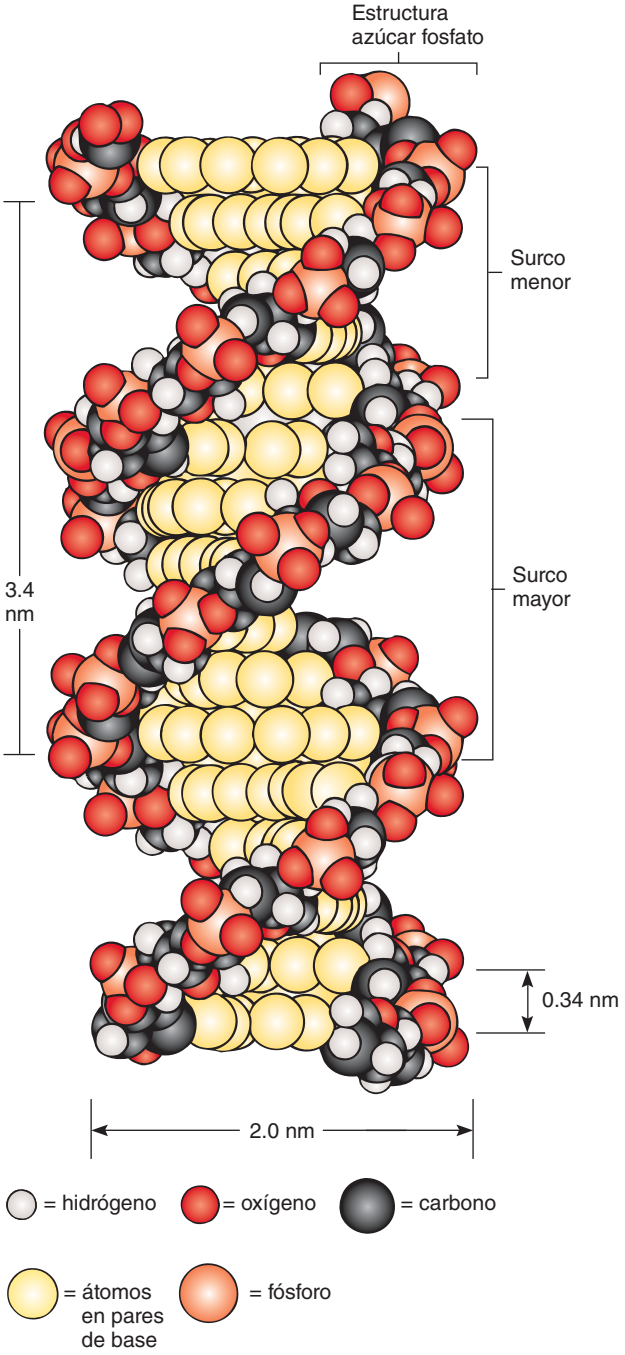
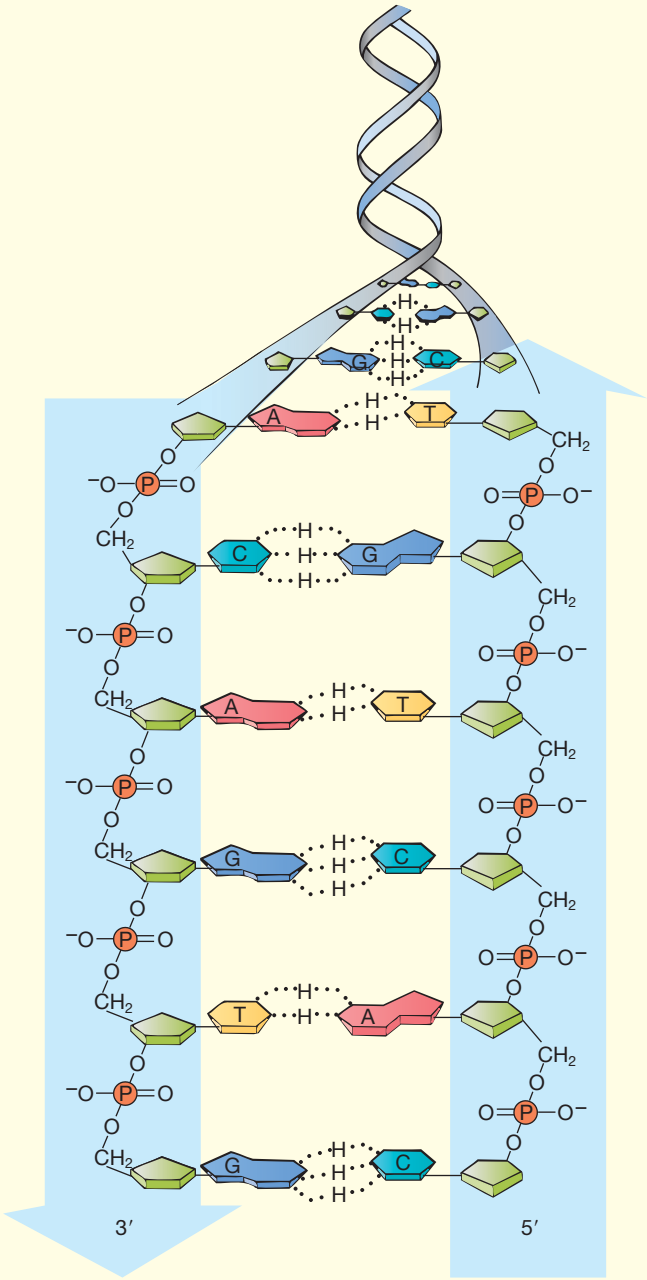


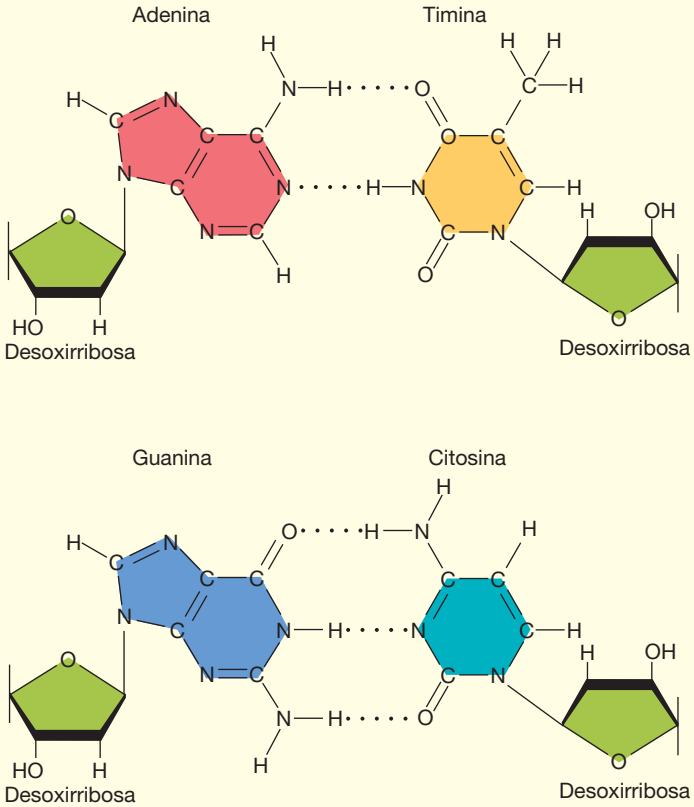
FIGURA 12-8 *Animada* Modelo tridimensional de la doble hélice del ADN

Las medidas coinciden con las obtenidas en las imágenes de difracción de rayos X.

PUNTO CLAVE El apareamiento y la secuencia de bases nucleótidas en el ADN proporcionan el fundamento para comprender tanto la replicación del ADN como la herencia del material genético.



(a) Las dos cadenas de azúcar fosfato presentan direcciones opuestas (son antiparalelas). Esta orientación permite a las bases complementarse en parejas.



(b) Enlaces de hidrógeno entre los pares de bases de adenina (A) y timina (T) (*en la parte de arriba*) y guanina (G) y citosina (C) (*en la parte inferior*). El par AT tiene dos enlaces de hidrógeno, el par GC tiene tres.

FIGURA 12-9 ***Animada*** **Base de apareamiento y enlaces de hidrógeno**
Las dos cadenas de una doble hélice del ADN forman enlaces de hidrógeno entre las bases.

pirimidina (citosina o timina) contiene sólo un anillo de átomos, mientras que cada purina (guanina o adenina) contiene dos anillos. El estudio de los modelos les dejó claro a Watson y Crick que cada peldaño de la escalera contenía una purina y una pirimidina, la anchura de la hélice en cada par de bases sería exactamente de 2.0 nm. Por el contrario, la combinación de dos purinas (cada una de las cuales tiene 1.2 nm de ancho) sería más amplia de 2.0 nm y la de dos pirimidinas sería más estrecha, por lo que el diámetro no sería constante. Un examen más detallado del modelo mostró que la adenina puede emparejarse con timina (y la guanina con citosina) de tal manera que forman enlaces de hidrógeno entre ellas; las combinaciones opuestas, citosina con adenina y guanina con timina, no favorecen la formación de enlaces de hidrógeno.

La naturaleza del enlace de hidrógeno entre adenina y timina y entre guanina y citosina se muestra en la **FIGURA 12-9b**. Entre adenina y timina se forman dos enlaces de hidrógeno, y tres entre guanina y citosina. Este concepto de apareamiento de bases específicas explica claramente las reglas de Chargaff. La cantidad de citosina debe ser igual a la cantidad de guanina porque cada citosina en una cadena debe tener una guanina emparejada en la otra cadena. De manera similar, cada adenina en la primera cadena debe tener una timina en la segunda cadena. Las secuencias de bases en las dos cadenas muestran el **apareamiento de bases complementarias**, es decir, la secuencia de nucleótidos en una cadena determina la secuencia de nucleótidos complementarios en la otra. Por ejemplo, si una cadena tiene esta secuencia,

3′—AGCTAC—5′

entonces la otra cadena tiene la secuencia complementaria:

5′—TCGATG—3′

El modelo de doble hélice sugiere firmemente que la secuencia de bases en el ADN almacena la información genética y que esta secuencia se relaciona con las secuencias de aminoácidos en las proteínas. Si bien las restricciones limitan cómo deben estar los pares de bases en las cadenas opuestas entre sí, el número de posibles secuencias lineales de bases en una cadena es virtualmente ilimitado. Debido a que una molécula de ADN en una célula incluye millones de nucleótidos de largo, puede almacenar enormes cantidades de información, por lo general consistente en cientos de genes.

Repaso

- ¿Qué tipos de subunidades conforman una cadena de ADN simple? ¿Cómo están unidas estas subunidades?
- ¿Cuál es la estructura de la doble cadena de ADN, según el modelo determinado por Watson y Crick?
- ¿Cómo se relacionan las reglas de Chargaff con la estructura del ADN?

12.3 REPLICACIÓN DEL ADN

OBJETIVOS DE APRENDIZAJE

6 Citar la evidencia del experimento de Meselson y Stahl que permitió a los científicos distinguir entre la replicación semiconservativa del ADN y los modelos alternativos.

7 Resumir cómo se replica el ADN y determinar algunas características únicas del proceso.

8 Explicar las complejidades de la replicación del ADN que hacen que sea (a) bidireccional y (b) continua en una cadena y discontinua en la otra.

9 Analizar cómo las enzimas corrigen y reparan los errores en la replicación del ADN.

10 Definir los *telómeros*, y describir las posibles conexiones entre la telomerasa y el envejecimiento de las células y entre la telomerasa y el cáncer.

Dos características evidentes y distintivas del modelo de Watson y Crick hicieron parecer factible que el ADN es el material genético. La primera ya se ha mencionado, es el hecho de que la secuencia de bases en el ADN puede portar información codificada. La segunda hace referencia en el modelo a la forma en que la secuencia de los nucleótidos del ADN podría ser copiada exactamente, en un proceso conocido como la **replicación del ADN**.

La conexión entre la replicación del ADN y el comportamiento de los cromosomas en la mitosis fue obvia para Watson y Crick. Un cromosoma que se duplica consiste en dos cromátidas hermanas idénticas que más tarde se separan en la anafase; el material genético debe ser exactamente duplicado y distribuido a las células hijas. Ellos observaron en un discernimiento clásico y ahora famoso al final de su primer artículo breve: "No escapa a nuestra atención que el apareamiento específico que se ha postulado sugiere inmediatamente un posible mecanismo de copiado del material genético".

El modelo sugirió que debido a que el par de nucleótidos entre sí se complementan, cada cadena de la molécula de ADN podría servir como una especie de guía o plantilla para la síntesis de la cadena opuesta. Simplemente sería necesario que los enlaces de hidrógeno entre las dos cadenas se rompan (recuerde del capítulo 2 que los enlaces de hidrógeno son relativamente débiles) y las dos cadenas se separen. Cada cadena de la doble hélice se podría aparear con los nuevos nucleótidos complementarios para sustituir a su par faltante. El resultado sería dos dobles hélices de ADN, cada una idéntica a la original y que consiste en una cadena original de la molécula progenitora y una cadena complementaria recién sintetizada. Este tipo de copia de información se denomina **replicación semiconservativa** (**FIGURA 12-10a**), debido a que la célula conserva una de las dos cadenas de la doble hélice y transmite la otra a la nueva célula.

Meselson y Stahl comprobaron el mecanismo de la replicación semiconservativa

Aunque el mecanismo de la replicación semiconservativa sugerida por Watson y Crick era (y es) un modelo sencillo y convincente, se necesitaba de una prueba experimental para establecer de hecho, que el ADN se replica de esa manera. Los primeros investigadores necesitaban descartar otras posibilidades. Con la *replicación conservativa* ambas cadenas de ADN progenitoras (o viejas) podrían permanecer juntas, y las dos cadenas recién sintetizadas podrían formar una segunda doble hélice (**FIGURA 12-10b**). Como tercera hipótesis, las cadenas progenitoras y las recién sintetizadas podrían llegar a mezclarse al azar durante el proceso de replicación, esto es, *la replicación dispersiva* (**FIGURA 12-10c**). Para discriminar entre la replicación semiconservativa y los otros modelos, los investigadores tuvieron que distinguir entre las cadenas viejas y nuevas del ADN sintetizado.

Una técnica consiste en utilizar un isótopo pesado del nitrógeno, ^{15}N (el nitrógeno ordinario es ^{14}N), para marcar las bases de las cadenas de ADN, haciéndolas más densas. Usando la **centrifugación con gradiente de densidad**, los científicos pueden separar moléculas grandes, tales como el ADN sobre la base de la diferencia en sus densidades (vea la figura 4-5). Cuando el ADN se mezcla con una disolución que contiene cloruro de cesio (CsCl) y se centrifuga a alta velocidad, la disolución forma un gradiente de densidad en el tubo de centrifugación, que va desde una región de menor densidad en la parte superior a una de mayor densidad en la parte inferior. Durante la centrifugación, las moléculas del ADN migran a la región del gradiente idéntico a su propia densidad.

En 1958, Matthew Meselson y Franklin Stahl del Instituto de Tecnología de California cultivaron la bacteria *Escherichia coli* en un medio que contenía ^{15}N en forma de cloruro de amonio (NH_4Cl). Las células usaron el ^{15}N para sintetizar bases, que entonces se incorporaron en el ADN (**FIGURA 12-11**). Las moléculas de ADN resultantes, que contenían nitrógeno pesado, fueron extraídas de algunas de las células. Cuando los investigadores las sometieron a la centrifugación con gradientes de densidad, se acumularon en la región del gradiente de alta densidad. El equipo transfirió el resto de la bacteria (que también contenía ADN marcado con ^{15}N) a un medio de cultivo diferente, en la que el NH_4Cl contiene natural y abundantemente el isótopo ^{14}N más ligero y después dejaron que se sometiera a divisiones celulares adicionales.

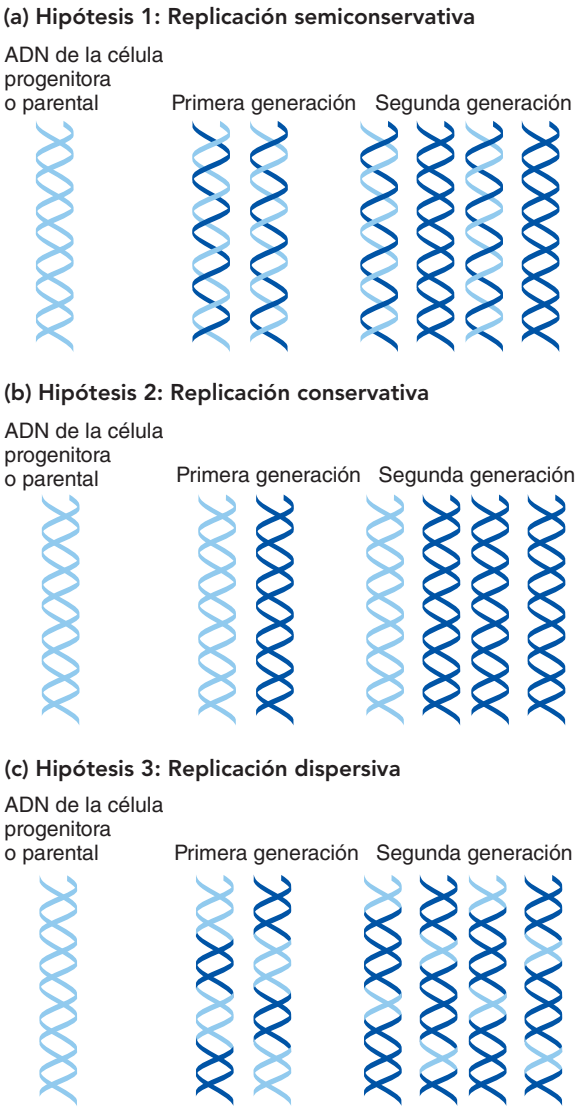


FIGURA 12-10 **Modelos alternativos de la replicación del ADN**
La disposición de las hipótesis de las cadenas de ADN viejas (*azul claro*) y recién sintetizadas (*azul oscuro*) después de una y dos generaciones, de acuerdo con **(a)** el modelo semiconservativo, **(b)** el modelo conservativo y **(c)** el modelo dispersivo.

Meselson y Stahl esperaban que las cadenas de ADN recién sintetizadas fueran menos densas porque incorporaron bases que contenían el isótopo más ligero ^{14}N. En efecto, la doble cadena del ADN de las células aisladas después de una generación tenía una densidad intermedia, indicando que contenían un medio como muchos átomos de ^{15}N como el ADN "progenitor". Este descubrimiento apoyó el modelo de replicación semiconservativa, que predijo que cada doble hélice podría contener una cadena previamente sintetizada (pesada en este caso) y una cadena recién sintetizada (ligera en este caso). También fue consistente con el modelo de dispersión, que también produciría una clase de moléculas, todas ellas con densidad intermedia. Era inconsistente con el modelo conservativo, que predijo dos clases de moléculas de doble cadena, las que tienen dos cadenas pesadas y las que tienen dos cadenas ligeras.

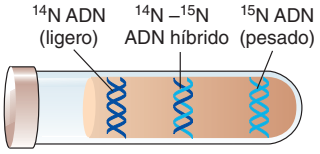
Después de otro ciclo de división celular en el medio con el isótopo ^{14}N más ligero, aparecieron dos tipos de ADN en el gradiente de densidad, tal y como lo predice el modelo de replicación semiconservativa.

EXPERIMENTO CLAVE

PREGUNTA: ¿Cuál es el mecanismo de replicación del ADN?

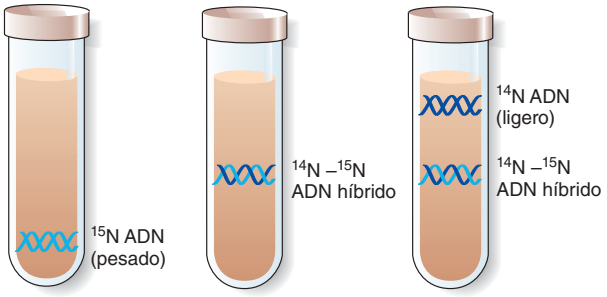
HIPÓTESIS: La figura 12-10 ilustra tres hipótesis de la replicación del ADN y pronostica la disposición de las cadenas de ADN viejas y recién sintetizadas después de una o dos generaciones, de acuerdo con cada hipótesis.

EXPERIMENTO: Meselson y Stahl cultivaron bacterias (*E. coli*) en un medio de cultivo con nitrógeno pesado (^{15}N) para muchas generaciones, de tal modo que todas las cadenas de ADN fueran pesadas. Después transfirieron algunas de las células a medios con nitrógeno ligero (^{14}N) de manera que las cadenas recién sintetizadas serían ligeras. Aislaron el ADN de las células bacterianas después de 20 minutos (primera generación) y de 40 minutos (segunda generación) y las centrifugaron para separar el ADN en bandas basadas en la densidad.



En la centrifugación con gradiente de densidad, la concentración del CsCl es más alta en la parte inferior del tubo y más baja en la parte superior. Las moléculas de ADN se mueven a las posiciones donde su densidad es igual a la de la disolución de CsCl en la que se centrifugaron.

RESULTADOS Y CONCLUSIÓN: Con base en la densidad de las moléculas de ADN observada en cada generación, Meselson y Stahl llegaron a la conclusión de que el modelo semiconservativo predice con precisión el mecanismo de replicación del ADN.



Antes de la transferencia a ^{14}N | Primera generación de células después de la transferencia de ^{14}N | Segunda generación de células después de la transferencia a ^{14}N

La ubicación de las moléculas de ADN dentro del tubo de centrifugación se puede determinar por óptica UV. Las disoluciones de ADN absorben con firmeza a 260 nm.

FIGURA 12-11 **El experimento de Meselson y Stahl**

Uno consistió en ADN con una densidad intermedia entre el ADN marcado con ^{15}N y el ADN marcado con ^{14}N, mientras que el otro contenía sólo ADN con una densidad del ADN marcado ^{14}N. Este descubrimiento refutó el modelo de dispersión, que predijo que todas las cadenas tendrían una densidad intermedia.

La replicación semiconservativa explica la perpetuación de las mutaciones

El reconocimiento de que el ADN podía ser copiado por un mecanismo semiconservativo sugirió una explicación para una tercera característica esencial del ADN como material genético, la capacidad de mutar. Ya era

muy sabido que las **mutaciones** o cambios genéticos, podrían surgir en los genes y después transmitirse fielmente a las generaciones venideras. Por ejemplo, una mutación en la mosca de la fruta (*Drosophila melanogaster*) produce alas vestigiales.

Cuando se propuso el modelo de la doble hélice, parecía posible que las mutaciones podrían representar un cambio en la secuencia de las bases en el ADN. Se podría predecir que si el ADN se copia por un mecanismo que implica el apareamiento de bases complementarias, cualquier cambio en la secuencia de las bases en una cadena produciría una nueva secuencia de bases complementarias durante el siguiente ciclo de replicación. La secuencia de la nueva base sería entonces transferida a las moléculas hijas por el mismo mecanismo utilizado para copiar el material genético original, como si no hubiese ocurrido ningún cambio.

Para el ejemplo en la **FIGURA 12-12**, una base de adenina en una de las cadenas de ADN se ha cambiado por guanina. Esto se puede producir por un error raro en la replicación del ADN o por uno de varios otros mecanismos conocidos. Como se verá más adelante, ciertas enzimas detectan errores cuando se producen, pero no todos los errores se corrigen adecuadamente. Se estima que la tasa de errores no corregidos que se producen durante la replicación del ADN es aproximadamente igual a un nucleótido en mil millones. Cuando la molécula de ADN que contiene un error se replica (lado izquierdo de la figura 12-12), una de las cadenas da lugar a una molécula exactamente igual a su cadena progenitora y la otra (mutada) cadena da lugar a una molécula con una nueva combinación de bases que se transmiten de generación en generación.

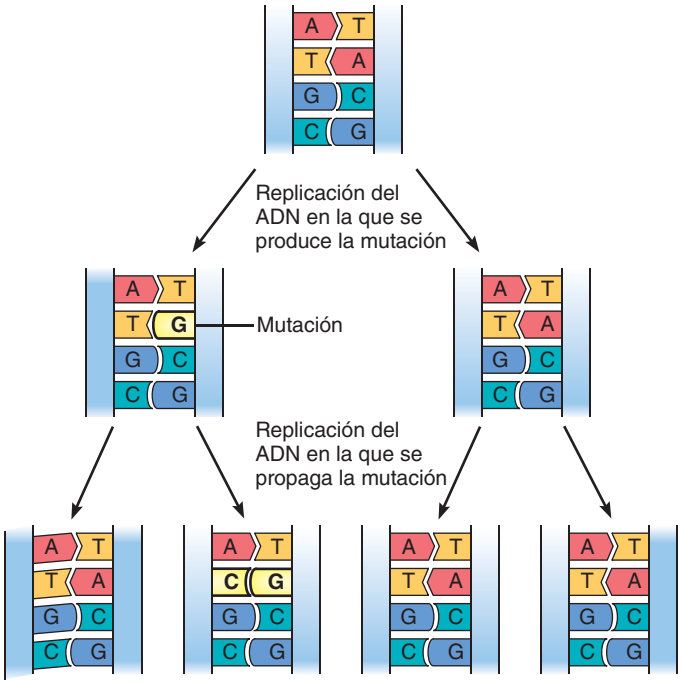


FIGURA 12-12 Perpetuación de una mutación
El proceso de replicación del ADN puede estabilizar una mutación (*amarillo brillante*) de manera que se transmite a las generaciones futuras.

La replicación del ADN requiere de una "maquinaria" proteínica

Aunque la replicación semiconservativa por apareamiento de bases parece simple y directa, el proceso real está altamente regulado y requiere de una "máquina de replicación", que contiene muchos tipos de moléculas de proteínas y enzimas. Muchas de las características esenciales de la replicación del ADN son comunes para todos los organismos, aunque los procariotas y eucariotas difieren ligeramente porque su ADN está organizado de manera diferente. En la mayoría de las células bacterianas como la *E. coli*, la mayoría o todo el ADN está en forma de una sola molécula *circular*, el ADN de doble cadena. En cambio, cada cromosoma eucariota sin replicar contiene una molécula única, *lineal*, de doble cadena asociada con al menos tanta proteína (en masa) como ADN.

Vea como se presenta la replicación del ADN, con base en el conocimiento actual del proceso. Aunque los científicos saben mucho acerca de la replicación del ADN, muchos aspectos del proceso no están claros. Por ejemplo, en la levadura unicelular *Saccharomyces cerevisiae*, que se considera relativamente una eucariota "simple", ¡88 genes están implicados en la replicación del ADN! Determinar las funciones e interacciones de todos esos genes requiere los esfuerzos de muchos científicos durante un largo período.

Las cadenas de ADN se deben desenrollar durante la replicación

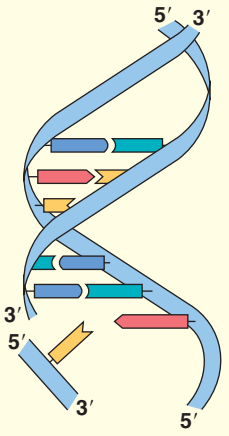
La replicación del ADN comienza en sitios específicos de la molécula del ADN, llamados los **orígenes de replicación**, donde se desenrollan pequeñas secciones de la doble hélice. Las **ADN helicasas** son enzimas desestabilizadoras de la hélice (ya se han identificado varias) que se unen al ADN en el origen de replicación y rompen los enlaces de hidrógeno, causando la separación de las dos cadenas (**TABLA 12-3**). Estas enzimas actúan en aquellas regiones de la cadena que presentan mayor concentración de puentes de hidrógeno dobles, esto es entre las bases complementarias tipo adenina-timina (A=T o T=A), porque requieren menos energía (dos moléculas de ATP) que donde hay enlaces triples.

Ambas cadenas de ADN se replican al mismo tiempo en el punto de unión entre las cadenas separadas, que es una estructura en forma de Y llamada **tenedor de replicación** (vea la fotografía de apertura del capítulo). La helicasa viaja a lo largo de la hélice, abriendo la doble hélice como una cremallera durante el movimiento del tenedor de replicación.

Una vez que las enzimas ADN helicasas separan las cadenas, **una proteína SSB** o **ligante** de ADN monocatenario, realiza la unión de las cadenas simples de ADN y las estabiliza, lo que impide la formación de una nueva doble hélice hasta que las cadenas terminan su replicación. Las proteínas SSB también previenen la hidrólisis de las regiones de una sola cadena por otras enzimas (*nucleasas*; como veremos más adelante en este capítulo, las nucleasas están implicadas en la reparación del ADN).

Watson y Crick reconocieron que en su modelo de doble hélice, las dos cadenas de ADN se enrollan una alrededor de la otra como las hebras de una cuerda. Si se intenta tirar de las hebras por separado, la cuerda debe rotar o girar en espirales ajustadas. Podrían esperarse resultados similares cuando las cadenas complementarias de ADN se separan para la replicación. Conforme se desenrollan las cadenas de ADN para abrirse como proceso previo para la replicación, la tensión torsional del superenrollamiento (torsión excesiva) se produce en otra parte de la molécula del ADN. Con el fin de reducir tal tensión, las enzimas llamadas **topoisomerasas** producen rupturas en las moléculas de ADN y después se vuelven a juntar las cadenas, aliviando la tensión y evitando eficazmente el superenrollamiento y la formación de nudos durante la replicación. Hay dos maneras en que las topoisomerasas reducen el superenrollamiento. Algunas topoisomerasas producen una ruptura temporal en la estructura de los polinucleótidos de una sola cadena de ADN, pasan esa cadena a través de la parte excesivamente torcida, y después las vuelven a unir. Otras topoisomerasas rompen ambas cadenas de ADN, transfieren parte de la hélice entre los extremos del corte, y después las

TABLA 12-3 Proteínas implicadas en la replicación del ADN



Enzima	Función
Helicasa	Abre la doble hélice en los tenedores de replicación mediante el rompimiento de los enlaces de hidrógeno que mantienen las dos cadenas juntas.
Proteína SSB o ligante de cadenas de ADN simple o monocatenaria	Une las cadenas simples de ADN e impide que la hélice se vuelva a formar antes de que se pueda utilizar como un molde o planilla para la replicación.
Topoisomerasa	Reducen la tensión natural que se produce al abrir las cadenas por la acción de las helicasas. Rompiendo una o ambas cadenas de ADN, previniendo el enrollamiento excesivo durante la replicación, y luego las vuelve a unir en una configuración más relajada.
ADN polimerasa	Agrega subunidades de nucleótidos a las cadenas separadas, para formar una nueva cadena de ADN a partir de un molde o plantilla de ADN.
ADN primasa	Sintetiza cebadores de ARN cortos en la cadena retrasada. Comienza la replicación de la cadena líder.
ADN ligasa o enzima de unión de polinucleótidos	Enlaza fragmentos de Okazaki entre los extremos 3′ del nuevo fragmento de ADN y el extremo 5′ del ADN adyacente.

vuelven a unir. Sin considerar sus modos de acción, las topoisomerasas le dan a la replicación del ADN una configuración más relajada.

La síntesis de ADN siempre procede en una dirección 5′ ⟶ 3′

Las enzimas que catalizan la unión de las subunidades sucesivas de nucleótidos se conocen como **ADN polimerasas**. Estas enzimas agregan nucleótidos sólo al extremo 3′ de una cadena polinucleotídica creciente, y esta cadena se debe complementar con la cadena molde o plantilla de ADN (**FIGURA 12-13**). Los nucleótidos con tres grupos fosfato son los sustratos para la reacción de polimerización. Conforme los nucleótidos se unen, dos de los fosfatos son removidos. Estas reacciones son fuertemente exergónicas y no necesitan energía adicional. Debido a que la cadena de polinucleótido se alarga, por la unión del grupo fosfato 5′ de la siguiente subunidad del nucleótido al grupo hidroxilo 3′ del azúcar en el extremo de la cadena existente, la nueva cadena de ADN siempre crece en la dirección 5′ ⟶ 3′. Algunas ADN polimerasas son muy eficientes en la unión de nucleótidos de la cadena polipeptídica en crecimiento. La **ADN Pol III**, que es una de las cinco ADN polimerasas que se han identificado en la bacteria *E. coli*, puede unirse a 1200 nucleótidos por minuto.

La síntesis de ADN requiere un cebador de ARN

Como se ha mencionado, las ADN polimerasas agregan nucleótidos solamente al extremo 3′, de una cadena polinucleotídica *existente*. Entonces, ¿cómo se inicia la síntesis de ADN una vez que se separan las dos cadenas? La respuesta es que primero un pequeño fragmento de ARN (de 5 a 14 nucleótidos) llamado un **cebador de ARN** se sintetiza en el punto donde comienza la replicación (**FIGURA 12-14**).

El **ARN**, o **ácido ribonucleico** (vea los capítulos 3 y 13), es un polímero de ácido nucleico que consta de subunidades de nucleótidos que se pueden asociar por apareamiento de bases complementarias con el molde de ADN de una sola cadena. El cebador de ARN se sintetiza por acción de

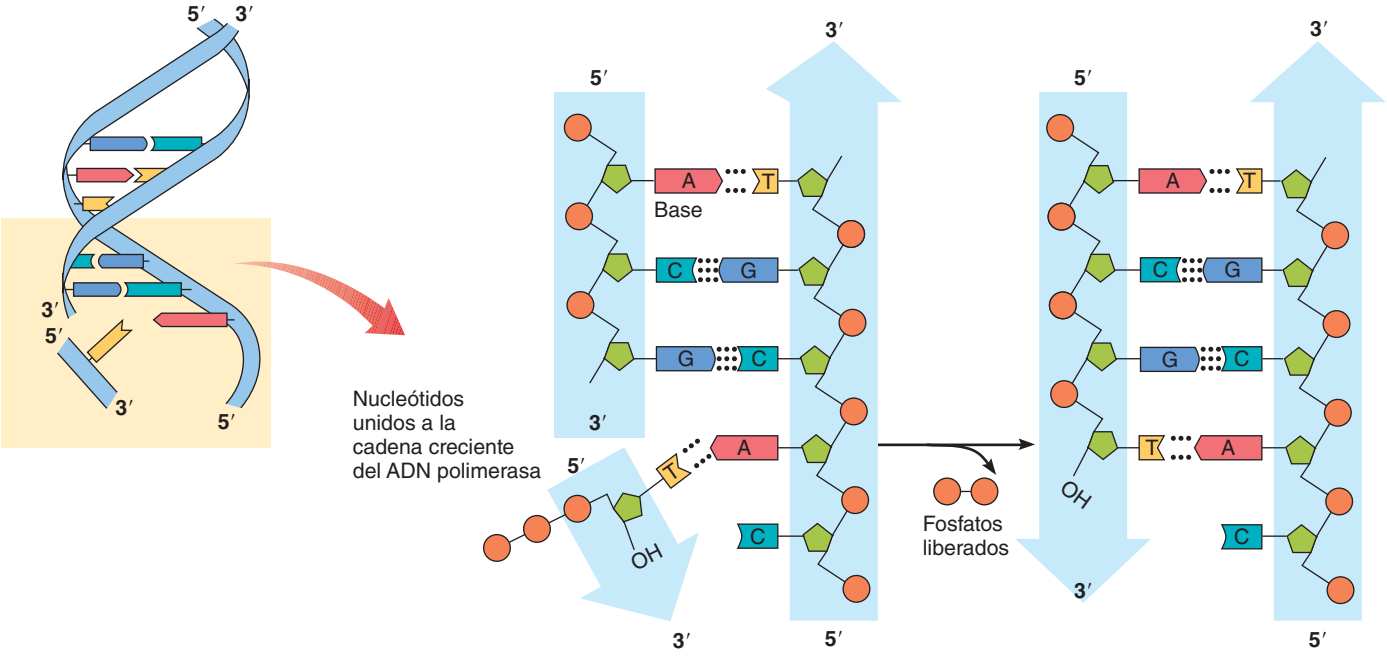
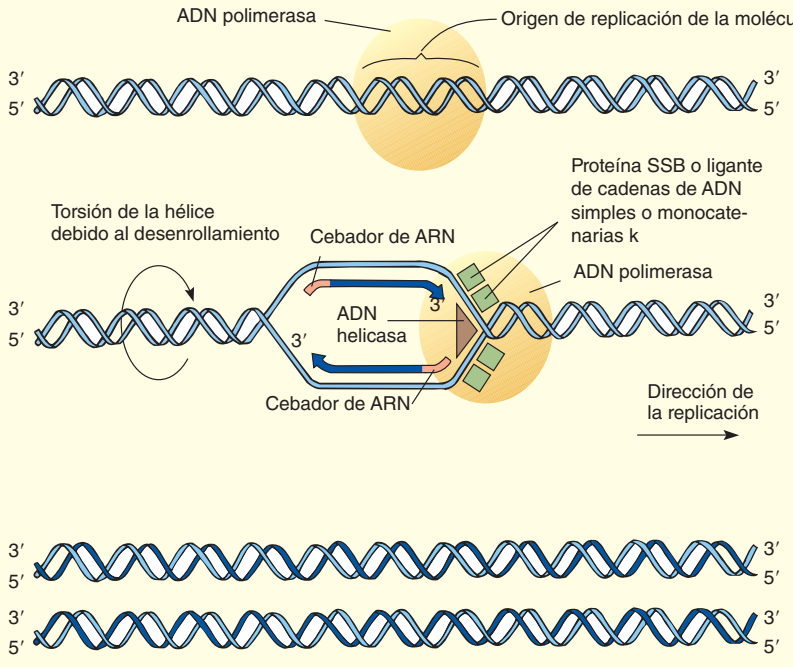


FIGURA 12-13 *Animada* **Una vista simplificada de la replicación del ADN**
Un nucleótido a la vez se añade al extremo 3′ de una cadena en crecimiento.

PUNTO CLAVE La replicación del ADN requiere varios pasos e implica varias enzimas, proteínas, y cebadores de ARN.



1 La síntesis de ADN comienza en el origen de replicación.

2 Las cadenas de ADN se separan en el punto de origen de replicación y se desenrollan por acción de la ADN helicasa, que "camina" a lo largo de la molécula de ADN, precediendo a las enzimas que sintetizan ADN. Las regiones de cadenas simples se mantienen así, debido a la acción de las proteínas SSB o ligantes de ADN monocatenario, que se unen a ellas. La región de síntesis activa de ADN está asociada con el tenedor de replicación, que se forma en la unión de las cadenas simples y la región de doble cadena. Ambas cadenas se sintetizan en la vecindad del tenedor (en la dirección 5′ → 3′).

3 El proceso de replicación se completa con la formación de dos moléculas hijas, cada una de las cuales se compone de una cadena vieja y una recién sintetizada. Cada doble hélice es un cromátida de un cromosoma eucariota duplicado.

FIGURA 12-14 ***Animada*** Visión general de la replicación del ADN

la enzima **ADN primasa**, la cual inicia una nueva cadena de ARN opuesto a un corto tramo de la cadena molde o plantilla de ADN. Después de que se han agregado algunos nucleótidos, la ADN polimerasa desplaza la primasa y posteriormente agrega subunidades al extremo 3′ del cebador de ARN corto. Después de que las enzimas específicas degradan al cebador (se analiza en la siguiente sección), y el espacio se rellena con ADN.

La replicación del ADN es discontinua en una cadena y continua en otra

Ya se ha mencionado que las cadenas de ADN complementarias son antiparalelas. La síntesis de ADN procede sólo en la dirección 5′ ⟶ 3′, lo que significa que la cadena que se está copiando se está leyendo en la dirección 3′ ⟶ 5′. Por lo tanto, podría parecer necesario copiar una de las cadenas comenzando en un extremo de la doble hélice y copiar la otra cadena comenzando en el extremo opuesto. Algunos virus replican su ADN de esta manera, pero este método de replicación no es viable en las moléculas de ADN extremadamente largas de los cromosomas de las eucariotas.

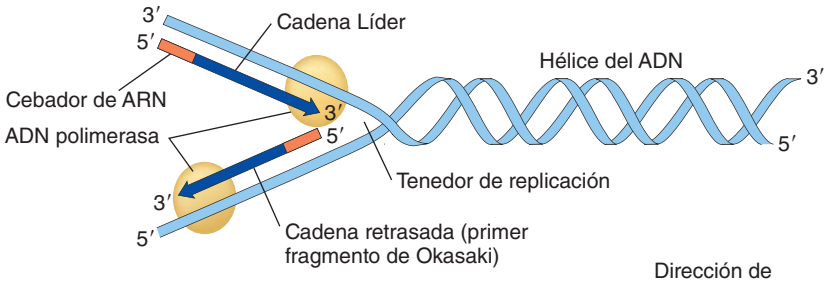
Más bien, como se mencionó anteriormente, la replicación del ADN comienza en el origen de la replicación, y ambas cadenas replican al mismo tiempo a partir de un tenedor de replicación (**FIGURA 12-15**). La posición del tenedor de replicación se mueve constantemente conforme avanza la replicación. Dos moléculas idénticas de ADN polimerasa catalizan la replicación. Una de ellas agrega nucleótidos al extremo 3′ de la nueva cadena que siempre está creciendo *hacia* el tenedor de replicación. Debido a que esta cadena se sintetiza de forma suave y continua, se conoce como la **cadena líder**.

Una molécula separada de ADN polimerasa agrega nucleótidos al extremo 3′ de la nueva cadena sintetizada. Llamada la **cadena retrasada**, siempre está creciendo *alejándose* del tenedor de replicación. Sólo se pueden sintetizar piezas cortas, porque si se agregara ADN polimerasa continuamente al extremo 3′ de esa cadena, tendría que alejarse del tenedor de replicación. Estas 100 a 2000 piezas de nucleótidos se llaman **fragmentos de Okazaki,** después de que fueron descubiertos por el biólogo molecular japonés Reiji Okazaki.

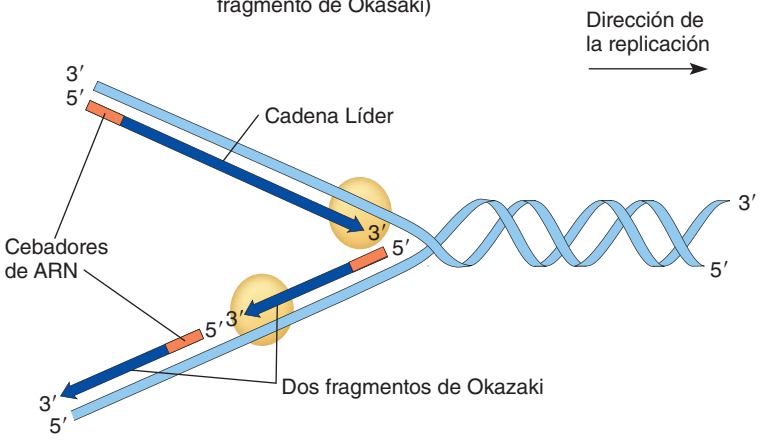
La ADN primasa periódicamente cataliza la síntesis de un cebador de ARN en la cadena retrasada. Un cebador de ARN separado inicia cada fragmento de Okazaki, que la ADN polimerasa extiende después hacia el extremo 5′ del fragmento previamente sintetizado. Cuando se alcanza el cebador de ARN del fragmento previamente sintetizado, la ADN polimerasa degrada y sustituye el cebador con el ADN. Los fragmentos se unen entonces por acción de la **ADN ligasa**, una enzima que une el extremo 3′ hidroxilo de un fragmento de Okazaki al extremo 5′ fosfato de la cadena de ADN que está junto a ella, formando un enlace fosfodiéster. (Como se verá más adelante en este capítulo, la ADN ligasa también vuelve a unir los enlaces rotos fosfodiéster durante la reparación del ADN).

La síntesis de ADN es bidireccional

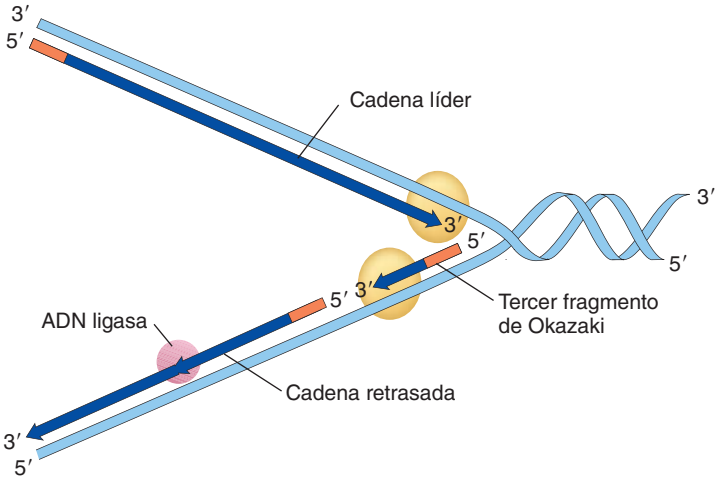
Cuando se separa la doble cadena de ADN, forma dos tenedores de replicación, y la molécula se replica en ambas direcciones desde el origen de la replicación. En las bacterias, cada molécula de ADN circular generalmente tiene sólo un origen de replicación, así los dos tenedores de replicación continúan alrededor del círculo y al final se encuentran en el otro lado para completar la formación de dos nuevas moléculas de ADN. La **FIGURA 12-16a** muestra un plásmido bacteriano de replicación. Los **plásmidos** son moléculas pequeñas de ADN circular que transportan genes separados a los de un cromosoma bacteriano. Debido a que los



1 La cadena líder se sintetiza continuamente en dirección hacia el tenedor de replicación; la cadena retrasada se sintetiza en dirección opuesta al tenedor de replicación. Ambas cadenas requieren del cebador de ARN para iniciar la síntesis de ADN porque sólo se puede alargar mediante la adición al extremo 3' de la cadena polinucleotídica existente.



2 La cadena retrasada se sintetiza como cortos fragmentos de Okazaki. La síntesis de los fragmentos de Okazaki comienza con la síntesis del cebador de ARN. Observe que el primer fragmento de Okazaki sintetizado se encuentra ahora a la izquierda.



3 Después de que cada fragmento de Okazaki se ha alargado por la ADN polimerasa, el cebador de ARN se degrada, los espacios se rellenan con ADN, y los fragmentos adyacentes están unidos por ADN ligasa.

FIGURA 12-15 Cadenas de ADN líder y retrasada

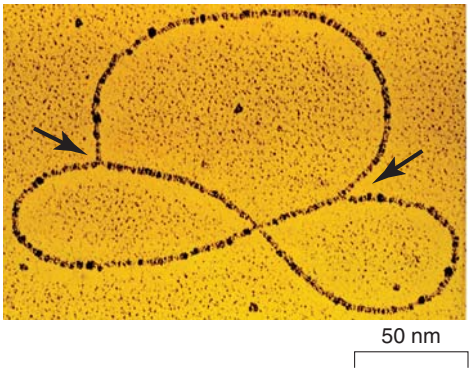
plásmidos son tan pequeños en comparación con el cromosoma bacteriano circular, se pueden fotografiar claramente durante la replicación.

Un cromosoma eucariota consiste en una molécula larga de ADN lineal, así al tener múltiples orígenes de replicación se acelera el proceso de replicación (**FIGURA 12-16b**). La síntesis continúa en cada tenedor de replicación hasta que se encuentra una cadena recién sintetizada procedente de la dirección opuesta. Esto da lugar a un cromosoma que contiene dos dobles hélices de ADN, cada una correspondiente a una cromátida.

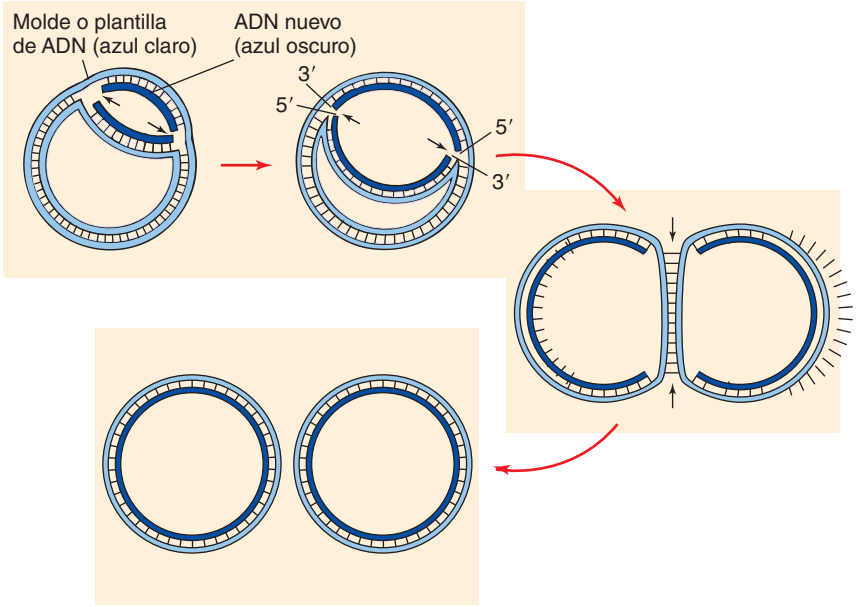
Las enzimas revisan y reparan los errores en el ADN

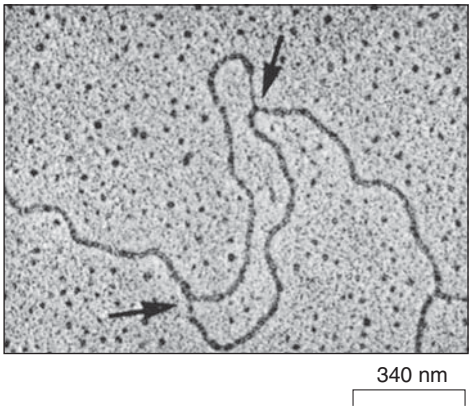
La replicación del ADN se produce sólo una vez durante cada generación celular, y es importante que el proceso sea tan exacto como sea posible para evitar mutaciones dañinas, o incluso mortales. Aunque el apareamiento de bases durante la replicación del ADN es muy preciso, ocurren errores. Los mecanismos han evolucionado para asegurar que los errores en la replicación sean corregidos. Durante la replicación, las ADN polimerasas confrontan cada nucleótido recién agregado con el molde o plantilla de nucleótidos. Cuando se encuentra un error en el apareamiento de bases, la ADN polimerasa elimina inmediatamente el nucleótido incorrecto e inserta el correcto. Aun así, algunas mutaciones no son corregidas, pero son muy pocas, del orden de un error por cada 10^9 o 10^{10} pares de bases.

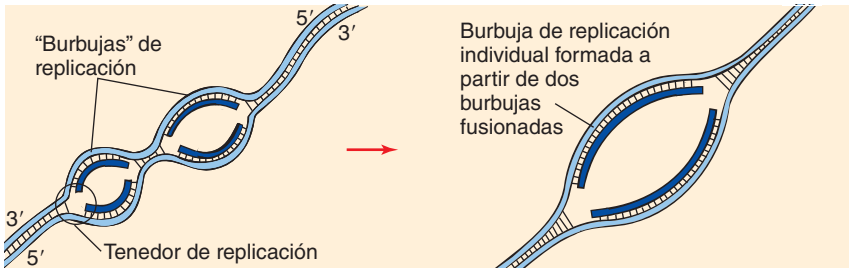
Cuando los errores se han quedado sin corregir por las actividades normales de reparación de la ADN polimerasa durante la replicación del ADN, las células hacen uso de otros mecanismos de reparación (aunque no se entiende exactamente *cómo* las enzimas de reparación del ADN identifican estos errores poco frecuentes, a menudo sutiles, en la gran cantidad de ADN normal). En la **reparación de parejas de bases incorrectas**, enzimas especiales reconocen los nucleótidos apareados incorrectamente y los eliminan; las ADN polimerasas entonces completan



(a) MET (arriba a la izquierda) de la replicación de un plásmido de *E. coli*. La mayoría de los plásmidos bacterianos y los cromosomas tienen solamente un origen de replicación. Ya que procede de la síntesis de ADN a partir de ese punto en ambas direcciones, dos tenedores de replicación forman (*flechas negras*), vueltas alrededor del círculo, y finalmente lo completan.







(b) MET (izquierda) de dos tenedores de replicación (flechas negras) en un segmento de un cromosoma eucariota que se ha replicado parcialmente. El ADN cromosómico eucariota contiene múltiples orígenes de replicación. La síntesis de ADN procede en ambas direcciones desde cada origen hasta que las "burbujas" de la replicación adyacente finalmente se fusionan.

FIGURA 12-16 **La replicación del ADN en bacterias y eucariotas es bidireccional**
Las ilustraciones no muestran cadenas líderes ni cadenas retrasadas.

los nucleótidos que faltan. La observación de que los individuos con un defecto hereditario en una enzima de reparación de genes son propensos a desarrollar un tipo de cáncer de colon demuestra el papel crucial de las enzimas de reparación de genes de garantizar la fidelidad de la replicación del ADN de una generación a la siguiente.

En el capítulo 13 descubrirá que algunos tipos de radiaciones y sustancias químicas, tanto en el medio ambiente como dentro de las propias células, causan mutaciones en el ADN. Estas mutaciones son casi siempre perjudiciales, y las células normalmente las corrigen mediante una o más enzimas de reparación del ADN. Se han descubierto hasta ahora alrededor de 100 tipos de enzimas de reparación en la bacteria *E. coli* y 130 tipos en células humanas.

Un tipo de reparación del ADN, la **reparación por excisión de nucleótidos**, que comúnmente se utiliza para reparar las lesiones del ADN (ADN deformado) causadas por la radiación ultravioleta del Sol o por sustancias químicas nocivas (**FIGURA 12-17**). Tres enzimas están implicadas en la reparación por excisión de nucleótidos, una nucleasa que corta el ADN dañado, una ADN polimerasa que agrega los nucleótidos correctos, y la ADN ligasa para cerrar las roturas en la estructura del azúcar fosfato. Las personas que sufren de la enfermedad de *xerodermia pigmentosa* tienen un defecto hereditario en una enzima de reparación por excisión de nucleótidos. Los individuos afectados desarrollan muchos tipos de cáncer de piel a una edad temprana porque no se reparan las lesiones del ADN causadas por la radiación ultravioleta.

Los telómeros del cromosoma eucariota protegen los extremos

A diferencia del ADN bacteriano, que es circular, los cromosomas eucariotas tienen extremos libres. Ya que la replicación del ADN es discontinua en la cadena retrasada, las ADN polimerasas no completan la replicación de la cadena cuidadosamente. Al final del ADN, una pequeña parte se deja sin replicar, y un pequeño segmento de una sola cadena de ADN se pierde con cada ciclo celular (**FIGURA 12-18a**).

La información genética importante se retiene porque los cromosomas tienen terminaciones protectoras, o telómeros, que no contienen genes codificadores de proteínas. Los **telómeros** consisten en secuencias cortas de ADN no codificadas, ricas en guanina que se repiten varias

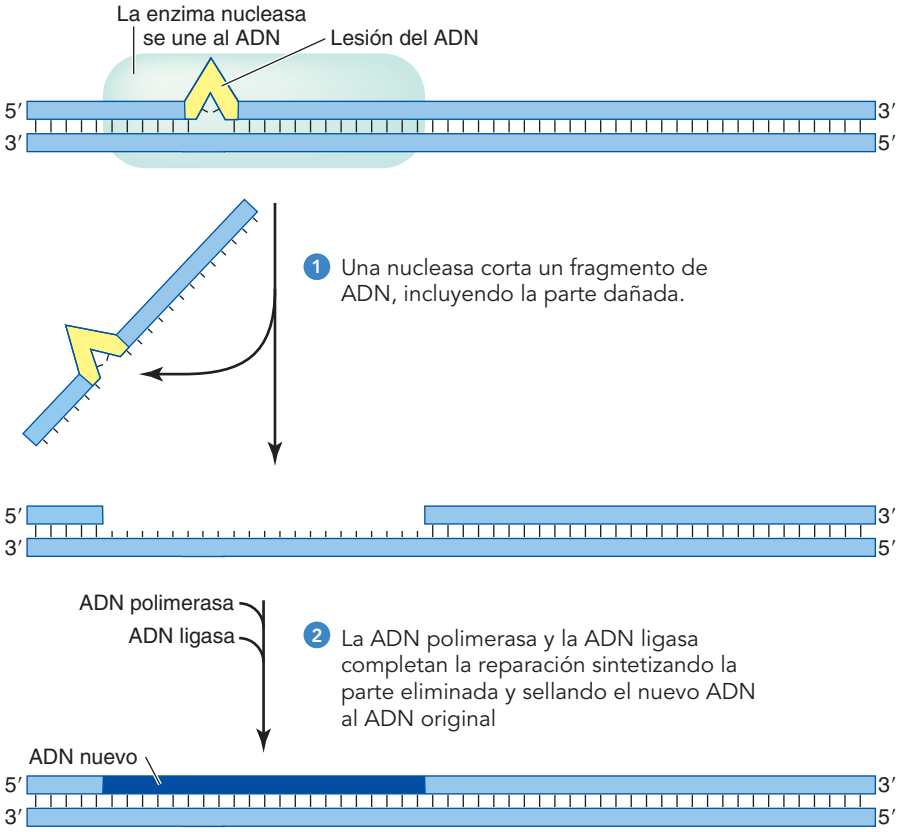


FIGURA 12-17 Reparación por excisión de nucleótidos del ADN dañado

veces (**FIGURA 12-18b**). Por ejemplo, en células del esperma humano y del óvulo, la secuencia 5′—TTAGGG—3′ se repite más de 1000 veces en los extremos de cada cromosoma. Por lo tanto, aunque una pequeña cantidad de ADN telomérico no se replica cada vez que se divide la célula, una célula se puede dividir muchas veces antes de que comience la pérdida de información genética esencial.

La **telomerasa**, una enzima especial de replicación del ADN, puede alargar el ADN telomérico agregando secuencias repetitivas de nucleótidos a los extremos de los cromosomas eucariotas. Esta enzima, que los investigadores descubrieron en 1984, se presenta habitualmente en células que se dividen un número ilimitado de veces, incluyendo los protozoos y otros eucariotas unicelulares, y la mayoría de los tipos de **células cancerosas**. En los seres humanos y otros mamíferos, la telomerasa activa suele estar presente en las células de la línea germinal (que dan lugar a óvulos y espermatozoides) y dividen rápidamente las células (por ejemplo, las células sanguíneas, las células que recubren el intestino y las células de la piel), pero no en la mayoría de las células somáticas de los tejidos adultos.

Cuando la mayoría de las células se dividen para su reparación o reemplazo, los extremos de sus cromosomas se acortan. Los investigadores han demostrado que en las células cancerosas de próstata y de páncreas, los telómeros son anormalmente cortos: se acortan a un punto crítico, en el que la telomerasa se reactiva con el tiempo, lo que podría explicar la capacidad de las células cancerosas de proliferar de una manera rápida y descontrolada. El acortamiento del telómero también se ha demostrado en las lesiones precancerosas de vejiga, mama, colon, esófago, boca y cuello uterino.

La evidencia experimental sugiere que el acortamiento de los telómeros puede contribuir al **envejecimiento celular** y al proceso de la **apoptosis**, que es una muerte celular programada. Los científicos han analizado el envejecimiento celular desde la década de 1960, a raíz de los estudios pioneros del biólogo estadounidense Leonard Hayflick, que demostró que cuando las células somáticas normales del cuerpo humano crecen en cultivo, pierden su capacidad de dividirse después de un número limitado de divisiones celulares. Además, el número de divisiones celulares se determina por la edad del individuo a partir de los cuales las células fueron tomadas. Las células de una persona de 70 años de edad se pueden dividir tan sólo 20 a 30 veces, en comparación con las de un bebé, que se puede dividir entre 80 y 90 veces.

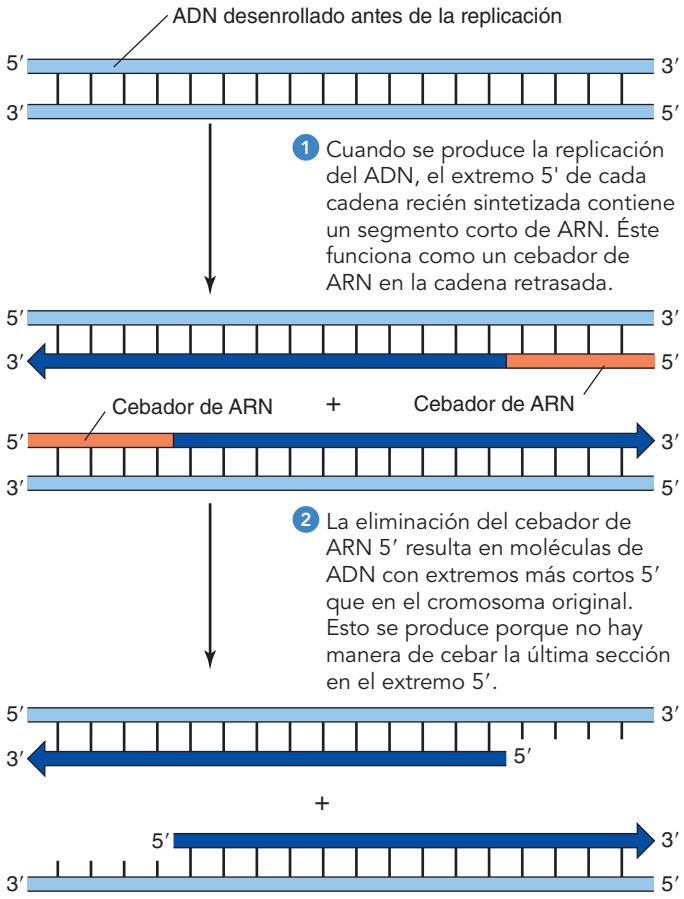
Muchos investigadores han observado correlaciones entre la actividad de la telomerasa y la capacidad de las células para realizar divisiones ilimitadas sin mostrar signos del proceso de envejecimiento. Sin embargo, no pudieron encontrar evidencia de una relación causal hasta principios de la década de 2000, cuando los científicos de la Corporación Geron y del Centro Médico de la Universidad de Texas de Suroeste realizaron una prueba directa. Usando tecnología de ADN recombinante (vea el capítulo 15), infectaron cultivos de células humanas normales con un virus que transporta la información genética que codifica la subunidad catalítica de la telomerasa. Las células infectadas no sólo producen telomerasa activa, que alarga los telómeros de manera significativa, sino que también continuaron dividiéndose por largo tiempo pasando el punto en que las divisiones celulares normalmente cesarían.

Los telómeros y la telomerasa son un foco activo de la investigación actual, tanto por razones científicas como prácticas. La capacidad de las células somáticas para producir telomerasa, que les permite dividirse muchas veces más de lo que lo harían en forma ordinaria tiene muchas aplicaciones terapéuticas potenciales, especialmente si se deben reemplazar células perdidas o heridas. Sin embargo, la propiedad de estas células de división celular ilimitada también tiene consecuencias potencialmente graves. Por ejemplo, si se trasplantan en el cuerpo, las células con telomerasa activa se pueden comportar como células cancerosas.

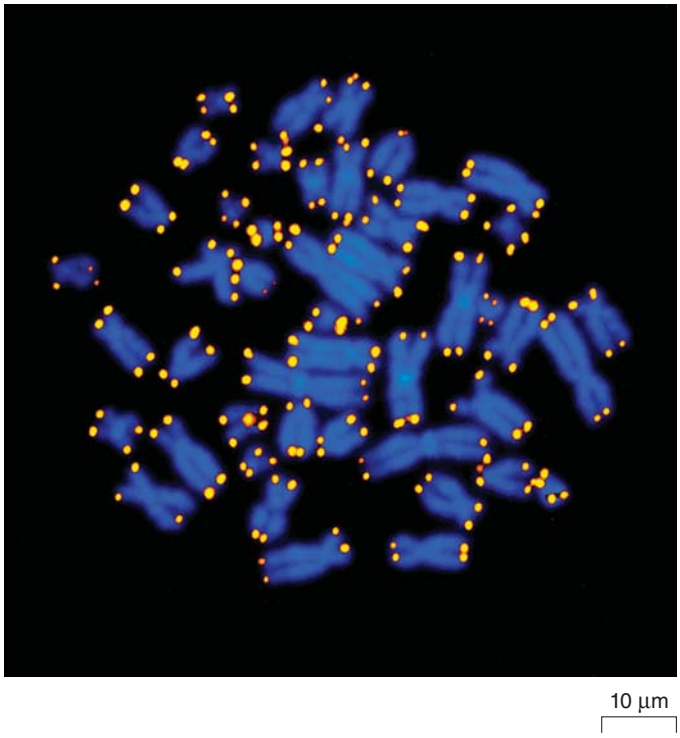
Las células cancerosas tienen la capacidad de dividirse cientos de veces en cultivo, de hecho, son virtualmente inmortales. La mayoría de las células cancerosas, incluyendo los cánceres humanos de mama, pulmón, colon, próstata y páncreas, tienen telomerasa, que les permite mantener la longitud de los telómeros y posiblemente, resistir la apoptosis. La investigación está en vías de desarrollar medicamentos contra el cáncer que inhiban la actividad de la telomerasa. Un tratamiento alternativo para el cáncer también se está estudiando, dirigido a que el sistema inmunológico del cuerpo reconozca y ataque a las células cancerosas que contienen telomerasa.

Repaso

- ¿Cómo pudieron Meselson y Stahl comprobar que la replicación del ADN es semiconservativa?
- ¿Por qué la replicación del ADN para una cadena es continua, pero discontinua para otra?
- ¿Cómo se puede comparar la reparación de errores en el ADN con la reparación de nucleótidos que fueron eliminados?



(a) Por qué una cadena de ADN es más corta que la de la generación anterior.



Peter Lansdorp/Visuals Unlimited, Inc.

(b) MO de cromosomas humanos duplicados con telómeros marcados con fluorescencia (*amarillo*).

FIGURA 12-18 Telómeros

RESUMEN: ENFOQUE EN LOS OBJETIVOS DE APRENDIZAJE

12.1 *(página 264)*

1 Resumir las evidencias acumuladas durante la década de 1940 y principios de 1950 que demuestran que el ADN es el material genético.

- Muchos de los primeros genetistas pensaron que los genes estaban hechos de proteínas. Sabían que las proteínas eran complejas y variables, en tanto que pensaban que los ácidos nucleicos eran moléculas simples con una capacidad limitada para almacenar información.
- Diversas líneas de evidencia apoyaron la idea de que el **ADN (ácido desoxirribonucleico)** es el material genético. En experimentos de **transformación**, el ADN de una cepa de bacterias puede dotar a las bacterias relacionadas con nuevas características genéticas.
- Cuando una célula bacteriana se infecta con un **bacteriófago** (virus), sólo el ADN del virus entra en la célula; este ADN es suficiente para que el virus se reproduzca y forme nuevas partículas virales.

2 Establecer las preguntas que abordaron estos experimentos clásicos: experimento de transformación de Griffith, la contribución de Avery al trabajo de Griffith y los experimentos de Hershey-Chase.

- El experimento de la transformación de Griffith abordó esta pregunta: ¿Puede un rasgo genético transmitirse de una cepa bacteriana a otra? (La respuesta es sí).
- Los experimentos de Avery estudiaron esta pregunta: ¿Qué molécula es responsable de la transformación bacteriana? (La respuesta es el ADN).
- Los experimentos de Hershey y Chase estudiaban esta pregunta: ¿Es el ADN o las proteínas el material genético de los virus bacterianos (fagos)? (La respuesta es el ADN).

12.2 *(página 265)*

3 Explicar cómo se unen las subunidades de nucleótidos para formar una sola cadena simple de ADN.

- El modelo de Watson y Crick de la estructura del ADN demostró cómo se puede almacenar la información en la estructura de la molécula y cómo las moléculas de ADN pueden servir como **moldes** o plantillas para su propia replicación.
- El ADN es un polímero de **nucleótidos**. Cada subunidad de nucleótidos contiene una base nitrogenada, que puede ser una de las **purinas** (**adenina** o **guanina**) o una de las **pirimidinas** (**timina** o **citosina**). Cada base se vincula de manera covalente a un azúcar pentosa, la **desoxirribosa**, que se une covalentemente a un grupo fosfato.
- La estructura de cada cadena simple de ADN está formada por la alternancia de grupos de azúcar y fosfato, unidos por enlaces covalentes fosfodiéster. Cada grupo fosfato se une al carbono 5′ de una desoxirribosa y al carbono 3′ de la desoxirribosa vecina.

4 Describir cómo están orientadas, las dos cadenas de ADN una con respecto de la otra.

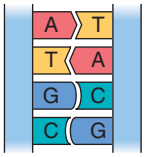
- Cada molécula de ADN consiste en dos cadenas de polinucleótidos que se asocian como una **doble hélice**. Las dos cadenas son **antiparalelas** (que

se ejecutan en direcciones opuestas); en cada extremo de la molécula de ADN, una cadena tiene un fosfato unido a un carbono 5′ desoxirribosa, el **5′ extremo**, y el otro tiene un grupo hidroxilo unido a un carbono 3′ desoxirribosa, el **3′ extremo**.

CENGAGENOW™ **Interactúe con la estructura de la doble hélice del ADN, haciendo clic sobre las figuras en CengageNOW.**

5 Establecer las reglas de apareamiento de las bases nucleótidas del ADN y describir cómo las bases complementarias se unen entre sí.

- Los enlaces de hidrógeno entre pares de bases específicas mantiene unidas las dos cadenas de la hélice. La adenina (A) forma dos enlaces de hidrógeno con timina (T); la guanina (G) forma tres enlaces de hidrógeno con citosina (C).



- **El apareamiento de bases complementarias** entre A y T y entre G y C es el fundamento de las reglas de Chargaffs, que establecen que A es igual a T y que G es igual a C.
- Debido a que el apareamiento de bases complementarias mantiene unidas las dos cadenas de ADN, se puede predecir la secuencia de bases de una cadena si se conoce la secuencia de bases de la otra cadena.

12.3 *(página 271)*

6 Citar la evidencia del experimento de Meselson y Stahl que permitió a los científicos distinguir entre la replicación semiconservativa del ADN y los modelos alternativos.

- Cuando las células de *E. coli* se cultivan durante muchas generaciones en un medio que contiene nitrógeno pesado (^{15}N), éstas incorporan el ^{15}N en su ADN. Cuando los investigadores transfieren células de un medio con ^{15}N a un medio con ^{14}N y los aíslan después ya sea una o dos generaciones, la densidad del ADN en cada grupo es lo que se esperaría si la replicación del ADN fuera semiconservativa. En la **replicación semiconservativa**, cada doble hélice hija se compone de una cadena original de la molécula progenitora y una cadena complementaria recién sintetizada.

7 Resumir cómo se replica el ADN y determinar algunas características únicas del proceso.

- Durante la **replicación del ADN**, las dos cadenas de doble hélice se desenrollan. Cada cadena sirve como molde para formar una nueva cadena complementaria. La replicación se inicia como **ADN primasa** sintetizada como un **cebador de ARN** corto. La **ADN polimerasa** agrega nuevas subunidades de nucleótidos a la cadena de ADN en crecimiento.
- Las enzimas adicionales y otras proteínas se requieren para desenrollar y estabilizar la hélice separada de ADN. La **ADN helicasa** abre la doble hélice, y las **topoisomerasas** evitan que se enreden y se anuden.

8 Explicar las complejidades de la replicación del ADN que hacen que sea (a) bidireccional y (b) continua en una cadena y discontinua en la otra.

- La replicación del ADN es bidireccional, comienza en **el origen de replicación** y procede en ambas direcciones desde ese punto. Un cromosoma eucariota puede tener múltiples orígenes de replicación y puede replicarse en muchos puntos a lo largo de su longitud en un momento dado.
- La síntesis de ADN procede siempre en una dirección 5′ 3′. Éste requiere que una cadena de ADN, **la cadena retrasada**, se sintetice de forma discontinua, como cortos **fragmentos de Okazaki**. La ADN primasa sintetiza cebadores de ARN cortos en la cadena retrasada, y la **ADN ligasa** une los fragmentos de Okazaki a un ADN de nueva síntesis. La cadena opuesta, esto es la **cadena líder**, se sintetiza de forma continua.

CENGAGENOW™ **Vea el proceso de replicación, haciendo clic sobre la figura en CengageNOW.**

9 Analizar cómo las enzimas corrigen y reparan los errores en la replicación del ADN.

- Durante la replicación, las ADN polimerasas corrigen cada nucleótido recién añadido en su molde o plantilla de nucleótidos. Cuando se encuentra un error en el apareamiento de bases, la ADN polimerasa elimina inmediatamente el nucleótido incorrecto e inserta el correcto.
- En la **reparación de emparejamientos incorrectos**, las enzimas reconocen los nucleótidos mal apareados y los eliminan; las ADN polimerasas enseguida rellenan los nucleótidos faltantes.
- La **reparación por excisión de nucleótidos** comúnmente se utiliza para reparar las lesiones del ADN causadas por la radiación ultravioleta del Sol o por productos químicos nocivos. Están implicadas tres enzimas: una nucleasa para cortar el ADN dañado, una ADN polimerasa para añadir los nucleótidos correctos, y una ADN ligasa para cerrar las roturas en la estructura azúcar fosfato.

10 Definir los *telómeros*, y describir las posibles conexiones entre la telomerasa y el envejecimiento de las células y entre la telomerasa y el cáncer.

- Los extremos de cromosomas eucariotas, llamados **telómeros**, son secuencias repetitivas de ADN, no codificantes, cortas. Los telómeros se acortan ligeramente con cada ciclo celular, pero se pueden extender por acción de la enzima **telomerasa**.
- La ausencia de actividad de la telomerasa en ciertas células puede ser una causa del **envejecimiento de la célula**, en el cual las células pierden su capacidad de división después de un número limitado de divisiones celulares.
- La mayoría de las **células cancerosas**, incluidos los cánceres humanos de mama, pulmón, colon, próstata y páncreas, tienen telomerasa para mantener la longitud de los telómeros y, posiblemente, para resistir la **apoptosis**.

EVALÚE SU COMPRENSIÓN

1. Cuando Griffith inyectó un grupo de ratones con una combinación de una cepa de neumococos viva rugosa y una cepa lisa muerta mediante el calor, descubrió que (a) los ratones estaban ilesos (b) los ratones muertos contenían una cepa viva rugosa de bacterias (c) los ratones muertos contenían una cepa lisa viva de bacterias (d) el ADN había sido transferido de la cepa lisa de bacterias a los ratones (e) el ADN de la cepa rugosa de bacterias se había transferido a la cepa lisa de bacterias

2. ¿Qué inspiró a Avery y sus colegas a realizar los experimentos que demuestran que el factor de transformación en las bacterias es el ADN? (a) el hecho de que A es igual a T, y G es igual a C (b) el modelo de Watson y Crick de la estructura del ADN (c) los estudios de Meselson y Stahl sobre la replicación del ADN en la *E. coli* (d) los experimentos de Griffith con cepas de neumococos lisas y rugosas (e) los experimentos de Hershey y Chase sobre la reproducción de los bacteriófagos

3. En el experimento de Hershey y Chase con bacteriófagos, (a) las células bacterianas no patógenas se transformaron permanentemente en células virulentas (b) se demostró que el ADN era el factor de transformación de experimentos anteriores de transformación bacteriana (c) se muestra de manera concluyente que la replicación del ADN es semiconservativa (d) se muestra que el ADN viral entra en las células bacterianas y causa la producción de nuevos virus dentro de las bacterias (e) los virus inyectan sus proteínas, y no su ADN, en las células bacterianas

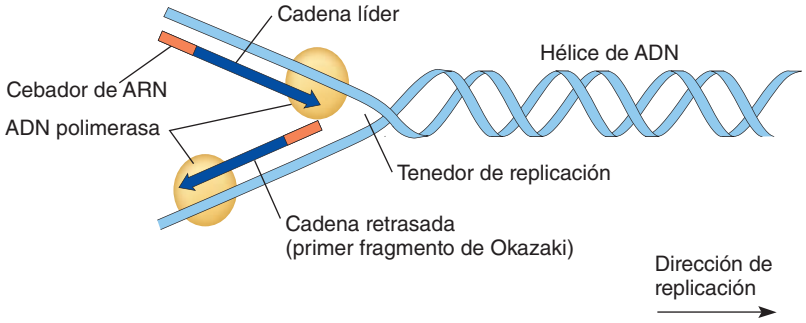
4. Las dos cadenas complementarias de la doble hélice del ADN se mantienen unas a otras por (a) enlaces iónicos entre las moléculas de desoxirribosa (b) enlaces iónicos entre los grupos fosfato (c) enlaces

covalentes entre las bases de nucleótidos (d) enlaces covalentes entre las moléculas de desoxirribosa (e) enlaces de hidrógeno entre las bases de los nucleótidos

5. Si un segmento de ADN es 5′—CATTAC—3′, la cadena complementaria de ADN es (a) 3′—CATTAC—5′ (b) 3′—GTAATG—5′ (c) 5′—CATTAC—3′ (d) 5′—GTAATG—3′ (e) 5′—CATTAC—5′
6. Cada cadena de ADN tiene una estructura que consiste en alternar (a) purinas y pirimidinas (b) las bases de nucleótidos (c) enlaces de hidrógeno y enlaces fosfodiéster (d) desoxirribosa y fosfato (e) enlaces fosfato y fosfodiéster
7. Los experimentos en los que Meselson y Stahl cultivaron bacterias en nitrógeno pesado demostraron concluyentemente que el ADN (a) es una doble hélice (b) se replica de forma semiconservativa (c) consta de subunidades de nucleótidos que se repiten (d) tiene bases complementarias apareadas (e) se sintetiza siempre en dirección 5′ ⟶ 3′
8. El enunciado "El ADN se replica por un mecanismo semiconservativo" significa que (a) sólo una cadena de ADN es copiada (b) una primera cadena de ADN es copiada, y luego la otra cadena es copiada (c) las dos cadenas de una doble hélice tienen secuencias idénticas de bases (d) algunas partes de una cadena de ADN simple son viejas, y otras partes son una cadena recién sintetizada.
9. Las topoisomerasas (a) sintetizan ADN (b) sintetizan cebadores de ARN (c) unen los fragmentos de Okazaki (d) rompen y vuelven a unir ADN para reducir el esfuerzo de torsión (e) impiden la unión de cadenas de ADN simples para formar una doble hélice
10. Una cadena retrasada se forma por (a) uniones de cebadores (b) uniones de fragmentos de Okazaki (c) uniones de cadenas líderes (d) rompiendo la cadena líder (e) uniendo cebadores, fragmentos de Okasaki y cadenas líderes.
11. La fuente inmediata de energía para la replicación del ADN es (a) la hidrólisis de nucleótidos con tres grupos fosfato (b) la oxidación de NADPH (c) la hidrólisis de ATP (d) el transporte de electrones (e) la ruptura de enlaces de hidrógeno.
12. ¿Cuál de las siguientes afirmaciones acerca de los cromosomas eucariotas es *falsa*? (a) los cromosomas eucariotas tienen extremos libres (b) los telómeros contienen genes que codifican proteínas (c) la telomerasa alarga el ADN telomérico (d) el acortamiento del telómero puede contribuir al envejecimiento celular (e) las células con telomerasa activa, pueden experimentar muchas divisiones celulares.

PENSAMIENTO CRÍTICO

1. ¿Qué características debe tener una molécula para que funcione como material genético?
2. ¿Qué características importantes de la estructura del ADN son consistentes con su papel de la base química de la herencia?
3. ¿Contra qué protegen los telómeros en los extremos de los cromosomas?
4. **ANÁLISIS DE DATOS.** En el experimento de Hershey y Chase el marcador ^{32}P radiactivo estaba presente dentro de las células bacterianas (es decir, en el sedimento), mientras que el marcador ^{35}S radiactivo estuvo presente fuera de las células bacterianas (en el sobrenadante). ¿Qué hubiera sucedido si los investigadores hubieran concluido que la situación inversa era verdadera, es decir, si el marcador ^{35}S radiactivo estuviera dentro de las células y el marcador ^{32}P radiactivo se encontrara fuera de las células?
5. **ANÁLISIS DE DATOS.** En el siguiente diagrama de replicación del ADN, marque los extremos 3′ y 5′ de la cadena líder, la cadena retrasada, y las dos cadenas de la doble hélice del ADN.



6. **VÍNCULO CON LA EVOLUCIÓN.** ¿De qué manera apoya a la teoría de la evolución, el hecho de que el ADN es la molécula universal de la herencia en todas las células?

CENGAGENOW™ **Preguntas adicionales están disponibles en CengageNOW en www.cengage.com/login.**

13 Expresión génica

Profesor Oscar Miller/Science Photo Library/Photo Researchers, Inc.

Visualización de la transcripción. En esta MET, las moléculas de ARN (*cadenas laterales*) se sintetizan como copias complementarias de un molde o plantilla de ADN (*eje central*).

CONCEPTOS CLAVE

13.1 En la década de 1940, Beadle y Tatum demostraron la relación entre genes y proteínas.

13.2 Normalmente la transmisión de información en las células va del ADN al ARN y de éste a los polipéptidos.

13.3 Una secuencia de tripletes de bases de ADN se transcribe en codones de ARNm.

13.4 Una secuencia de codones de ARNm se traduce en una secuencia de aminoácidos en un polipéptido.

13.5 Las células bacteriales y eucariotas difieren en ciertos detalles de expresión génica.

13.6 Las mutaciones pueden causar cambios en el fenotipo.

En el capítulo 12, se analizó cómo realiza la célula una réplica exacta de la secuencia de nucleótidos del ADN para transferir el material genético inalterado a la próxima generación. Watson y Crick originalmente describieron las características básicas de la doble hélice del ADN, que ahora los científicos conocen que son las mismas en todas las células estudiadas hasta la fecha, desde las células bacterianas más simples hasta las complejas células humanas.

A mediados de la década de 1950, los investigadores habían determinado que la secuencia de bases en el ADN contiene la información que especifica todas las proteínas que necesita la célula. Sin embargo, más de una década de intensa investigación de muchos científicos precedió a un entendimiento fundamental de cómo las células convierten la información del ADN en secuencias de aminoácidos de proteínas. Mucho de ese entendimiento provino de estudiar las funciones de genes bacterianos.

Después de que Watson y Crick descubrieron la estructura del ADN, los investigadores seleccionaron las células bacterianas como los organismos modelo para estos estudios porque crecen rápida y fácilmente, y además porque contienen la cantidad mínima de ADN necesaria para el crecimiento y la reproducción. Conforme los investigadores aprendieron que todos los organismos tienen similitudes genéticas fundamentales este método de análisis fue repetidamente confirmado en cuanto a su validez y utilidad.

En este capítulo, se examina la evidencia acumulada durante la primera mitad del siglo XX que indica que la mayoría de los genes especifican la estructura de proteínas. Entonces se considera cómo el ADN afecta al fenotipo del organismo a nivel molecular a través del proceso de expresión génica. La **expresión génica** implica una serie de pasos en los cuales la información en la secuencia de bases en el ADN especifica la composición de proteínas en la célula. Las proteínas afectan al fenotipo de alguna manera; esos efectos varían desde rasgos físicos rápidamente observables hasta sutiles cambios sólo detectables a nivel bioquímico. El primer paso importante de expresión génica es la *transcripción*, la síntesis de moléculas de ARN complementarias a las del ADN (vea la fotografía). El segundo paso importante es la *traducción*, en el cual el ARN se convierte en un molde o plantilla codificante para dirigir la síntesis de polipéptidos.

13.1 DESCUBRIMIENTO DE LA RELACIÓN GEN-PROTEÍNA

OBJETIVOS DE APRENDIZAJE

1. Resumir las primeras evidencias que indican que la mayoría de los genes especifican la estructura de proteínas.
2. Describir los experimentos de Beadle y Tatum con la *Neurospora*.

La idea de que los genes y las proteínas están relacionados se originó a inicios del siglo XX, un poco después de que los científicos redescubrieron los principios de Mendel. En la primera edición de su libro, *Inborn Errors of Metabolism* (*Errores congénitos del metabolismo*)(1908), Archibald Garrod, médico y bioquímico, analizó una rara enfermedad genética llamada **alcaptonuria**, la que los científicos supusieron que tenía un simple patrón hereditario recesivo. La condición implica a la ruta metabólica que rompe el aminoácido tirosina, para finalmente convertirlo a dióxido de carbono y agua. Un intermediario en esta ruta, el ácido homogentísico, se acumula en la orina de la gente afectada, ennegreciéndola al contacto con el aire (**FIGURA 13-1**). Otros síntomas de la alcaptonuria incluye el posterior desarrollo de artritis y, en los hombres, piedras en la próstata.

En la época de Garrod, los científicos tenían conocimientos sobre las enzimas pero no eran reconocidas como proteínas. Garrod supuso que a las personas con alcaptonuria les faltaba la enzima que normalmente oxida al ácido homogentísico. En 1923, antes de que se publicara la segunda edición de su libro, los investigadores encontraron que la gente afectada sí carecía de la enzima oxidante del ácido homogentísico. Era correcta la hipótesis de Garrod: una mutación en este gen está asociada con la ausencia de una enzima específica. Un poco después, en 1926, el bioquímico norteamericano James Sumner purificó una enzima diferente, la ureasa, y demostró que era una proteína. Ésta fue la primera clara identificación de una enzima como una proteína. En 1946, Sumner recibió el Premio Nobel de Química por ser el primero en cristalizar una enzima.

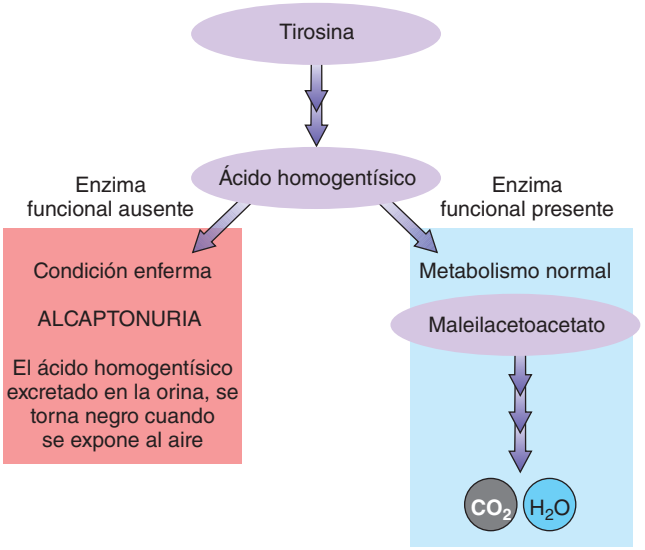


FIGURA 13-1 Un "error congénito del metabolismo"
Garrod propuso que la alcaptonuria era una enfermedad genética causada por la ausencia de la enzima oxidasa del ácido homogentísico, que normalmente convierte ácido homogentísico a maleilacetoacetato. Así, el ácido se acumula en la sangre y se excreta en la orina, que se ennegrece al contacto con el aire.

Beadle y Tatum propusieron la hipótesis un gen-una enzima

A principios de la década de 1940 se realizó un importante avance en la comprensión de la relación entre genes y enzimas, cuando los genetistas norteamericanos George Beadle y Edward Tatum y sus asociados desarrollaron un nuevo enfoque al problema. Hasta ese momento, la mayoría de los esfuerzos se habían enfocado al estudio de los fenotipos conocidos, como el color de los ojos en la *Drosophila* o la pigmentación en las plantas, y en la determinación de qué reacciones bioquímicas los afectaba. Los investigadores encontraron que una serie de reacciones biosintéticas controla fenotipos específicos, pero no fue claro si los genes mismos actuaban como enzimas o si ellos controlaban de alguna manera indirecta el funcionamiento de las enzimas.

Beadle y Tatum decidieron por un enfoque opuesto. En lugar de intentar identificar las enzimas afectadas por genes individuales, analizaron las mutaciones que interfieren con reacciones metabólicas conocidas que producen moléculas esenciales, como aminoácidos y vitaminas. Por varias razones importantes eligieron como organismo experimental un hongo (moho), la *Neurospora* rosa-naranja del pan de molde. La *Neurospora* tipo silvestre es de fácil crecimiento en cultivos. (El adjetivo **tipo silvestre** se refiere a un individuo con el fenotipo normal). La *Neurospora* forma todas sus moléculas biológicas esenciales cuando se desarrolla en un medio de crecimiento simple (medio mínimo) que sólo contiene azúcar, sales y la vitamina biotina. Sin embargo, una cepa de *Neurospora* mutante que no pueda elaborar una cierta sustancia como un aminoácido, puede continuar desarrollándose si esa sustancia se agrega al medio de crecimiento.

La *Neurospora* también es un organismo experimental ideal porque inicialmente crece como un organismo haploide. La condición haploide le permite al investigador inmediatamente identificar a un alelo mutante recesivo; no existe un cromosoma homólogo que pudiera portar un alelo dominante que enmascare su expresión.

Beadle y Tatum empezaron por exponer miles de esporas asexuales haploides, *Neurosporas* tipo silvestre, a la acción de rayos X o a la radiación ultravioleta para producir cepas mutantes. Primero cultivaron cada cepa irradiada en un medio de crecimiento completo, que contenía todos los aminoácidos y vitaminas normalmente elaboradas por la *Neurospora*. Después probaron cada cepa en el medio mínimo descrito previamente. Entre el 1% y 2% de las cepas que crecieron en el medio completo no pudieron desarrollarse al ser transferidas al medio mínimo. Beadle y Tatum razonaron que estas cepas presentaban una mutación que impedía a los hongos producir un químico esencial para el crecimiento. Pruebas adicionales de la cepa mutante en medios con diferentes combinaciones de aminoácidos, vitaminas, y otros nutrientes, permitieron a los investigadores determinar el compuesto exacto requerido (**FIGURA 13-2**).

El trabajo con la *Neurospora* reveló que cada cepa mutante tuvo una mutación sólo en un gen y que cada gen sólo afectó a una enzima. Beadle y Tatum establecieron esta correspondencia uno a uno entre genes y enzimas como la *hipótesis un gen-una enzima*. En 1958, recibieron el Premio Nobel en Fisiología o Medicina por el descubrimiento de que los genes regulan eventos químicos específicos. El trabajo de Beadle, Tatum, y de otros condujeron a un entendimiento más preciso de lo que es un gen y a realizar predicciones adicionales sobre la estructura química de los genes. La idea de que un gen codifica la información para producir una sola enzima perduró durante casi una década, hasta que nuevos resultados requirieron una modificación de esta definición.

A finales de la década de 1940, los investigadores empezaron a entender que los genes no sólo controlan enzimas sino también a otras proteínas. En 1949, el químico norteamericano Linus Pauling y sus colegas demostraron que una mutación de un gen individual altera la estructura de la hemoglobina. Esta particular forma mutante de hemoglobina está asociada con la enfermedad genética anemia falciforme (que se analiza en el capítulo 16). En 1957, el bioquímico británico Vernon Ingram extendió la investigación de Pauling cuando determinó que la hemoglobina falciforme y la hemoglobina normal sólo difieren en un aminoácido.

Estudios realizados por otros científicos demostraron que muchas proteínas están construidas de dos o más cadenas polipeptídicas, cada una de las cuales está bajo el control de un locus diferente. Por ejemplo, la hemoglobina contiene dos tipos de cadenas polipeptídicas, las subunidades α y β. En la figura 3-22a se puede ver la estructura de la hemoglobina. La anemia falciforme resulta de una mutación que afecta a las subunidades β.

Por lo tanto, los científicos ampliaron la definición de un gen, al agregar que un gen es responsable de una cadena polipeptídica. Aunque esta definición ha demostrado ser sólo correcta de manera parcial, como posteriormente se verá en este capítulo, los científicos siguen definiendo al gen en términos de su producto.

A pesar de que el refinado trabajo de Beadle y Tatum y de otros demostró que los genes se expresan en forma de proteínas, el mecanismo de expresión génica era completamente desconocido. Después del descubrimiento de Watson y Crick de la estructura del ADN, muchos científicos investigaron para entender exactamente cómo ocurre la expresión génica. En principio se presenta un resumen general sobre la expresión génica y luego se consideran las diversas etapas del proceso con más detalle.

Repaso

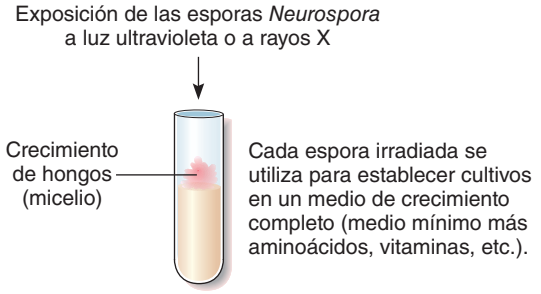
- ¿Qué es la hipótesis un gen una enzima?
- ¿Cuáles fueron las contribuciones de cada uno de los siguientes científicos, Garrod, Beadle y Tatum, y Pauling, a la comprensión de la relación entre genes y proteínas?

EXPERIMENTO CLAVE

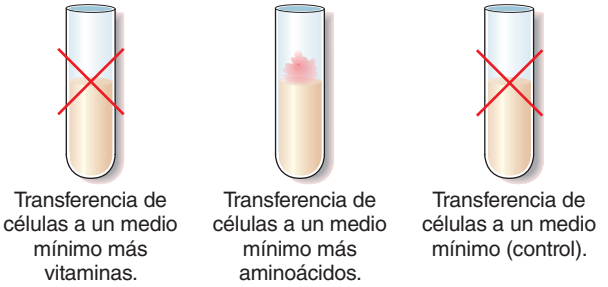
PREGUNTA: ¿Los genes pueden codificar enzimas?

HIPÓTESIS: Las mutaciones inducidas en la *Neurospora*, un tipo de moho del pan de molde, corresponden a la ausencia de enzimas funcionales.

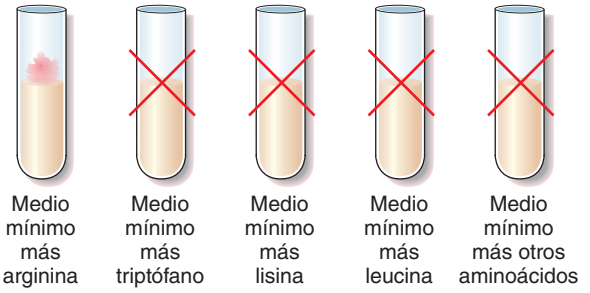
EXPERIMENTO: Beadle y Tatum irradiaron las esporas *Neurospora* para inducir mutaciones. Realizaron cultivos con esas esporas en un medio de crecimiento completo que contiene todos los aminoácidos, vitaminas, y otros nutrientes que normalmente la *Neurospora* elabora para sí misma. Para identificar las necesidades nutricionales en las cepas mutantes, realizaron pruebas de crecimiento en medios mínimos suplementados con vitaminas o aminoácidos individuales.



RESULTADOS Y CONCLUSIÓN: Transfirieron algunas células de hongos a cada uno de los tres tubos: uno con un medio mínimo más vitaminas; otro con un medio mínimo más aminoácidos; y el restante con un medio mínimo (el control). En este ejemplo los mohos mutantes crecieron en el medio mínimo sólo si era suplementado con aminoácidos.



Para determinar cuál era el aminoácido que los mohos mutantes habían perdido la habilidad de sintetizar, transfirieron los hongos mutantes a tubos con un medio mínimo y sólo un aminoácido.



En este ejemplo, sólo el medio con el aminoácido arginina permitió el crecimiento, lo que indica que la mutación afectó alguna parte de la ruta biosintética de la arginina. Beadle y Tatum entonces identificaron el paso de la enzima catalizada que se bloqueó en la síntesis de la arginina. Con base en muchos experimentos similares, concluyeron que cada gen controla la producción de una enzima individual.

FIGURA 13-2 Los experimentos de Beadle-Tatum

13.2 FLUJO DE INFORMACIÓN DEL ADN A LA PROTEÍNA: UN RESUMEN GENERAL

OBJETIVOS DE APRENDIZAJE

3 Esbozar el flujo de información genética en las células, del ADN al ARN y de éste al polipéptido.

4 Comparar las estructuras del ADN y del ARN.

5 Explicar por qué se dice que el código genético es redundante y virtualmente universal y analizar cómo pueden reflejar esas características su historia evolutiva.

Aunque la secuencia de bases de ADN determina la secuencia de aminoácidos en polipéptidos, las células no utilizan la información en el ADN directamente. En su lugar, un ácido nucleico relacionado, el **ácido ribonucleico (ARN)**, vincula al ADN con las proteínas. La expresión de un gen que codifica a una proteína, implica primero la realización de una copia de ARN con base en la información del ADN. Esta copia de ARN es la que proporciona la información que dirige la síntesis del polipéptido.

Al igual que el ADN, el ARN es un polímero de nucleótidos, pero tiene algunas diferencias importantes (**FIGURA 13-3**). Aunque normalmente el ARN es una cadena simple, algunas moléculas pueden tener secuencias complementarias en las regiones internas que le permiten plegarse hacia atrás y emparejarse para formar cortos segmentos de cadena doble. Como se muestra en la figura 13-3, el azúcar en el ARN es la **ribosa**, que es similar a la desoxirribosa del ADN pero tiene un grupo hidroxilo en la posición 2′. (Compare la ribosa con la desoxirribosa del ADN, que se muestra en la figura 12-4, que tiene un hidrógeno en la posición 2′). La base **uracilo** sustituye a la timina y, al igual que la timina, es una pirimidina que puede formar dos enlaces de hidrógeno con la adenina. Por lo tanto, el uracilo y la adenina son un par complementario.

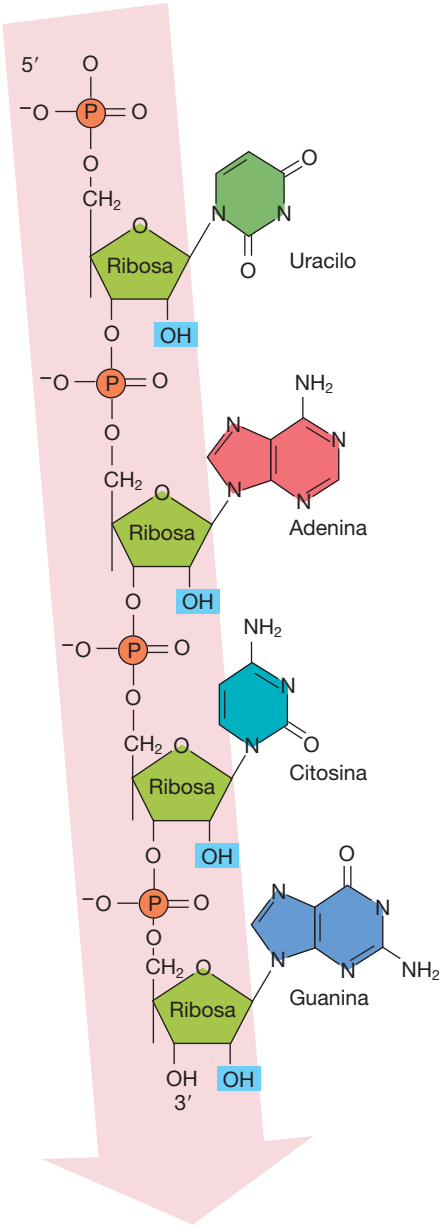


FIGURA 13-3 La estructura de nucleótidos del ARN

Las subunidades nucleótidas del ARN están unidas por enlaces fosfodiéster 5′ ⟶ 3′, semejantes a los que se encuentran en el ADN. Están presentes la adenina, la guanina y la citosina, como en el ADN, pero la base uracilo reemplaza a la timina. Todos los cuatro tipos de nucleótidos contienen azúcar ribosa de 5 carbonos, que tiene un grupo hidroxilo (*azul*) en su átomo de carbono 2′.

El ADN se transcribe para formar ARN

El proceso mediante el cual se sintetiza la cadena de ARN se parece a la replicación del ADN en que la secuencia de bases que lo conforma está determinada por el emparejamiento de bases con una de las cadenas del ADN, la **cadena codificante o molde** (**FIGURA 13-4**). Como la síntesis de ARN implica tomar la información de un tipo de ácido nucleico (ADN) y copiarlo como otro ácido nucleico (ARN), entonces este proceso se llama **transcripción** ("copiado").

Se transcriben tres principales tipos de moléculas de ARN: ARN mensajero, ARN de transferencia y ARN ribosómico. El **ARN mensajero (ARNm)** consta de una sola cadena del ARN que porta la información para elaborar una proteína. Cada uno de los casi 45 tipos de **ARN de transferencia (ARNt)** es una cadena simple de ARN que puede plegarse hacia atrás sobre sí misma para tomar una forma específica. Cada tipo de ARNt se une con sólo un tipo de aminoácido y lo transfiere al *ribosoma*. (Debido a que existen más tipos de moléculas de ARNt que aminoácidos, entonces muchos aminoácidos se transfieren por dos o más tipos de moléculas de ARNt). El **ARN ribosómico (ARNr)**, que tiene forma globular, es una parte importante de la estructura de las ribosomas y tiene funciones catalíticas necesarias durante la síntesis proteínica.

El ARN se traduce para formar un polipéptido

Posterior al proceso de transcripción, la información copiada en el ARNm se utiliza para especificar la secuencia de aminoácidos de un polipéptido (vea la figura 13-4). Este proceso se llama **traducción** porque implica la conversión del "lenguaje de ácido nucleico" en la molécula de ARNm al "lenguaje de aminoácido" de la proteína.

En la traducción de las instrucciones genéticas para formar un polipéptido, cada secuencia de tres bases nucleótidas consecutivas en el ARNm, llamada **codón**, especifica un aminoácido. Por ejemplo, un codón que corresponde al aminoácido fenilalanina es 5′—UUC—3′. Como cada codón consiste en tres nucleótidos, el código se describe como un **código de tripletes**. A las asignaciones de los codones para aminoácidos y a las señales de inicio y de parada del proceso, se les conoce en conjunto como el **código genético** (**FIGURA 13-5**).

PUNTO CLAVE La síntesis de proteínas requiere de dos importantes etapas: ADN $\xrightarrow{\text{transcripción}}$ ARN $\xrightarrow{\text{traducción}}$ proteína

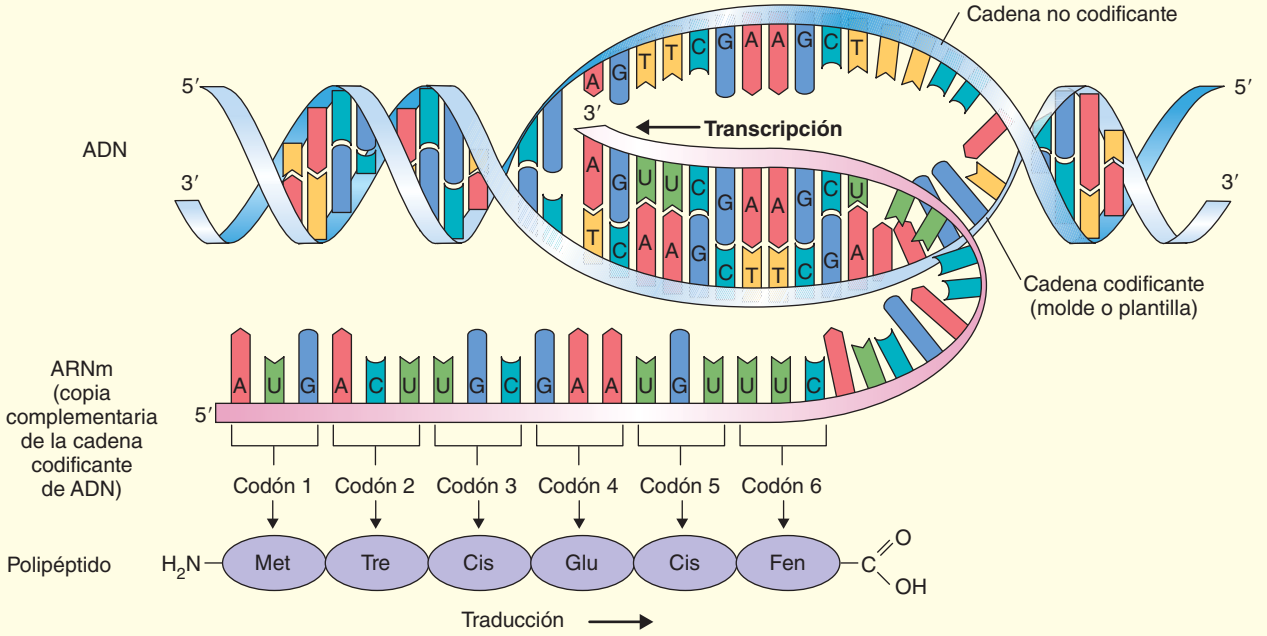


FIGURA 13-4 Resumen general de la transcripción y traducción

En la transcripción, el ARN mensajero se sintetiza como una copia complementaria de una de las cadenas del ADN, la cadena codificante o molde. El ARN mensajero porta información genética en forma de conjuntos de tres bases, o codones, cada uno de los cuales corresponde a un aminoácido específico. Los codones se traducen consecutivamente, determinando así la secuencia lineal de aminoácidos en la cadena polipeptídica. La traducción requiere ARNt y ribosomas (*que no se muestran*). La figura ilustra la transcripción y la traducción en bacterias. En las eucariotas, la transcripción ocurre en el núcleo y la traducción sucede en el citosol.

Segunda letra

Primera letra (extremo 5′)	U	C	A	G	Tercera letra (extremo 3′)
U	UUU Fen UUC UUA Leu UUG	UCU UCC UCA Ser UCG	UAU Tir UAC UAA Parar UAG Parar	UGU Cis UGC UGA Parar UGG Trp	U C A G
C	CUU CUC CUA Leu CUG	CCU CCC CCA Pro CCG	CAU His CAC CAA Glu CAG	CGU CGC CGA Arg CGG	U C A G
A	AUU AUC Ile AUA AUG Met inicio	ACU ACC ACA Tre ACG	AAU Asn AAC AAA Lys AAG	AGU Ser AGC AGA Arg AGG	U C A G
G	GUU GUC Val GUA GUG	GCU GCC GCA Ala GCG	GAU Asp GAC GAA Glu GAG	GGU GGC Gli GGA GGG	U C A G

= Codón de parada

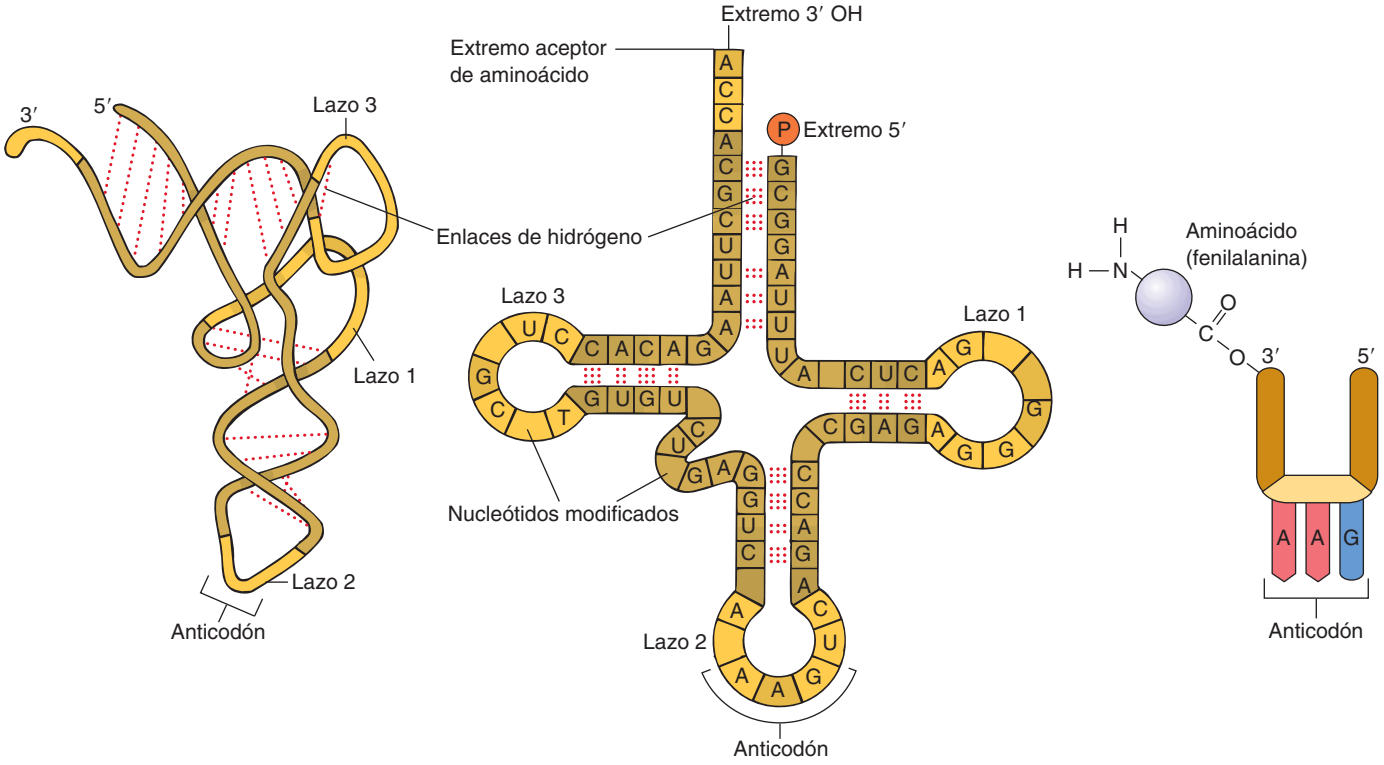
= Codón de inicio

Los ARN de transferencia son partes cruciales de la maquinaria de decodificación porque actúan como "adaptadores" que conectan aminoácidos y ácidos nucleicos. Este mecanismo es posible porque cada ARNt se puede (1) unir con un aminoácido específico y (2) reconocer el apropiado codón ARNm para ese aminoácido particular (**FIGURA 13-6**). Un ARNt particular puede reconocer un codón particular porque tiene una secuencia de tres bases, llamada el **anticodón**, que forma enlaces de hidrógeno con el codón ARNm mediante emparejamiento complementario de bases. En el ejemplo, el anticodón exacto que es complementario al codón para fenilalanina es 3′—AAG—5′.

La traducción requiere que cada anticodón ARNt tenga enlaces de hidrógeno con el codón ARNm complementario y que los aminoácidos transportados por los ARNt estén acoplados en el orden especificado por la secuencia de codones en el ARNm. Los **ribosomas**, el sitio donde ocurre la traducción, son organelos compuestos de dos diferentes subunidades, cada una de las cuales contiene proteína y ARNr. (La estructura y función de los ribosomas se analizó en el capítulo 4). Los ribosomas se adhieren al extremo 5′ del ARNm y viajan con él, permitiendo a los

FIGURA 13-5 Código genético

El código genético especifica todas las posibles combinaciones de las tres bases que componen los codones en el ARNm. De los 64 posibles codones, 61 especifican aminoácidos (vea la figura 3-17 para una explicación de las abreviaciones). El codón AUG especifica el aminoácido metionina y también indica al ribosoma que inicia el proceso de la traducción ("inicio"). Los tres codones, UAA, UGA y UAG, no especifican aminoácidos; son señales para terminar la síntesis del polipéptido ("parada").



(a) La configuración 3-D de una molécula de ARNt está determinada por los enlaces de hidrógeno que se forman entre las bases complementarias.

(b) Un lazo contiene el anticodón; estas bases no apareadas se emparejan con un codón de ARNm complementario. El aminoácido se adhiere al nucleótido terminal en el extremo 3′ hidroxilo (OH).

(c) Este diagrama estilizado de un aminoacil ARNt muestra que el aminoácido se adhiere al ARNt mediante su grupo carboxilo, dejando expuesto su grupo amino para la formación de enlaces péptidos.

FIGURA 13-6 **Tres representaciones de una molécula de ARNt**

ARNt adherirse secuencialmente a los codones del ARNm. De esta manera los aminoácidos portados por los ARNt ocupan su propia posición para unirse mediante enlaces peptídicos en la secuencia correcta para formar un polipéptido.

En la década de 1960 los biólogos descifraron el código genético

Antes de que se descifrara el código genético, los científicos se habían interesado en cómo podrían trabajar un código genético. El modelo del ADN de Watson y Crick mostró que el código genético era una secuencia lineal de cuatro diferentes nucleótidos. Si cada nucleótido codificara un solo aminoácido, entonces el código genético sólo podría especificar 4 aminoácidos, no los 20 que se encuentran en la muy amplia diversidad de proteínas en la célula.

Los científicos vieron que las bases de ADN podrían servir como un "alfabeto" de cuatro letras y supusieron que esto podría lograrse mediante combinaciones de tres letras de las cuatro bases, para así formar un total de 64 "palabras", más que suficientes para especificar a todos los aminoácidos que existen naturalmente. En 1961, Crick y el científico británico Sydney Brenner concluyeron de la evidencia experimental que el código utilizaba tripletes de bases no traslapados. Predijeron que el código se lee, un triplete a la vez, desde un punto inicial fijo que establece el **marco de lectura** para el mensaje genético.

El bioquímico estadounidense Marshall Nirenberg y su investigador postdoctoral, Heinrich Matthaei, estudiaron la síntesis proteínica fuera de células vivas en *sistemas libres de células* purificados derivados de la bacteria *Escherichia coli*. Nirenberg y Matthaei obtuvieron la primera evidencia experimental que indican la asignación de tripletes a aminoácidos específicos. Construyeron moléculas de ARNm artificiales mediante conocidas secuencias de bases, y determinaron qué aminoácidos se incorporarían en la proteína. Por ejemplo, cuando adicionaron el ácido poliuridílico del ARNm sintético (UUUUUUUUU . . .) a una mezcla de ribosomas purificados, aminoacil ARNt (aminoácidos acoplados a sus respectivos ARNt), y esenciales cofactores necesitados para sintetizar polipéptidos, entonces sólo la fenilalanina fue incorporada en la cadena polipeptídica resultante. La inferencia fue inevitable de que el triplete UUU codifica la fenilalanina. Experimentos similares probaron que el ácido poliadenílico (AAAAAAAAA . . .) codifica el polipéptido llamado lisina y que el ácido policitidílico (CCCCCCCCC . . .) codifica el polipéptido prolina.

Investigadores como H. Gobind Khorana, de la Universidad de Wisconsin, emplearon polímeros de nucleótidos mixtos (como un polímero aleatorio de A y C) como mensajeros artificiales y asignaron los otros codones para especificar aminoácidos. Sin embargo, tres de los codones, UAA, UGA, y UAG, no especificaron aminoácido alguno. Ahora se conoce que esos codones son las señales que terminan la secuencia de codificación para una cadena polipeptídica. En 1967, el código genético fue completamente "descifrado", y los científicos identificaron las asignaciones codificadas de todos los 64 posibles codones que se muestran en la figura 13-5. En 1968, Nirenberg y Khorana recibieron el Premio Nobel en Fisiología o Medicina por su trabajo al descifrar el código genético.

Recuerde que el código genético es un código ARNm. Las secuencias anticodón de ARNt, también como la secuencia de ADN de la cual el mensaje es transcrito, son complementarias a las secuencias en la figura 13-5. Por ejemplo, el codón de ARNm para el aminoácido de metionina es 5′—AUG—3′, que es transcrito de la secuencia de bases de ADN 3′—TAC—5′, y el correspondiente anticodón de ARNt es 3′—UAC—5′.

El código genético es virtualmente universal

Quizás la característica individual más notable del código es que es esencialmente universal. Durante años, los biólogos examinaron el código genético en diversas especies y encontraron que es el mismo en organismos tan diferentes como bacterias, secuoyas, medusas, y humanos (**FIGURA 13-7**). Esos descubrimientos sugirieron firmemente que el código es un antiguo legado que evolucionó temprano en la historia de la vida (se analiza en el capítulo 21).

Keith V. Wood/Visuals Unlimited

FIGURA 13-7 Planta de tabaco manipulada con ingeniería genética

Esta planta brilla al expresar el gen de luciferasa de una luciérnaga. La luciferasa es una enzima que cataliza una reacción que produce un flash de luz. Este experimento clásico indicó que los genes animales se pueden expresar en las plantas.

Los científicos han descubierto algunas excepciones menores a la universalidad del código genético. En varios protozoos unicelulares, UAA y UGA codifican al aminoácido glutamina en vez de funcionar como señales de parada. Otras excepciones se localizan en las mitocondrias, que contienen su propio ADN y la maquinaria de síntesis proteínica para algunos genes. Estas pequeñas diferencias de codificación varían con el organismo, pero considere que en cada caso, todas las otras asignaciones de codificación son idénticas a aquellas del código genético estándar.

El código genético es redundante

Dados 64 posibles codones y sólo 20 aminoácidos comunes, no es sorprendente que más de un codón especifique ciertos aminoácidos. Esta redundancia en el código genético tiene ciertos patrones característicos. Los codones CCU, CCC, CCA y CCG son "sinónimos" porque todos ellos codifican el aminoácido prolina. La única diferencia entre los 4 codones implica al nucleótido en el extremo 3′ del triplete. Aunque el código puede leer tres nucleótidos a la vez, sólo los primeros dos nucleótidos parecen contener información específica para prolina. Un patrón similar se puede ver en algunos otros aminoácidos. Sólo la metionina y el triptófano están especificados por un solo codón. Cada uno de los otros aminoácidos se especifica mediante 2 a 6 diferentes codones.

Crick fue el primero en proponer la **hipótesis del balanceo (tambaleo)** para referirse a esta aparente violación de las reglas de emparejamiento de bases. Razonó que el tercer nucleótido de un anticodón de ARNt (que es la base 5′ de la secuencia del anticodón) algunas veces puede formar enlaces de hidrógeno con más de un tipo de tercer nucleótido (la base 3′) de un codón. Después, los investigadores establecieron esto experimentalmente al determinar las secuencias de anticodón de moléculas de ARNt y probar sus especificidades en sistemas artificiales. Algunas ARNt se unen exclusivamente a un codón, pero otras moléculas ARNt se emparejan por separado con hasta tres codones que difieren en su tercer nucleótido pero que especifican el mismo aminoácido. Así, la hipótesis del balanceo considera la posible variación en el emparejamiento de bases entre la tercera base de un codón y la correspondiente base en su anticodón. Los resultados "balancean" en varias formas aceptables de emparejamiento de bases entre el ARNm y el ARNt.

Repaso

- Realice un diagrama de flujo sencillo donde muestre las relaciones entre : ARN, traducción, ADN, transcripción, y polipéptido.
- ¿En qué son similares las estructuras de ADN y ARN? ¿En qué son diferentes?

13.3 TRANSCRIPCIÓN

OBJETIVOS DE APRENDIZAJE

6 Comparar los procesos de transcripción y la replicación del ADN, identificando similitudes y diferencias.

7 Comparar ARNm bacterianos y eucariotas, y explicar el significado funcional de sus diferencias estructurales.

Ahora que se ha presentado un resumen general del flujo de información del ADN al ARN y de éste al polipéptido, se examinará todo el proceso

con mayor detalle. La primera etapa en el flujo de información del ADN al polipéptido es la transcripción de una secuencia de nucleótidos de ADN en una secuencia de nucleótidos de ARN. El biólogo Roger Kornberg, de la Universidad de Stanford, trabajó cuidadosamente los detalles de la transcripción, por lo que fue galardonado con el Premio Nobel de Química 2006.

En la transcripción eucariota, la mayor parte de la síntesis de ARN requiere una de las tres **ARN polimerasas**, enzimas que están presentes en todas las células. Las tres ARN polimerasas difieren en los tipos de síntesis de ARN que catalizan. La *ARN polimerasa I* cataliza la síntesis de varias clases de moléculas de ARNr que son componentes del ribosoma; la *ARN polimerasa II de ARN* cataliza la producción del ARNm codificante de proteína; y la *ARN polimerasa III* cataliza la síntesis de ARNt y una de las moléculas de ARNr.

Las ARN polimerasas requieren ADN como molde o plantilla y tienen muchas similitudes con las ADN polimerasas que se analizan en el capítulo 12. Al igual que las ADN polimerasas, las ARN polimerasas realizan la síntesis en la dirección 5′ ⟶ 3′; es decir, se inician en el extremo 5′ de la molécula de ARN sintetizada y continúan agregando nucleótidos en el extremo 3′ hasta que la molécula esté completa (**FIGURA 13-8**). Las ARN polimerasas utilizan nucleótidos con tres grupos fosfato (por ejemplo, ATP y GTP) como sustratos para la reacción de polimerización. Conforme los nucleótidos se enlazan al extremo 3′ del ARN, se eliminan dos de los fosfatos. Estas reacciones son firmemente exergónicas y no necesitan la entrada de energía extra.

Recuerde del capítulo 12 que siempre que las moléculas de ácido nucleico se asocian mediante emparejamiento de bases complementario, las dos cadenas son **antiparalelas**. Así como las dos cadenas emparejadas del ADN son antiparalelas, la cadena codificante del ADN y la cadena del ARN complementaria también son antiparalelas. Por lo tanto, cuando ocurre la transcripción, conforme el ARN se sintetiza en su dirección 5′ ⟶ 3′, el código del ADN se lee en su dirección 3′ ⟶ 5′.

Convencionalmente, los científicos se refieren a una secuencia de bases en un gen o a la secuencia de ARNm transcrita de ella como ascendente o descendente desde algún punto de referencia. *Ascendente* es hacia el extremo 5′ de la secuencia de ARNm o el extremo 3′ de la cadena codificante del ADN. *Descendente* es hacia el extremo 3′ del ARN o al extremo 5′ de la cadena codificante del ADN.

Ascendente	Descendente
5′—A—T—G—A—C—T—3′	Cadena no codificante del ADN
3′—T—A—C—T—G—A—5′	Cadena de ADN molde
Dirección de transcripción ⟶	
5′—A—U—G—A—C—U—3′	ARN

La síntesis de ARNm incluye iniciación, elongación y terminación

En bacterias y eucariotas, aquella secuencia nucleótida en el ADN a la que se unen inicialmente la ARN polimerasa y las proteínas asociadas se le llama **promotor**. Como el promotor no está transcrito, la ARN polimerasa se mueve más allá del promotor para empezar la transcripción de la secuencia del ADN que codifica la proteína. Diferentes genes pueden tener ligeros cambios en las secuencias promotoras, así la célula

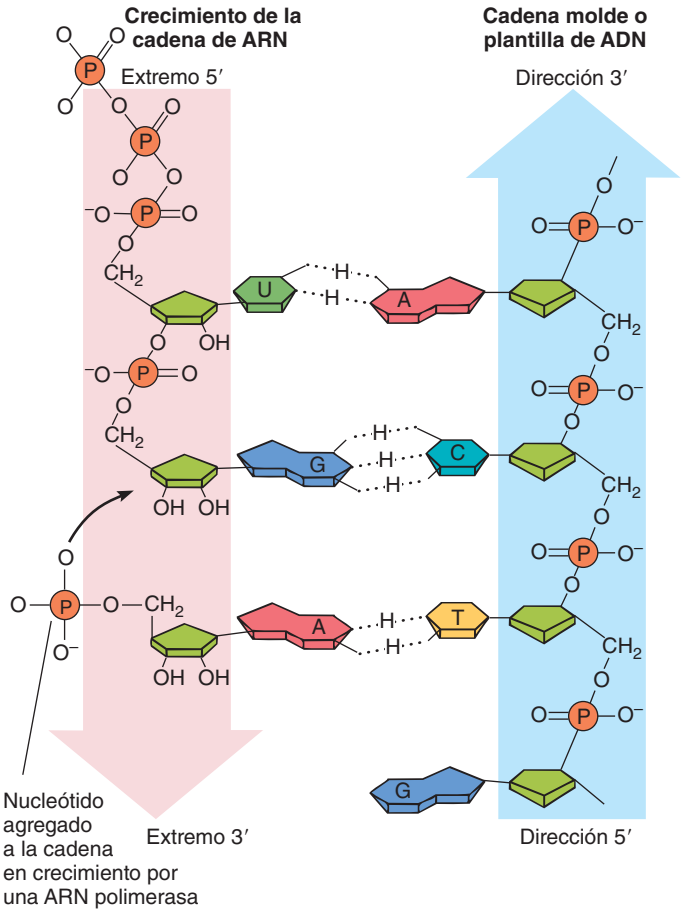


FIGURA 13-8 ***Animada*** **Vista molecular de la transcripción**
Ingreso de tres nucleótidos con tres fosfatos que se emparejan con sus bases complementarias en la cadena molde de ADN (*derecha*). La ARN polimerasa transfiere dos fosfatos (*que no se muestran*) de cada nucleótido y forma un enlace covalente con el fosfato restante al extremo 3′ de la cadena de ARN en crecimiento. Así, el ARN, al igual que el ADN, se sintetiza en la dirección 5′ ⟶ 3′.

puede controlar cuáles genes son transcritos en un momento determinado. Normalmente, los promotores bacterianos se componen de casi 40 bases de largo y se encuentran en el ADN ascendente del punto en el cual la transcripción iniciará. Una vez que la ARN polimerasa ha reconocido al promotor correcto, desenrolla la doble hélice del ADN e *inicia* la transcripción (**FIGURA 13-9**). A diferencia de la síntesis de ADN, la síntesis de ARN no requiere un cebador. Sin embargo, la transcripción requiere varias proteínas además de la ARN polimerasa ; esto se analiza en el capítulo 14.

El primer nucleótido en el extremo 5′ de una nueva cadena de ARN inicialmente retiene su grupo trifosfato (vea la figura 13-8). Sin embargo, durante la etapa de *elongación* de la transcripción, como cada nucleótido adicional está incorporado en el extremo 3′ de la molécula de ARN en crecimiento, dos de sus fosfatos son removidos en una reacción exergónica que permite al fosfato restante convertirse en parte de la columna de azúcar fosfato (como en la replicación de ADN). El último nucleótido incorporado tiene un grupo 3′-hidroxilo.

La elongación del ARN continúa hasta la *terminación*, cuando la ARN polimerasa reconoce una secuencia de terminación que con-

PUNTO CLAVE El ARNm se sintetiza en la dirección de 5′ a 3′ conforme la cadena molde de la molécula del ADN se lee en la dirección de 3′ a 5′.

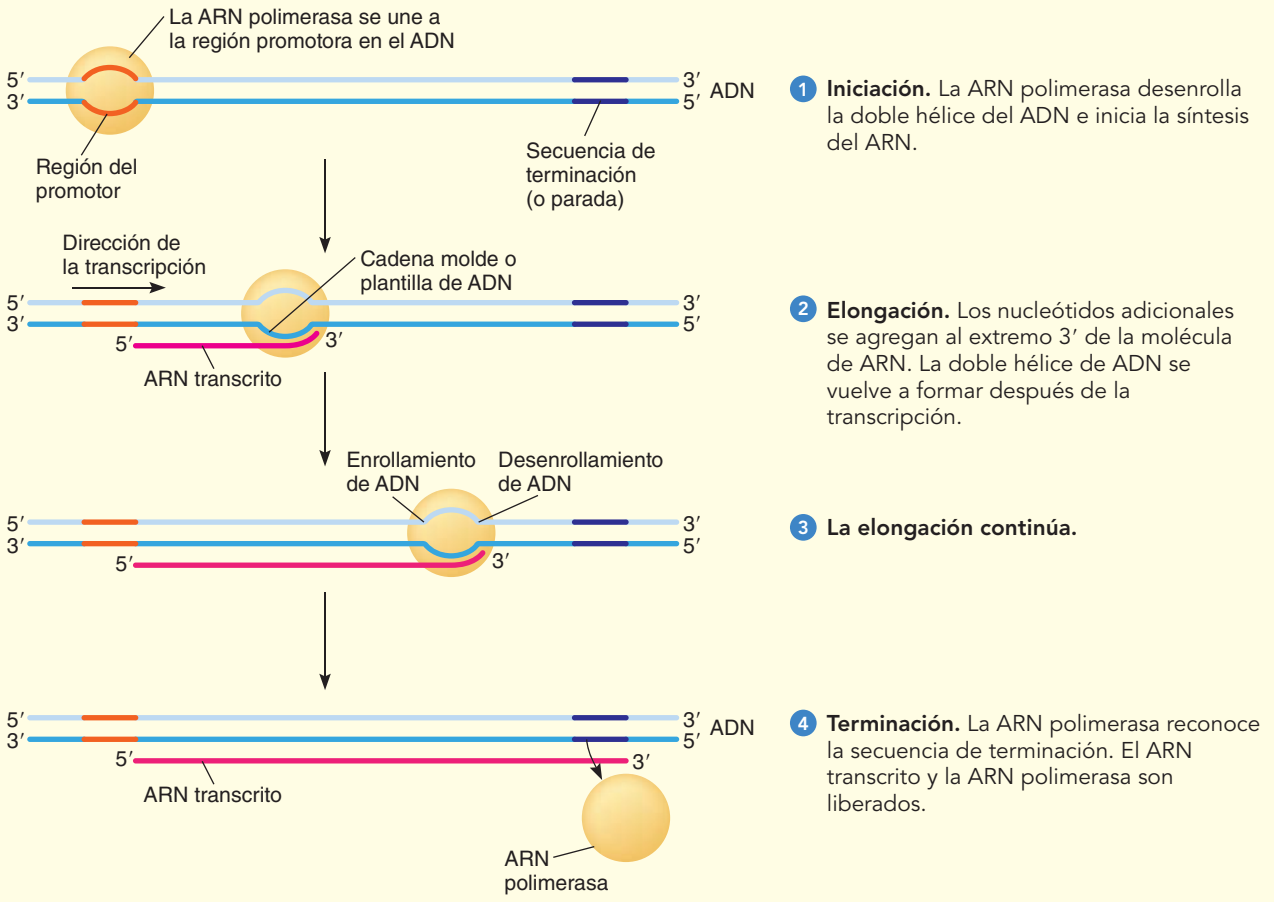


FIGURA 13-9 *Animada* Un resumen general de transcripción: Iniciación, elongación y terminación

siste en una secuencia de bases en el molde del ADN específica (para la terminación o parada del proceso). Esta señal conduce a una separación entre la ARN polimerasa molde del ADN y el recién sintetizado ARN.

La terminación de la transcripción ocurre por diferentes mecanismos en bacterias y eucariotas. En las bacterias, la transcripción se detiene al encontrar la secuencia de terminación. Cuando la ARN polimerasa llega a la secuencia de terminación, libera el ADN codificante y la nueva cadena del ARN. En las células eucariotas, la ARN polimerasa agrega nucleótidos a la molécula de ARNm después de que pasa la secuencia de terminación. El extremo 3′ del ARNm queda separado de la ARN polimerasa cerca de 10 a 35 nucleótidos después de la secuencia de terminación.

Sólo una cadena en una región del ADN codificante de proteína se utiliza como molde. Por ejemplo, considere un segmento de ADN que contiene la siguiente secuencia de bases de ADN en la cadena molde:

3′—TAACGGTCT—5′

Si se utilizara la cadena de ADN complementaria

5′—ATTGCCAGA—3′

como molde, se produciría un mensaje que especifica una proteína totalmente diferente (y posiblemente no funcional). Sin embargo, que una cadena sea transcrita para un gen dado no significa que la misma cadena de ADN siempre es el molde para todos los genes a lo largo de una molécula de ADN cromosómica. En lugar de eso, una cadena particular puede servir como la cadena molde para algunos genes y como cadena no codificante para otros (**FIGURA 13-10**).

El ARN mensajero contiene secuencias de bases que no codifican directamente a la proteína

Una molécula de ARNm completa tiene más información que la secuencia de nucleótidos que codifica una proteína. La **FIGURA 13-11** muestra un típico ARNm bacteriano. (Las características únicas del ARNm eucariota se analizan en la próxima sección). En bacterias y eucariotas, la ARN polimerasa inicia la transcripción de un gen ascendente de la secuencia de ADN codificante para proteína. Como resultado, el ARNm tiene una **secuencia líder** no codificante en su extremo 5′. La secuencia líder tiene sitios reconocidos de uniones de ribosomas, que posicionan adecuadamente a los ribosomas para que traduzcan el mensaje. El **codón iniciador** sigue a la secuencia líder e indica el comienzo de la **secuencia codificante** que contiene el mensaje real para el polipéptido. A diferencia de la codificación en células eucariotas, en las células bacterianas es común que más de un polipéptido sea codificado por una sola mo-

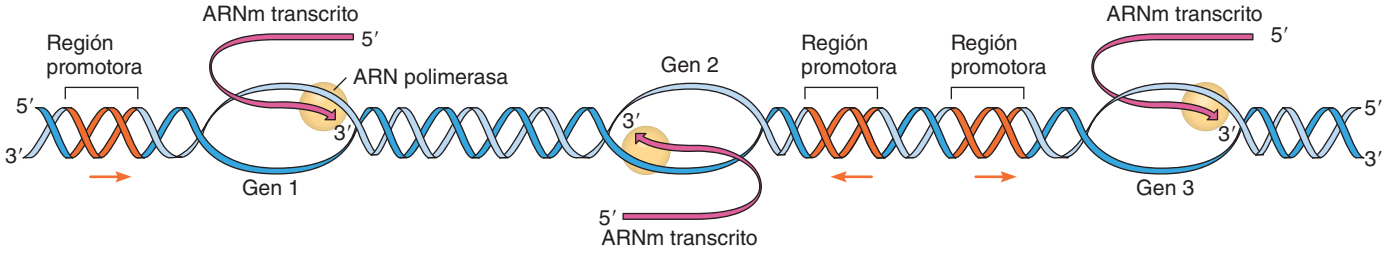


FIGURA 13-10 **La cadena molde para un gen puede ser la cadena no codificante para otro gen**
Sólo una de las dos cadenas es transcrita para un gen dado, pero la cadena opuesta puede ser transcrita para un gen vecino. Cada transcripción o copia inicia en su propia región promotora (*naranja*). La flecha naranja asociada con cada región promotora indica la dirección de la transcripción.

lécula de ARNm (vea el capítulo 14). En el extremo de cada secuencia codificante, un **codón de parada** indica el extremo de la proteína. Los codones de parada, UAA, UGA, y UAG, finalizan mensajes bacterianos y eucariotas. Son seguidos por **secuencias** de terminación no codificantes 3′, que varían en longitud.

El ARNm eucariota se modifica después de la transcripción y antes de la traducción

Existen otras diferencias entre el ARNm bacteriano y el eucariota. Los ARNm bacterianos se utilizan inmediatamente después de la transcripción, sin más procesamiento. En las eucariotas, la copia original, llamada **ARNm precursor**, o **pre-ARNm**, se modifica en diversas formas mientras permanece en el núcleo. Esa *modificación postranscripcional* y las actividades de *procesamiento* producen ARNm maduro para transporte y traducción.

La modificación del mensaje eucariota inicia cuando el transcrito de ARN en crecimiento es de aproximadamente 20 a 30 nucleótidos de largo. En ese punto, las enzimas adicionan una **caperuza 5′** al extremo 5′ de la cadena de ARNm (**FIGURA 13-12**). La caperuza está en la forma de un nucleótido inusual, la 7 metilguanosina, que está unida a la copia de ARNm mediante tres grupos fosfato. Los ribosomas eucariotas no pueden unirse a un mensaje sin caperuza.

La caperuza también puede proteger el ARNm de ciertos tipos de degradación, y por lo tanto, puede explicar parcialmente por qué los ARNm eucariotas son mucho más estables que los ARNm bacterianos. Los ARNm eucariotas tienen vidas medias entre 30 minutos y 24 horas. La vida media promedio de una molécula de ARNm en una célula mamífera es de cerca de 10 horas comparada con 2 minutos en una célula bacteriana.

Una segunda modificación del ARNm eucariota, conocida como **poliadenilación**, puede ocurrir en el extremo 3′ de la molécula. Normalmente, cerca del extremo 3′ de un mensaje completo está una secuencia de bases que sirve como una señal para agregar varios nucleótidos que contengan adenina, conocida como **cola de poliA** (de *poliadenilado*). Las enzimas en el núcleo reconocen la señal para la cola de poliA y cortan la molécula de ARNm en ese sitio. A este proceso lo sigue la adición enzimática de una cuerda de 100 a 250 nucleótidos de adenina al extremo 3′. La poliadenilación parece tener varias funciones: ayuda a exportar el ARNm del núcleo, estabiliza algún ARNm contra la degradación en el citosol (entre más larga la cola de poliA, más permanece la molécula en el citosol), y facilita el inicio de la traducción ayudando a los ribosomas a reconocer el ARNm.

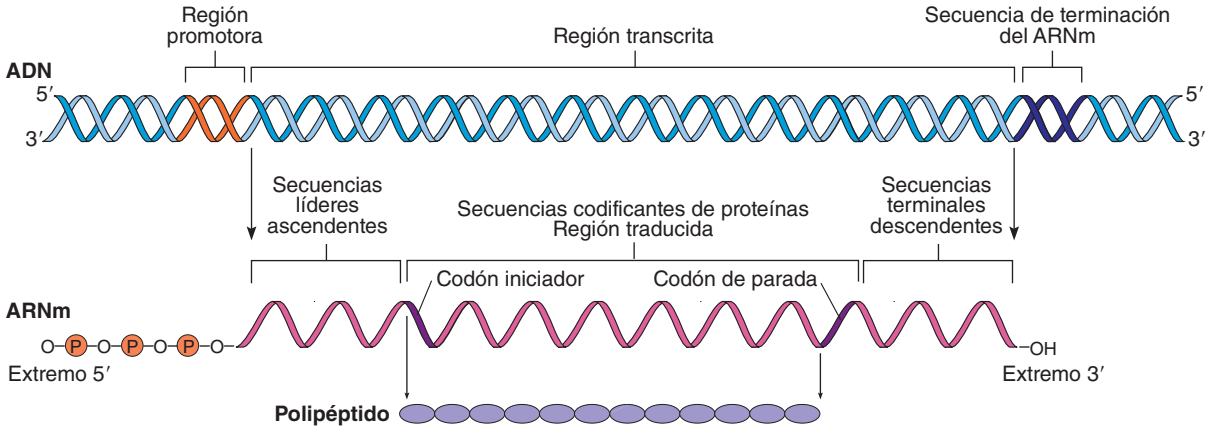


FIGURA 13-11 **ARNm bacteriano**
Esta figura compara el ARNm bacteriano con la región del ADN de la que fue transcrito. La ARN polimerasa reconoce, pero no transcribe, las secuencias promotoras del ADN. La iniciación de la síntesis de ARN ocurre de cinco a ocho bases abajo del promotor. Los sitios de reconocimiento de los ribosomas se localizan en las secuencias líderes 5′ arriba del ARNm. Las secuencias codificantes de proteínas inician en el codón iniciador, que sigue a las secuencias líderes, y finalizan en un codón de parada descendente cerca del extremo 3′ de la molécula de ARNm. Las secuencias terminales descendentes, que varían en longitud, siguen las secuencias codificantes de los polipéptidos.

PUNTO CLAVE Después de la transcripción en eucariotas, el pre-ARNm experimenta una extensa modificación para producir ARNm funcional maduro.

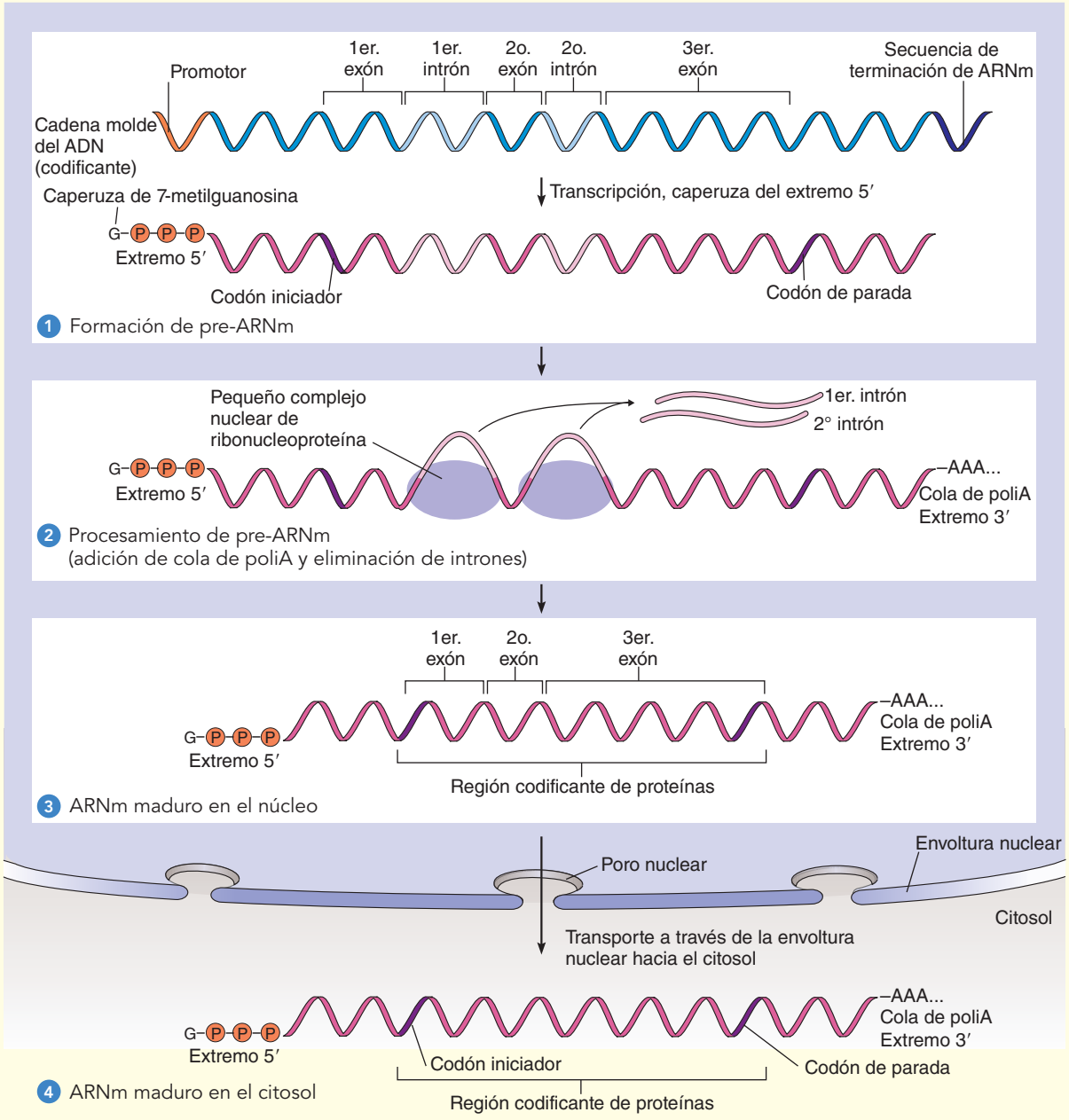


FIGURA 13-12 ***Animada*** **Modificación postranscripcional del ARN mensajero eucariota**

Las secuencias codificantes y las no codificantes son transcritas de los genes eucariotas

Una de las más grandes sorpresas en la historia de la biología molecular fue el descubrimiento de que la mayor parte de los genes eucariotas tienen **secuencias codificantes interrumpidas**: largas secuencias de bases dentro de las secuencias codificantes de proteínas del gen no codifican a los aminoácidos del producto polipéptido final. Las regiones no codificantes dentro del gen se llaman **intrones** (secuencias *in*terpuestas), como opuestas a **exones** (secuencias *ex*presadas), que son partes de la secuencia codificante para proteína.

Un típico gen eucariota puede tener múltiples exones e intrones, aunque el número varía. Por ejemplo, el gen humano de la β -globina, que produce una componente de la hemoglobina, contiene 2 intrones y 3 exones; el gen humano para albúmina tiene 14 intrones y 15 exones; y el gen humano para titina, la mayor proteína conocida, que se encuentra en las células musculares, contiene 233 intrones y 234 exones. En muchos casos, las longitudes combinadas de las secuencias de intrones son mucho más grandes que las longitudes combinadas de los exones. Por ejemplo, el gen ovoalbúmina contiene cerca de 7700 pares base, mientras que el total de todas las secuencias de exones tiene sólo 1859 pares base.

Cuando se transcribe un gen que contiene intrones, el gen completo se copia como un largo ARN transcrito, el pre-ARNm. Una molécula de pre-ARNm contiene secuencias de intrones y exones. (Observe que *intrón* y *exón* se refieren a correspondientes secuencias nucleótidas en ADN y ARN). Para que el pre-ARNm se transforme en un mensaje funcional, debe tener caperuza y una cola de poliA, los intrones son removidos y los exones se empalman para formar un mensaje codificante de proteína continuo.

El empalme de exones en sí mismo ocurre mediante diferentes mecanismos, dependiendo de qué tipo de ARN esté participando. En muchos casos, el empalme implica la asociación de varios **complejos de ribonucleoproteínas nucleares pequeñas (RNPnp)** para formar un gran complejo de ribonucleoproteína llamada empalmosoma o **espliceosoma**. Las empalmosomas, que son similares en tamaño a los ribosomas, catalizan las reacciones que eliminan intrones del pre-ARNm. En otras situaciones el ARN dentro del intrón actúa como catalizador del ARN, o **ribozima**, empalmándose a sí mismo sin el uso de una empalmosoma o de enzimas de proteína.

En lo que sigue se resume la modificación postranscripcional en las eucariotas:

El pre-ARNm contiene intrones y exones ⟶ el extremo 5′ del pre-ARNm tiene caperuza con nucleótido modificado ⟶ la cola de poliA se agrega al extremo 3′ ⟶ los intrones son eliminados y los exones se empalman juntos (ARN maduro) ⟶ el ARNm maduro se transporta al citosol ⟶ y se traduce en el ribosoma.

Posterior al procesamiento del pre-ARNm, el ARN maduro se transporta a través de un poro nuclear hasta el citosol donde un ribosoma realiza su traducción.

Repaso

- ¿En qué aspectos son similares la ADN polimerasa y la ARN polimerasa? ¿En qué difieren?
- Cierta cadena molde de ADN tiene la siguiente secuencia nucleótida:

3′—TACTGCATAATGATT—5′

¿Cuál sería la secuencia de codones en el ARNm transcrito de esta cadena? ¿Cuál sería la secuencia de nucleótidos de la cadena del ADN no codificante complementario ?

- ¿Qué características tienen las moléculas de ARNm eucariotas maduras que les falta a las ARNm bacterianas?

13.4 TRADUCCIÓN

OBJETIVOS DE APRENDIZAJE

8 Identificar las características del ARNt que son importantes en la decodificación de la información genética para la conversión en "lenguaje de proteína".

9 Explicar cómo funcionan los ribosomas en la síntesis de polipétidos.

10 Describir los procesos de iniciación, elongación y terminación en la síntesis de polipéptidos.

La traducción agrega otro nivel de complejidad al proceso de transferencia de información porque implica la conversión del código de tripletes de bases del ácido nucleico al alfabeto de 20 aminoácidos de los polipéptidos. La traducción requiere el funcionamiento coordinado de más de 100 tipos de macromoléculas, incluyendo la proteína y los componentes ARN de los ribosomas, ARNm, y los aminoácidos unidos a los ARNt.

Los aminoácidos están unidos por *enlaces peptídicos* para formar proteínas. (Vea en la figura 3-18 la formación de un enlace peptídico). Estos enlaces unen a los grupos amino y carboxilo de aminoácidos adyacentes. El proceso de traducción asegura tanto la formación de enlaces peptídicos como la unión de los aminoácidos en la secuencia correcta que especifican los codones en el ARNm.

Un aminoácido se une al ARNt antes de su incorporación en un polipéptido

¿Cómo se alinean los aminoácidos en la secuencia adecuada para que puedan unirse? Crick propuso que se necesitaba una molécula para hacer un puente de unión entre el ARNm y las proteínas. Se determinó que esa molécula era el ARNt. El ADN contiene genes que se transcriben para formar los ARNt. Cada tipo de molécula ARNt se une a un aminoácido específico. Los aminoácidos se unen covalentemente a sus respectivas moléculas de ARNt mediante enzimas, llamadas **aminoacil-ARNt sintetasas**, que utilizan ATP como fuente de energía (**FIGURA 13-13**).

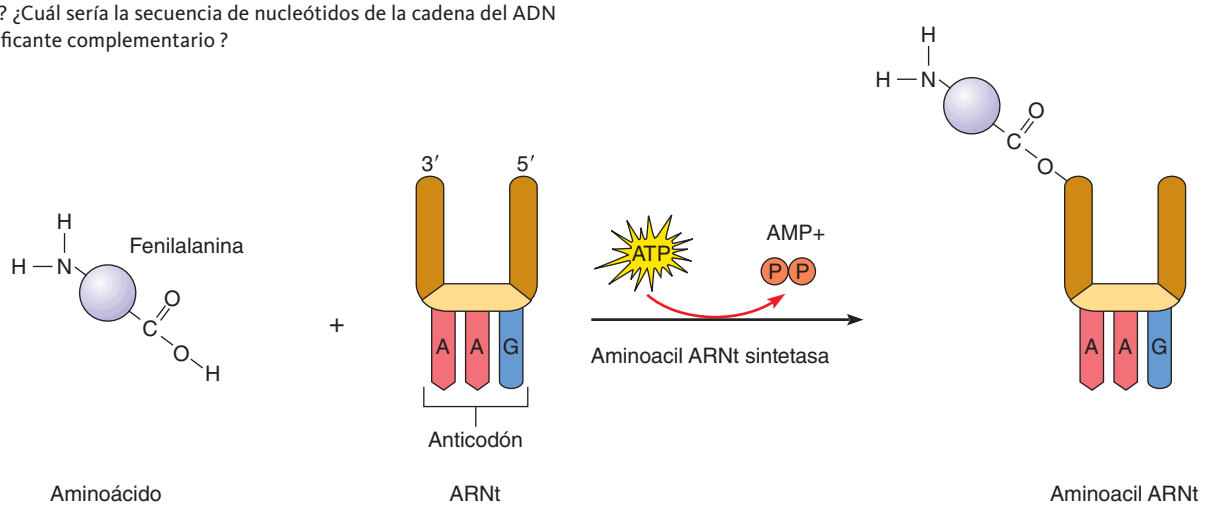


FIGURA 13-13 Unión de un aminoácido específico al ARNt apropiado
Los aminoácidos están covalentemente acoplados a sus respectivas moléculas de ARNt mediante las aminoacil ARNt sintetasas, que utilizan ATP como fuente de energía.

Los complejos resultantes, llamados **aminoacil ARNt**, se unen a la secuencia codificante ARNm a fin de alinear los aminoácidos en el orden correcto para formar la cadena polipeptídica.

Los ARNt son cadenas polinucleótidas de 70 a 80 nucleótidos de largo, cada una con varias secuencias de bases únicas y también con algunas secuencias que son comunes a todas. A pesar de ser considerablemente más pequeñas que las moléculas de ARNm o ARNr, las moléculas de ARNt presentan una estructura complicada. Una molécula de ARNt tiene varias propiedades esenciales para su función: (1) contiene un anticodón, una secuencia de unión complementaria para el correcto codón de ARNm; (2) es reconocida por un aminoacil-ARNt sintetasa que agrega el correcto aminoácido; (3) tiene un sitio de unión para el particular aminoácido que especifica el anticodón (el sitio está a cerca de 180 grados del anticodón); y (4) es reconocida por los ribosomas.

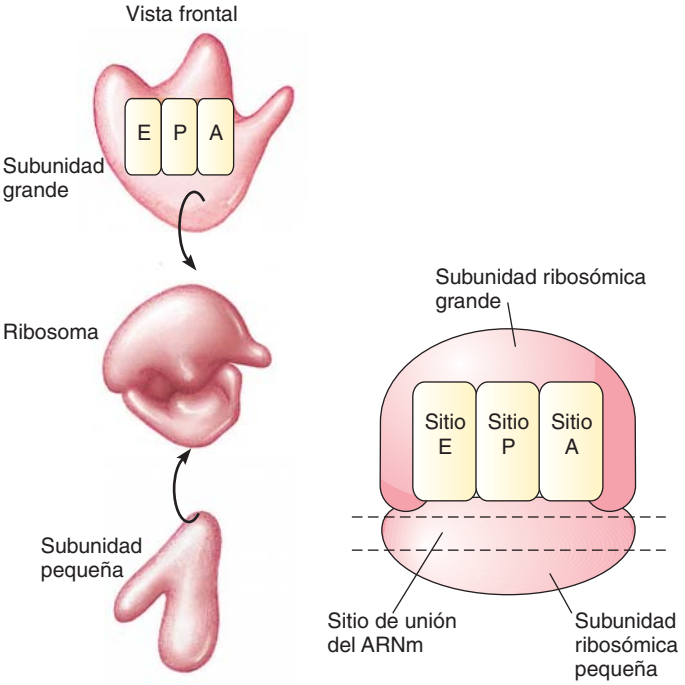
El emparejamiento de bases complementarias dentro de cada molécula de ARNt, provoca su doblamiento hacia atrás y su plegamiento. Por causa de esto, se forman tres o más lazos de nucleótidos no emparejados, uno de los cuales contiene el anticodón. El sitio de unión para el aminoácido está en el extremo 3′ de la molécula. El grupo carboxilo del aminoácido se une covalentemente al grupo hidroxilo 3′ expuesto del nucleótido terminal, dejando libre al grupo amino del aminoácido para participar en la formación de enlaces peptídicos. En el ARNt el patrón para plegarse se mantiene a una distancia constante entre el anticodón y el aminoácido, permitiendo un posicionamiento preciso de los aminoácidos durante la traducción.

Los componentes de la maquinaria de traducción se unen en los ribosomas

La importancia de los ribosomas y de la síntesis proteínica en el metabolismo celular se ejemplifica mediante una célula de *E. coli* de rápido crecimiento, que contiene unos 15,000 ribosomas, cerca de un tercio de la masa total de la célula. Aunque los ribosomas bacterianos y eucariotas no son idénticos, los ribosomas de todos los organismos comparten muchas características fundamentales y básicamente funcionan de la misma manera. Los ribosomas consisten en dos subunidades, ambas hechas de proteína (casi el 40% del peso) y de ARNr (60% del peso). A diferencia del ARNm y ARNt, el ARNr tiene funciones catalíticas y no transfiere información. Las proteínas ribosómicas no parecen ser catalíticas pero contribuyen a la estructura global y estabilidad del ribosoma.

En el laboratorio, los investigadores han aislado cada subunidad ribosómica intacta, y a cada una la han separado en sus constituyentes ARN y proteínas. En las bacterias, la más pequeña de esas subunidades contiene 21 proteínas y una molécula de ARNr, y la más grande subunidad contiene 34 proteínas y dos moléculas de ARNr. Bajo ciertas condiciones, los investigadores pueden reformar cada subunidad en una forma funcional agregando cada componente en su correcto orden. Empleando este método, junto con estudios de sofisticados microscopios electrónicos, los científicos han determinado la estructura 3-D del ribosoma (**FIGURA 13-14a**), como también la manera en que está formada en la célula viva. La subunidad mayor contiene una depresión sobre una superficie en la cual encaja la subunidad pequeña. Durante la traducción, el ARNm encaja en un surco entre las superficies de contacto de las dos subunidades.

El ribosoma tiene cuatro sitios de enlace, uno para el ARNm y tres para los ARNt. Así, el ribosoma mantiene el molde de ARNm, las moléculas de aminoacil ARNt, y la cadena de polipéptidos en crecimiento



(a) Un ribosoma consiste en dos subunidades, una grande y otra pequeña. Este modelo de un ribosoma se basa en una reconstrucción de imágenes 3-D obtenidas con el microscopio electrónico.

(b) El ARNm pasa a través de un surco entre las dos subunidades ribosómicas. Cada ribosoma contiene tres sitios de enlace para las moléculas ARNt.

FIGURA 13-14 ***Animada*** **Estructura del ribosoma**

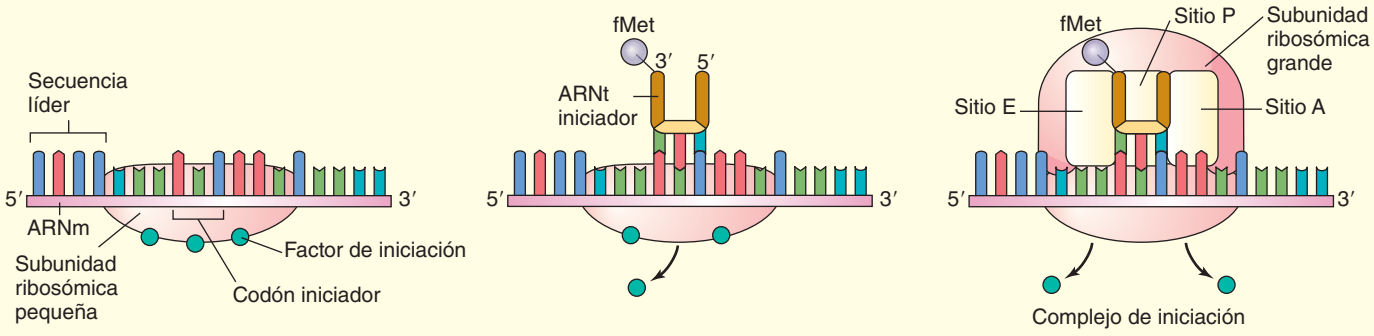
en la correcta orientación para que el código genético se pueda leer y formar el siguiente enlace peptídico. Las moléculas de ARN de transferencia se adhieren a tres depresiones en el ribosoma, los sitios de unión A, P y E (**FIGURA 13-14b**). El **sitio P**, o sitio peptidilo, llamado así porque el ARNt sostiene la cadena polipeptídica en crecimiento que ocupa el sitio P. El **sitio A** se llama sitio aminoacil porque el aminoacil ARNt que entrega el siguiente aminoácido en la secuencia se une en esta ubicación. El **sitio E** (por *exit*: salida) es en donde los ARNt que han cedido sus aminoácidos a la cadena polipeptídica en crecimiento salen del ribosoma.

La traducción empieza con la formación de un complejo de iniciación

El proceso de síntesis proteínica tiene tres distintas etapas: iniciación, ciclos de elongación repetidos, y terminación. La iniciación de la síntesis proteínica es esencialmente la misma en todos los organismos. A continuación se describe la iniciación en bacterias y después se analizan brevemente algunas diferencias entre las iniciaciones bacteriana y eucariota.

La **iniciación** de la traducción utiliza proteínas llamadas **factores de iniciación**, que se adhieren a la subunidad ribosómica pequeña. En las bacterias, tres diferentes factores de iniciación se adjuntan a la subunidad pequeña, la cual entonces se une a la molécula de ARNm en la región del codón iniciador AUG (**FIGURA 13-15**). Una secuencia líder ascendente (hacia el extremo 5′) del AUG ayuda al ribosoma a

PUNTO CLAVE El proceso de iniciación de la traducción en las bacterias implica un ribosoma, un ARNm, un iniciador ARNt al que está unida el formil metionina (fMet), y a varios factores de iniciación proteínicos.



1 La subunidad ribosómica pequeña se une al ARNm en el codón iniciador AUG. La secuencia líder ascendente de la secuencia AUG ayuda a que el ribosoma identifique la secuencia AUG.

2 El ARNt iniciador se une al codón iniciador, y se libera uno de los factores de iniciación.

3 Cuando la subunidad ribosómica grande se une a la subunidad pequeña y se liberan los factores de iniciación residuales, el complejo de iniciación está completo.

FIGURA 13-15 Inicio de la traducción en bacterias

identificar la secuencia AUG que indica el inicio del ARNm codificante de proteína.

El ARNt que transporta el primer aminoácido del polipéptido es el **iniciador ARNt**. El aminoácido metionina se une al iniciador ARNt, y como resultado, el primer aminoácido en los nuevos polipéptidos es metionina. (Muy frecuentemente, la metionina es posteriormente eliminada). En las bacterias, el iniciador metionina se modifica agregando un grupo de un carbono derivado del ácido fórmico y se llama *fMet*, de *N* formilmetionina. El fMet iniciador del ARNt, que tiene el anticodón 3′—UAC—5′, se une al codón iniciador AUG, liberando uno de los factores de iniciación en el proceso. El **complejo de iniciación** se completa cuando se une la subunidad ribosómica grande a la subunidad pequeña y se liberan los factores de iniciación residuales.

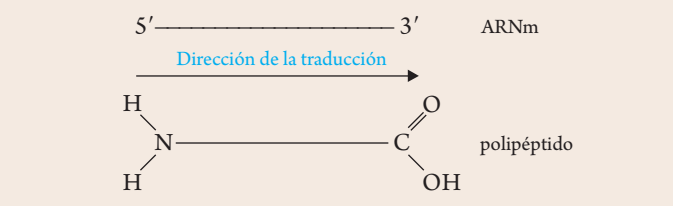
En las eucariotas, el inicio de la traducción difiere en tres aspectos. Primero, la metionina del iniciador ARNt no se modifica. Segundo, en lugar de una secuencia líder para ayudar a identificar el codón iniciador en el ARNm, el codón iniciador está inmerso dentro de una corta secuencia (como ACCAUGG) que indica el sitio (el AUG subrayado) de inicio de la traducción. Tercero, el complejo de iniciación, que contiene quizás 10 factores de proteína, es diferente del de las bacterias.

Durante la elongación, se agregan aminoácidos a la cadena polipeptídica en crecimiento

La **FIGURA 13-16** esboza las cuatro etapas en un ciclo de **elongación**, la etapa de traducción en la cual se agregan los aminoácidos uno por uno a la cadena polipeptídica en crecimiento. La elongación es esencialmente igual en bacterias y eucariotas. El aminoacil-ARNt apropiado reconoce el codón en el sitio A y se une ahí mediante el emparejamiento de las bases de su anticodón con el codón de ARNm complementario. Esta etapa de unión requiere varias proteínas llamadas **factores de elongación**. También requiere energía del **trifosfato de guanosina (GTP)**, una molécula de transferencia de energía similar al ATP.

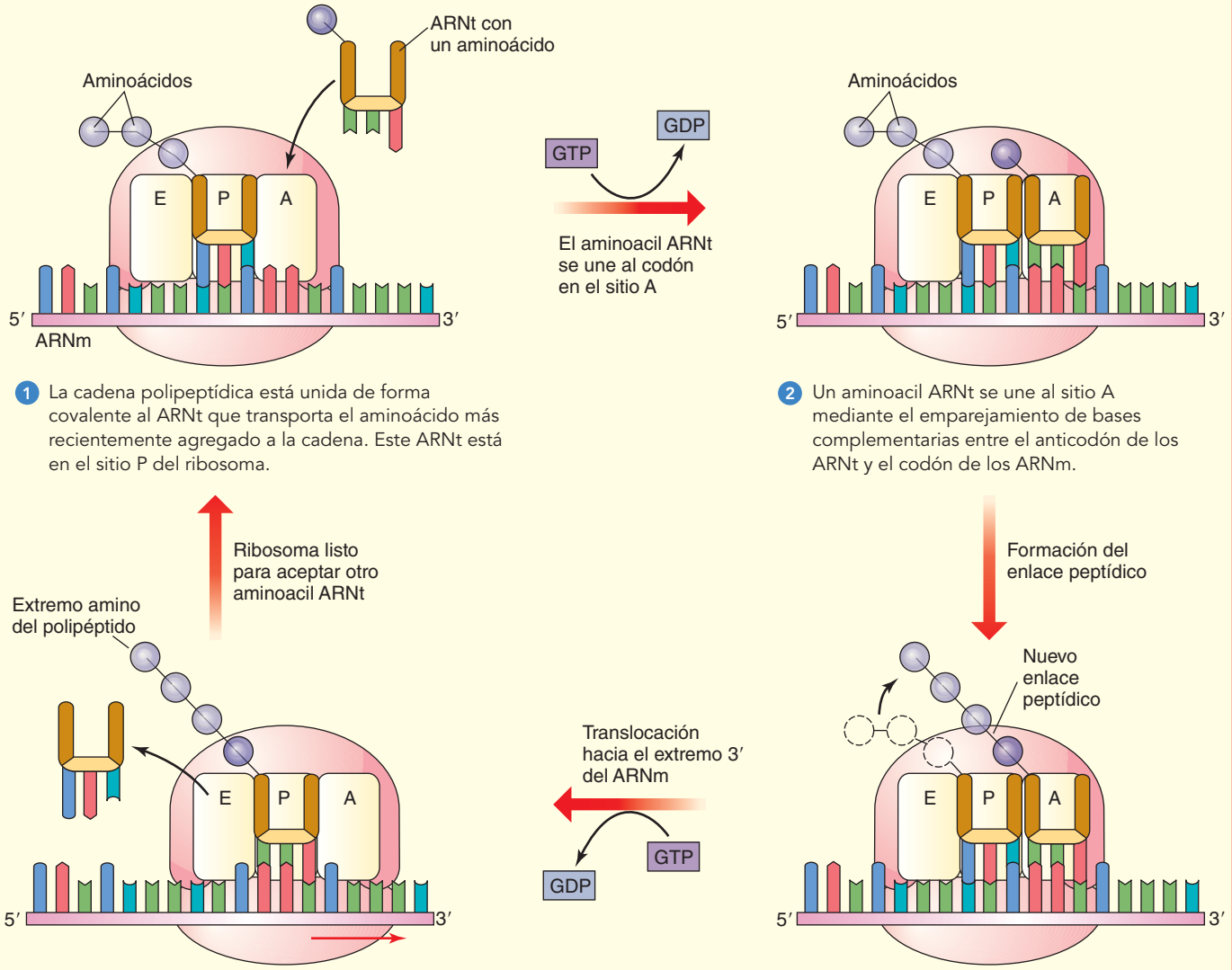
El grupo amino del aminoácido en el sitio A es ahora alineado con el grupo carboxilo del aminoácido precedente adherido a la cadena polipeptídica en crecimiento, en el sitio P. Se forma un enlace peptídico entre el grupo amino del nuevo aminoácido y el grupo carboxilo del aminoácido precedente. De esta manera, se libera el polipéptido del ARNt en el sitio P y se adhiere al aminoacil-ARNt en el sitio A. Esta reacción es espontánea (no requiere energía adicional) porque el ATP transfirió energía durante la formación del aminoacil ARNt. Sin embargo, la formación de enlaces peptídicos sí requiere la enzima **peptidil transferasa**. Notablemente, esta enzima no es una proteína sino un ribozima que es un componente ARN de la subunidad ribosómica grande. Dos bioquímicos, el estadounidense Thomas Cech (Universidad de Colorado) y el canadiense Sidney Altman (Universidad de Yale), recibieron el Premio Nobel en Química en 1989 por su descubrimiento de las ribozimas.

Recuerde del capítulo 3, que las cadenas polipeptídicas tienen dirección, o polaridad. El aminoácido en un extremo de la cadena polipeptídica tiene libre un grupo amino (el amino extremo), y el aminoácido en el otro extremo tiene libre un grupo carboxilo (el carboxilo extremo). La síntesis proteínica siempre procede del amino extremo hacia el carboxilo extremo de la cadena polipeptídica en crecimiento:



En la **translocación**, el ribosoma se mueve hacia abajo del ARNm por un codón. Como resultado, el codón de ARNm que especifica el próximo aminoácido en la cadena polipeptídica se sitúa en el sitio A desocupado. El proceso de translocación requiere energía, que de nuevo es aportada por la GTP. El ARNt descargado, es decir, el ARNt sin un ami-

PUNTO CLAVE En cada repetición del proceso de elongación se agrega un aminoácido a la cadena polipeptídica en crecimiento.



1 La cadena polipeptídica está unida de forma covalente al ARNt que transporta el aminoácido más recientemente agregado a la cadena. Este ARNt está en el sitio P del ribosoma.

2 Un aminoacil ARNt se une al sitio A mediante el emparejamiento de bases complementarias entre el anticodón de los ARNt y el codón de los ARNm.

3 La cadena polipeptídica en crecimiento se desliga de la molécula de ARNt en el sitio P y se adhiere por un enlace peptídico al amino-ácido que está unido al ARNt, en el sitio A.

4 En la etapa de translocación, el ribosoma mueve un codón hacia el extremo 3′ del ARNm. Como resultado, la cadena polipeptídica en crecimiento se transfiere al sitio P. El ARNt descargado en el sitio E abandona el ribosoma.

FIGURA 13-16 Ciclo de elongación en la traducción

Esta ilustración inicia después de que se ha formado una corta cadena de aminoácidos.

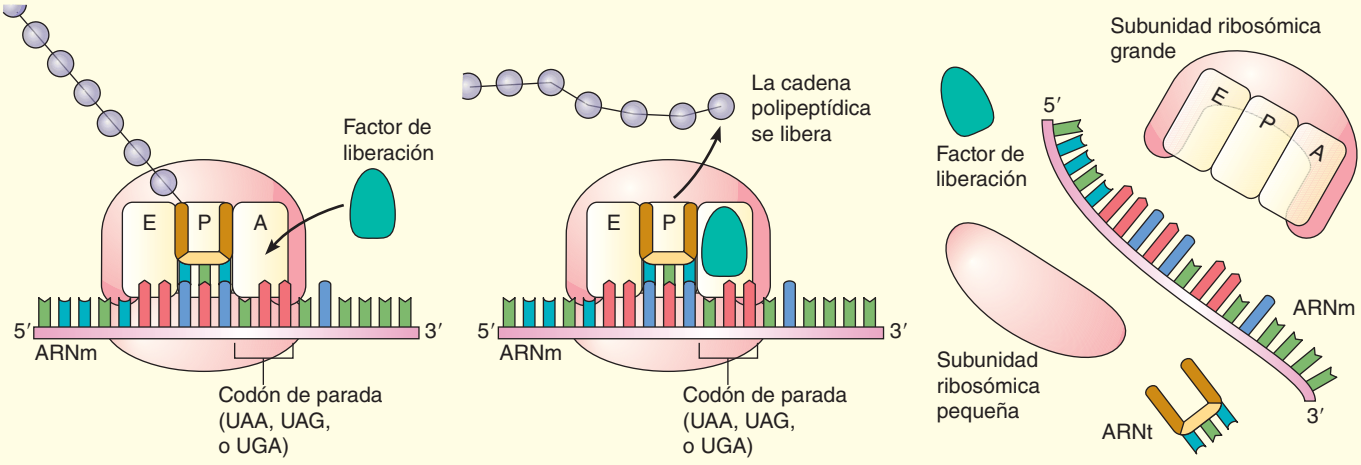
noácido adherido, se mueve del sitio P al sitio E. De ahí sale del ribosoma y se une a la matriz citosólica de ARNt.

Como la translocación implica el movimiento del ribosoma en la dirección 3′ a lo largo de la molécula de ARNm, entonces la traducción siempre procede en la dirección 5′ ⟶ 3′. Cada enlace peptídico se forma en una fracción de segundo; repitiendo el ciclo de elongación, una proteína de tamaño promedio con cerca de 360 aminoácidos se forma por una bacteria en aproximadamente 18 segundos y por una célula eucariota en un poco más de 1 minuto.

Uno de los tres codones de parada indica la terminación de la traducción

La **terminación** es la etapa final de la traducción. En la terminación, la síntesis de la cadena polipeptídica se finaliza con un **factor de liberación**, una proteína que reconoce el codón de parada en el extremo de la secuencia codificante. (Como ninguna molécula de ARNt se une a un codón de parada, el codón está disponible para unirse al factor de liberación). Cuando el factor de liberación se une al sitio A, entonces se rompe el

PUNTO CLAVE Una señal de parada finaliza la síntesis de polipéptidos, debido a que no existe una molécula de ARNt con un anticodón complementario a un codón de parada.



1 Cuando el ribosoma llega en su lectura del ARNm a un codón de parada, el sitio A se une a un factor de liberación proteínico.

2 El factor de liberación hidroliza el enlace entre la cadena polipeptídica y el ARNt, causando la liberación de la cadena polipeptídica de la molécula de ARNt en el sitio P.

3 Las partes residuales de la estructura de traducción se disocian.

FIGURA 13-17 Terminación de la traducción

enlace entre el ARNt en el sitio P y el último aminoácido de la cadena polipeptídica (**FIGURA 13-17**). Esta reacción de hidrólisis libera los polipéptidos recién sintetizados y también separa la estructura de traducción en sus partes: la molécula de ARNm, el factor de liberación, la molécula de ARNt en el sitio P, y las subunidades ribosómicas (grande y pequeña). Las dos subunidades ribosómicas se pueden utilizar para formar una nueva estructura de iniciación con otra molécula de ARNm. Cada ARNm se traduce sólo un limitado número de veces antes de ser destruido.

Las proteínas especializadas asociadas a los ribosomas, llamadas **chaperonas moleculares**, apoyan el plegado de la cadena polipeptídica recién sintetizada en su forma activa tridimensional (vea el capítulo 3). La secuencia de aminoácidos en la cadena polipeptídica determina la configuración que finalmente se formará. Sin embargo, sin la ayuda de las chaperonas moleculares, las interacciones entre las diferentes regiones de la cadena de aminoácidos podrían evitar el proceso de plegamiento.

Repaso

- ¿De qué están hechos los ribosomas? ¿Los ribosomas llevan información para determinar la secuencia de aminoácidos de las proteínas?
- ¿Qué sucede en cada etapa de la síntesis de polipéptidos: iniciación, elongación, y terminación?
- Cierta cadena de ARNm tiene la siguiente secuencia de nucleótidos:

  5′—AUG—ACG—UAU—AAC—UUU—3′

  ¿Qué es el anticodón de cada codón? ¿Qué es la secuencia de aminoácidos de un polipéptido? (Utilice la figura 13-5 como ayuda para responder a esta pregunta).

13.5 VARIACIONES EN LA EXPRESIÓN GÉNICA

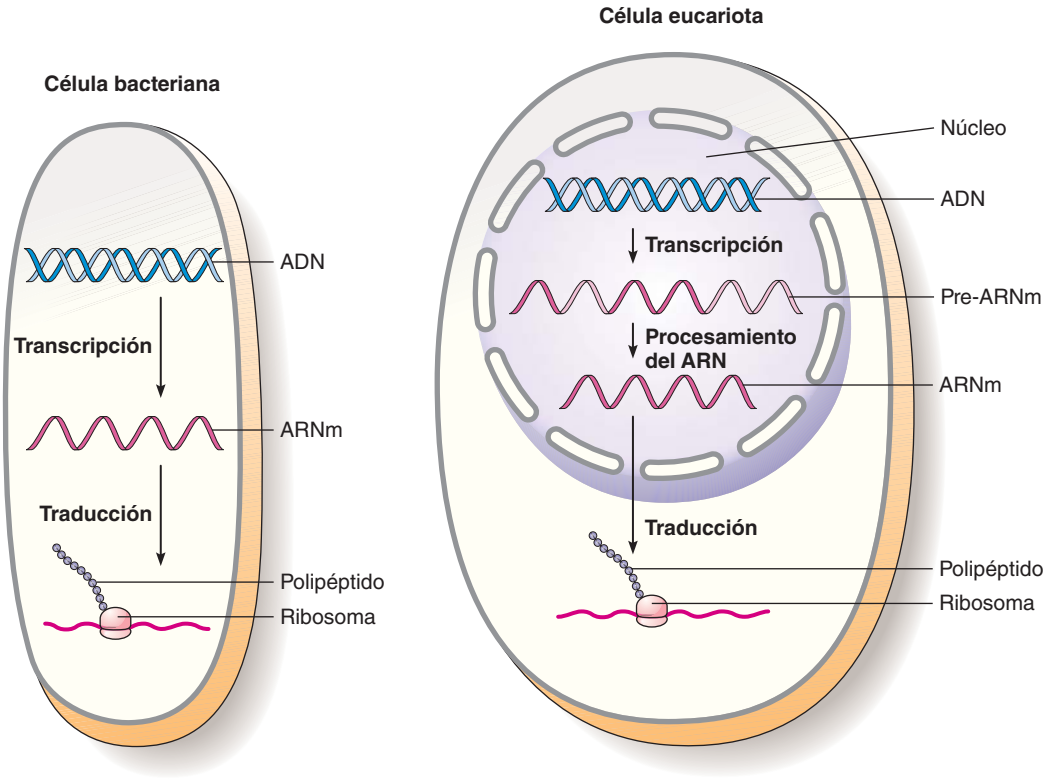
OBJETIVOS DE APRENDIZAJE

11 Describir un polirribosoma en las células bacterianas.
12 Analizar brevemente el ARN de interferencia.
13 Describir los retrovirus y la enzima transcriptasa inversa.

Como ya se ha visto, los mecanismos básicos de transcripción y traducción son muy similares en todos los organismos. Existen algunas diferencias significativas entre las bacterias y las eucariotas (**FIGURA 13-18**). Algunas de esas diferencias resultan de la estructura de las células bacterianas vs. la estructura celular eucariota. Las bacterias carecen de núcleo, mientras que los cromosomas eucariotas están confinados al núcleo de la célula y la síntesis proteínica sucede en el citosol. En las eucariotas, el ARNm debe moverse del núcleo (el sitio de transcripción) al citosol (el sitio de traducción, o de síntesis polipéptida). También, como ya se analizó en el capítulo, en las células eucariotas el extenso procesamiento de ARNm ocurre antes de la traducción.

En las bacterias, la transcripción y la traducción están acopladas

En *E. coli* y en otras bacterias, la traducción inicia rápidamente después de la transcripción, y varios ribosomas están adheridos al mismo ARNm (**FIGURA 13-19**). El extremo de la molécula de ARNm que se sintetiza primero durante la transcripción, también es la primera en traducirse para formar un polipéptido. Los ribosomas se unen al extremo 5′ del ARNm en creci-



(a) En una célula bacteriana, el ARNm está listo inmediatamente para su traducción en los ribosomas.

(b) En una célula eucariota, el procesamiento de ARN ocurre en el núcleo, antes de que el ARNm salga del núcleo para su traducción.

FIGURA 13-18 **Resumen: flujo de información genética en bacterias y eucariotas**

miento e inician la traducción antes de que el mensaje sea completamente sintetizado. Cerca de 15 ribosomas pueden unirse a un solo ARNm. Una molécula de ARNm que está unida a cúmulos de ribosomas constituye un **polirribosoma**, o *polisoma*. Los polirribosomas también ocurren en células eucariotas, pero no mientras esté sucediendo la transcripción.

Aunque muchas cadenas polipéptidas pueden ser activamente sintetizadas en un solo ARNm a la vez, la vida media de las moléculas de ARNm en células bacterianas sólo es de 2 minutos. (La vida media es el tiempo en que se degrada la mitad de las moléculas). Normalmente, la degradación del extremo 5′ del ARNm se inicia aún antes de que esté completo el primer polipéptido. Una vez que las secuencias de reconocimiento del ribosoma del extremo 5′ del ARNm han sido degradadas, los ribosomas ya no se adhieren e inician la síntesis proteínica.

Los biólogos discuten la evolución de la estructura del gen eucariota

La razón de la compleja estructura de los genes eucariotas es un tema de análisis actual entre los biólogos moleculares. ¿Por qué los intrones se presentan en la mayoría de los genes nucleares eucariotas pero no en los genes de la mayor parte de las bacterias (o de las mitocondrias y los cloroplastos)? ¿Cómo evolucionó este importante sistema genético con secuencias codificante interrumpidas ("genes discontinuos"), y por qué ha sobrevivido? Parece increíble que alrededor del 75% de la copia o transcripción de un gen nuclear eucariota se deba *eliminar* para hacer un mensaje funcional.

A principios de la década de 1980, el estadounidense Walter Gilbert de la Universidad de Harvard propuso que los exones son secuencias de nucleótidos que se codifican para **dominios de proteínas**, regiones de estructura terciaria de proteínas que pueden tener importantes funciones. Por ejemplo, el sitio activo de una enzima puede ser un dominio. Un diferente dominio puede permitir que la enzima se una a una estructura celular particular, y aun otro puede ser un sitio implicado en regulación alostérica (vea el capítulo 7). El análisis del ADN y de las secuencias de los aminoácidos de muchos genes eucariotas ha demostrado que la mayor parte de los exones son tan pequeños para codificarse para un completo dominio de proteína, aunque se puede codificar un bloque de varios exones para un dominio.

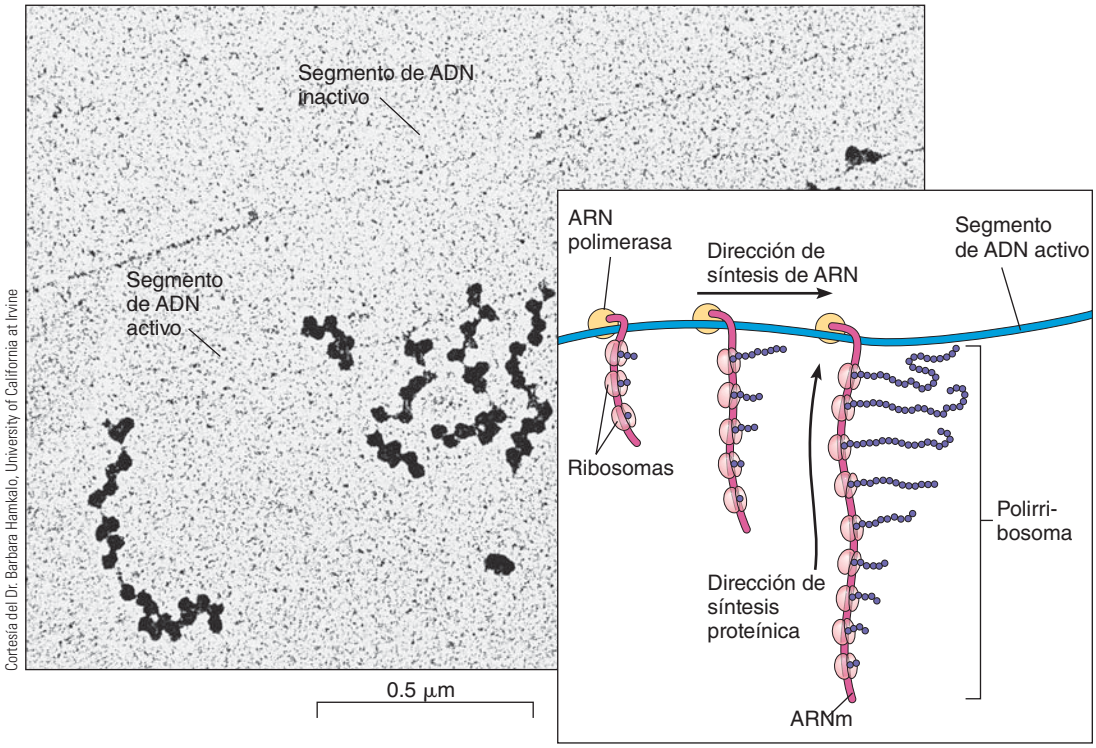
Gilbert postuló que las nuevas proteínas con nuevas funciones emergen rápidamente cuando la recombinación genética produce nuevas combinaciones de exones que se codifican para diferentes proteínas. Esta hipótesis ahora se conoce como *evolución por combinación de exones*. Y ha sido apoyada por ejemplos como la proteína receptora de lipoproteína de baja densidad (LDL), proteína que se encuentra en la superficie de células humanas que se unen a moléculas transportadoras de colesterol (vea el capítulo 5). La proteína receptora de LDL tiene dominios que están relacionadas con partes de otras proteínas con funciones totalmente diferentes. Sin embargo, muchos otros genes y sus correspondientes proteínas no muestran evidencia de combinación de exones.

Después de que se descubrieron los intrones en pocos genes de arqueobacterias y de eubacterias, algunos biólogos supusieron que los intrones son vestigios de antiguos ancestros de todos los organismos vivos actualmente. A través de miles de millones de años de evolución, la presión en organismos procariotas, que son unicelulares, por tener un conjunto racionalizado de genes les pudo haber causado la pérdida de la mayoría de sus intrones.

Sin considerar cómo se originaron los genes discontinuos, la eliminación de intrones es una de las muchas maneras en que las actuales eucariotas regulan la expresión de sus genes (vea el capítulo 14). Esta oportunidad de control, junto con el hecho de que los ARN eucariotas son mucho más estables que los de las bacterias, puede balancear el costo energético para mantener una larga carga de ADN no codificante.

Varios tipos de ARN eucariota tienen una función en la expresión génica

Además de ARNm, ARNr y ARNt, las células eucariotas contienen algunos otros tipos de ARN que son parte esencial del complejo sistema que resulta en la síntesis proteínica (**TABLA 13-1**). Moléculas **de ARN nuclear pequeño (ARNnp)** se unen a proteínas específicas para for-



Cortesía del Dr. Barbara Hamkalo, University of California at Irvine

(a) Esta MET muestra dos cadenas de ADN de E. coli, una inactiva y la otra activa que produce ARNm. La síntesis proteínica inicia mientras se completa el ARNm.

(b) Una secuencia (*de izquierda a derecha*) de transcripción y traducción acopladas. Observe que varios ribosomas traducen cada molécula de ARNm simultáneamente.

FIGURA 13-19 Transcripción y traducción acopladas en bacterias

mar una estructura compleja de ribonucleoproteína nuclear pequeña (RNPsn), que a su vez se combina con otras RNPnp para formar una empalmeosoma. (Recuerde del análisis anterior en este capítulo que una empalmeosoma cataliza la eliminación de intrones).

Algunos polipéptidos entran al retículo endoplásmico (RE) conforme se sintetizan. **Las partículas de reconocimiento del péptido señal (PRS ARN)**, junto con las proteínas, dirigen la estructura polipeptídica ribosoma-ARNm hacia el RE rugoso un poco después de iniciarse la traducción. La traducción continúa después de que la estructura se une a una proteína integral en la membrana del RE y entonces la proteína recién sintetizada se distribuye a su destino dentro o fuera de la célula (por ejemplo, como una secreción).

Un grupo especial de moléculas de ARN, conocido como **ARN nucleolar pequeño (ARNnop)**, procesa las moléculas de pre-ARNr en el nucléolo durante la formación de la subunidad ribosómica. Los ARN nucleolares pequeños se unen a regiones complementarias de pre-ARNr y marcan los sitios de eliminación o metilación. Una molécula de pre-ARNr es más grande que el tamaño combinado de las tres moléculas de ARNr elaboradas a partir de ella. En células de mamíferos, cerca del 48% de la molécula de pre-ARNr se elimina durante las etapas de eliminación. El pre-ARNr puede tener grupos metil en regiones que deberán protegerse durante el procesamiento.

El descubrimiento de que el ARN tiene la habilidad de regular la expresión génica fue una gran noticia en biología, porque este fenómeno, conocido como **interferencia de ARN (ARNi)** se encuentra en muchos organismos ya que tiene gran potencial como una herramienta médica y de investigación (vea los capítulos 15 y 17). En el ARNi, ciertas

TABLA 13-1 Selección de tipos de ARN en células eucariotas

Tipo de ARN	Función
ARN mensajero (ARNm)	Especifica la secuencia de aminoácidos de una proteína
ARN de transferencia (ARNt)	Se une a aminoácidos específicos y sirve como molécula adaptador cuando los aminoácidos se agregan a la cadena polipeptídica en crecimiento
ARN ribosómico (ARNr)	Tiene dos funciones, estructural y catalítica (ribozima) en el ribosoma
ARN nuclear pequeño (ARNnp)	Implicado en la eliminación de los intrones y en la regulación de la transcripción; parte de las partículas de empalmeosoma
Partículas de reconocimiento del péptido señal del ARN (PRS ARN)	Ayuda a dirigir el complejo polipeptídico del ribosoma, ARNm, hacia el retículo endoplásmico (RE) rugoso, poco después de iniciar la traducción
ARN nucleolar pequeño (ARNnop)	Procesa el pre-ARNr en el nucléolo durante la formación de subunidades de ribosoma
ARN de interferencia pequeño (ARNip)	Controla los transposones y combate infecciones virales
MicroARN (miARN)	Controla la expresión de genes implicados en el crecimiento y desarrollo inhibiendo la traducción de ARNm; también está implicado en varias enfermedades y en la prevención del cáncer

moléculas de ARN pequeñas interfieren con la expresión de genes o con sus ARN transcritos, la interferencia de ARN implica ARN interferentes pequeños, microARN, y unos pocos de otros tipos de moléculas de ARN cortas.

Los **ARN de interferencia pequeños (ARNip)** son moléculas de doble cadena de 20 a 25 nucleótidos de longitud. Esas moléculas de ARN ayudan a controlar el daño de los transposones (se analizan más adelante en el capítulo) y de las infecciones virales; también regulan la expresión génica de genes codificantes de proteína.

Los **microARN (miARN)** son moléculas de ARN de cadena única con 20 a 25 nucleótidos en longitud, que inhiben la traducción de los ARNm implicados en muchos procesos biológicos, como crecimiento y desarrollo (**FIGURA 13-20**). Los microARN son transcritos de los genes y después acortados antes de combinarse con proteínas para formar una estructura que inhibe la expresión de las moléculas de ARNm con secuencias complementarias al miARN. Más de 200 genes de miARN distintos se han identificado en el genoma humano, pero aun no están claros los detalles de cómo regulan la expresión génica al degradar los ARNm y(o) evitar que los ARNm se traduzcan en polipéptidos. Ahora los biólogos reconocen que los miARN tienen una importante función en prevenir el cáncer: las células cancerosas presentan niveles bajos de miARN que no presentan las células no cancerosas. También una falla en la función del miARN se ha implicado en enfermedades del corazón y posiblemente en la enfermedad de Parkinson.

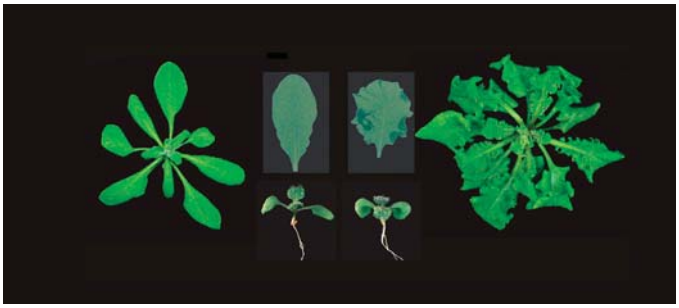
La definición de gen ha evolucionado conforme los biólogos han aprendido más acerca de ellos

Al principio de este capítulo, se trazó el desarrollo de ideas concernientes a la naturaleza del gen. Durante un tiempo los científicos encontraron útil definir un *gen* como "una secuencia de nucleótidos codificantes de una cadena polipeptídica". Sin embargo, como ya se ha aprendido más acerca del genoma humano, los equipos de investigación han determinado que el ADN codificante para polipéptidos constituye cerca del 2% de nuestro genoma, mientras que alrededor del 80% de nuestro genoma es expresado; muchos genes son transcritos para producir las diferentes clases de moléculas de ARN (vea la tabla 13-1). Además, como se verá en el capítulo 14, los estudios han mostrado que en las células eucariotas, un solo gen puede producir más de una cadena polipeptídica mediante modificaciones en la manera en que se procesa el ARNm.

Quizás es más útil definir un gen en términos de su producto: un **gen** es una secuencia de nucleótidos de ADN que transporta la información necesaria para elaborar un ARN específico o un producto polipeptídico.

La dirección usual de flujo de información tiene excepciones

Durante varias décadas, una premisa central de la biología molecular era que la información genética siempre fluye del ADN al ARN y de éste a la proteína. En 1964, en sus estudios sobre virus, el biólogo estadounidense Howard Temin descubrió una importante excepción a esta regla. A pesar de que los virus no son organismos celulares, contienen un solo tipo de ácido nucleico y se reproducen en una célula que las hospeda. Temin estudió el inusual virus causante de tumores cancerosos que tienen ARN, en lugar de ADN, como material genético. Encontró que la infección de una célula que hospeda a uno de esos virus se bloquea por inhibidores de la síntesis de ADN y también por inhibidores de la transcripción. Esos resultados sugirieron que la síntesis de ADN y la transcripción se requieren para que los virus tumorales de ARN se multipliquen y que existe una manera en que la información fluye en la dirección "inversa", es decir del ARN al ADN.



Javier F. Palatnik and Detlef Weigel

FIGURA 13-20 Efecto de una molécula de miARN en el crecimiento de una planta

Una planta normal de *Arabidopsis* (*vista superior*, *hoja*, y *vista lateral de plántula*) que se muestra a la izquierda y sirve como control. Los biólogos modificaron una molécula de miARN en la planta de la derecha, y como resultado, presenta severos desarrollos anormales, como hojas onduladas.

Temin propuso que se forma un **provirus de ADN** como un intermediario en la replicación de los virus tumorales de ARN. Esta hipótesis requirió un nuevo tipo de enzima que sintetizaría al ADN empleando ARN como molde. En 1970, Temin y el biólogo estadounidense David Baltimore encontraron dicha enzima, y compartieron el Premio Nobel en Fisiología o Medicina 1975 por su descubrimiento. Esta ADN polimerasa dirigida por ARN, también conocida como **transcriptasa inversa**, se encuentra en todos los virus tumorales de ARN. (Sin embargo, algunos virus de ARN que no producen tumores, se replican sin emplear un ADN intermediario). La **FIGURA 13-21** muestra las etapas de la reproducción de virus tumorales de ARN. Como invierten la dirección usual de flujo de información, los virus que necesitan a la transcriptasa inversa se llaman **retrovirus**. El HIV-1, el virus que causa el SIDA, es el retrovirus más ampliamente conocido. Como se verá en el capítulo 15, la enzima transcriptasa inversa se ha convertido en una importante herramienta de investigación para los biólogos moleculares.

Repaso

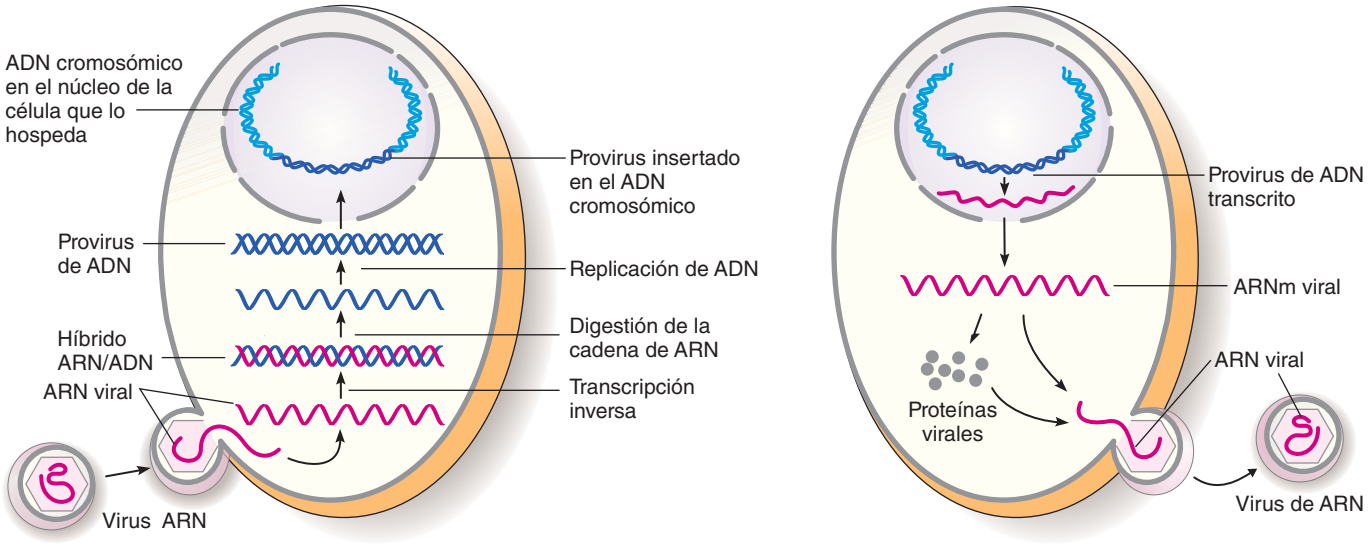
- ¿Qué es el ARN de interferencia?
- ¿Qué es un gen?
- ¿Cómo utilizan los retrovirus a la enzima transcriptasa inversa?

13.6 MUTACIONES

OBJETIVO DE APRENDIZAJE

14 Dar ejemplos de las diferentes clases de mutaciones que afectan la secuencia de bases de ADN y explicar los efectos que cada una tiene sobre el polipéptido producido.

Uno de los primeros e importantes descubrimientos acerca de los genes fue que éstos sufren **mutaciones**, o cambios en la secuencia de nucleótidos del ADN. Sin embargo, la tasa general de mutación es mucho más alta que la frecuencia de daño al ADN, debido a que todos los organismos presentan sistemas de enzimas que reparan ciertos tipos de daños en el ADN.



(a) Después de que un virus tumoral de ARN entra a la célula que lo hospeda, la enzima viral transcriptasa inversa sintetiza una cadena de ADN que es complementaria a la del ARN viral. Después, la cadena de ARN se degrada y se sintetiza una cadena de ADN complementaria, completando así el provirus de ADN de doble cadena, que entonces se integra en el ADN de la célula que lo hospeda.

(b) El provirus de ADN es transcrito, y el ARNm viral resultante se traduce para formar proteínas virales. Se producen moléculas adicionales de ARN viral y después se incorporan en partículas virales maduras encerradas por cubiertas proteínicas.

FIGURA 13-21 Ciclo de infección de un virus tumoral de ARN

Si una secuencia de ADN se ha cambiado y no se ha corregido, entonces la replicación de ADN copia la secuencia alterada justo como lo haría con una secuencia normal, haciendo la mutación estable durante un número indefinido de generaciones. En la mayoría de los casos, el alelo mutante no tiene una tendencia mayor que el alelo original para mutar otra vez.

Aunque la mayoría de las mutaciones no corregidas son *silenciosas* (y no tienen efecto discernible) o perniciosas (como aquellas que causan enfermedades hereditarias y cáncer), unas pocas son útiles. Como se pueden transferir a la siguiente generación en las líneas celulares que dan lugar a gametos, las mutaciones son de vital importancia en la evolución. Las mutaciones proporcionan la variación entre los individuos sobre los que actúan las fuerzas evolutivas. Las mutaciones también son útiles en investigación (recuerde el trabajo de Beadle y Tatum con las mutaciones) ya que aportan la diversidad de material genético que permite a los científicos estudiar la herencia y la naturaleza molecular de los genes. Ahora los investigadores determinan dónde ocurre una mutación particular en un gen mediante el uso de métodos de ADN recombinante para aislar al gen y determinar su secuencia de bases (vea el capítulo 15).

Las mutaciones por cambio de un par de bases, resultan del reemplazo de un par de base por otro

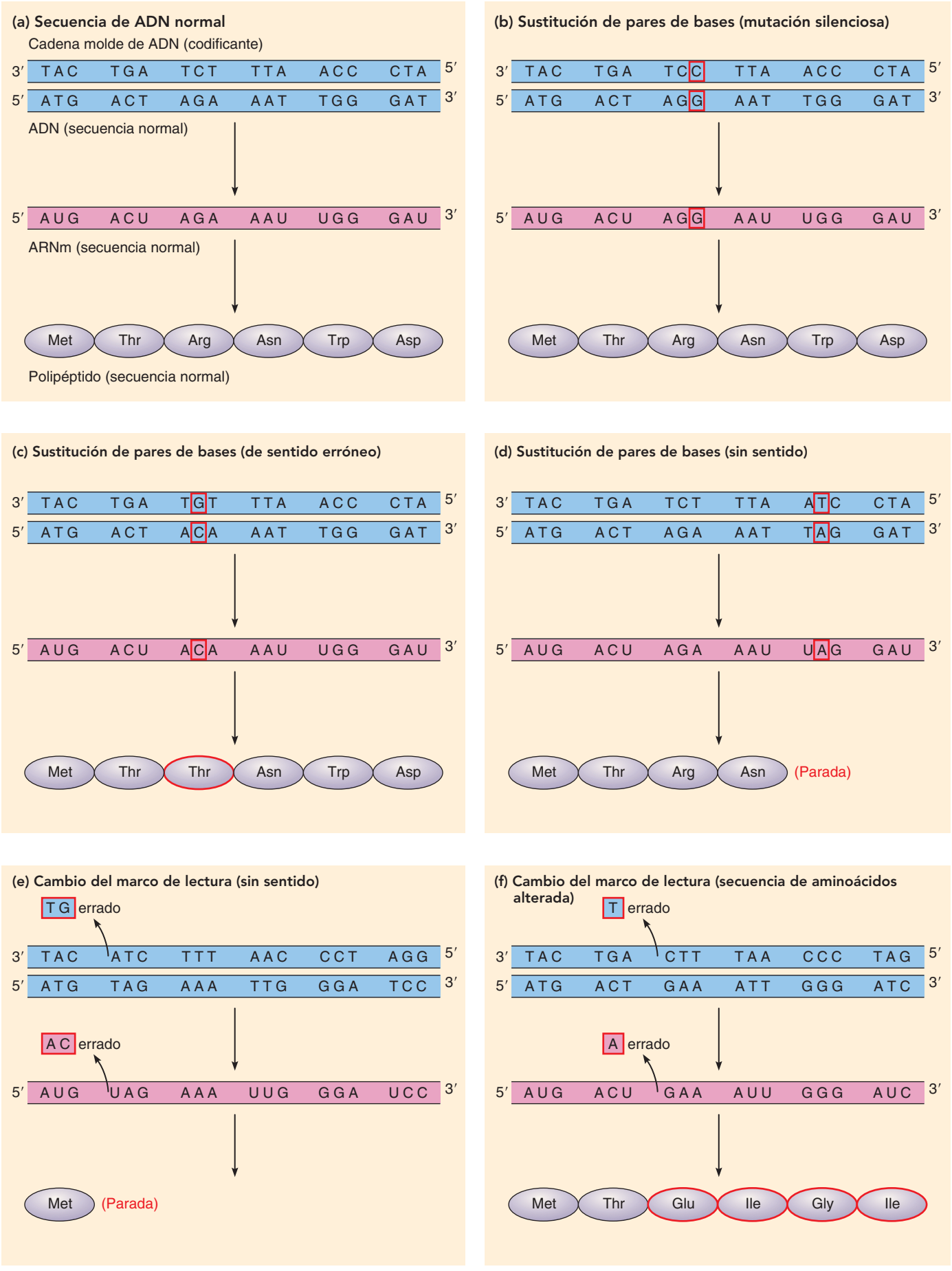
Las mutaciones pueden provocar alteraciones de los genes en diversas formas. El más simple tipo de mutación, llamado **sustitución de un par de bases**, implica un cambio en sólo un par de nucleótidos. Con frecuencia esas mutaciones resultan de errores en el emparejamiento de bases durante el proceso de replicación. Por ejemplo, un par GC, CG, o TA podría reemplazar un par de bases AT. Esta mutación puede causar que el ADN alterado sea transcrito como un ARNm alterado. El ARNm alterado se puede traducir en una cadena polipeptídica con sólo un aminoácido diferente de la secuencia normal.

Las **mutaciones silenciosas** son sustituciones de pares de bases que no tienen efecto discernible, como por ejemplo, una mutación en un gen codificante de proteína que no altera la secuencia de aminoácidos (**FIGURA 13-22a, b**). Las sustituciones de pares de base que resultan en el reemplazo de un aminoácido por otro algunas veces se conocen como **mutaciones de sentido equivocado** (**FIGURA 13-22c**). Las mutaciones de sentido equivocado tienen un amplio rango de efectos. Si la sustitución del aminoácido ocurre en o cerca del sitio activo de una enzima, la actividad de la proteína alterada puede disminuir o aún, ser destruida. Algunas mutaciones de sentido equivocado implican un cambio en un aminoácido que no es parte del sitio activo. Otras pueden resultar en la sustitución de un aminoácido cercanamente relacionado (uno con características químicas muy similares). Estas mutaciones no tienen efecto sobre la función de un producto génico y puede ser indetectables. Como esas mutaciones ocurren con relativa frecuencia, el verdadero número de mutaciones en un organismo es mucho mayor que el observado.

Las **mutaciones sin sentido** son sustituciones de pares de base que convierten un codón que especifica un aminoácido en un codón de parada (**FIGURA 13-22d**). Una mutación sin sentido normalmente destruye la función del producto génico; en el caso de un gen que especifica la proteína, falta la parte de la cadena polipeptídica que sigue al codón de parada mutante.

Las mutaciones con cambio del marco de lectura resultan de la inserción o eliminación de pares de bases

En las **mutaciones con cambio del marco de lectura**, uno o dos pares de nucleótidos son insertados o eliminados de la molécula, alterando el marco de lectura. Como resultado, los codones descendentes del sitio de inserción o eliminación especifican una secuencia de aminoácidos totalmente nueva. Dependiendo de dónde ocurra la inserción o


(a) Secuencia de ADN normal
Cadena molde de ADN (codificante)
3′ TAC TGA TCT TTA ACC CTA 5′
5′ ATG ACT AGA AAT TGG GAT 3′
ADN (secuencia normal)
5′ AUG ACU AGA AAU UGG GAU 3′
ARNm (secuencia normal)
Met Thr Arg Asn Trp Asp
Polipéptido (secuencia normal)
(b) Sustitución de pares de bases (mutación silenciosa)
3′ TAC TGA TCC TTA ACC CTA 5′
5′ ATG ACT AGG AAT TGG GAT 3′
5′ AUG ACU AGG AAU UGG GAU 3′
Met Thr Arg Asn Trp Asp
(c) Sustitución de pares de bases (de sentido erróneo)
3′ TAC TGA TGT TTA ACC CTA 5′
5′ ATG ACT ACA AAT TGG GAT 3′
5′ AUG ACU ACA AAU UGG GAU 3′
Met Thr Thr Asn Trp Asp
(d) Sustitución de pares de bases (sin sentido)
3′ TAC TGA TCT TTA ATC CTA 5′
5′ ATG ACT AGA AAT TAG GAT 3′
5′ AUG ACU AGA AAU UAG GAU 3′
Met Thr Arg Asn (Parada)
(e) Cambio del marco de lectura (sin sentido)
TG errado
3′ TAC ATC TTT AAC CCT AGG 5′
5′ ATG TAG AAA TTG GGA TCC 3′
AC errado
5′ AUG UAG AAA UUG GGA UCC 3′
Met (Parada)
(f) Cambio del marco de lectura (secuencia de aminoácidos alterada)
T errado
3′ TAC TGA CTT TAA CCC TAG 5′
5′ ATG ACT GAA ATT GGG ATC 3′
A errado
5′ AUG ACU GAA AUU GGG AUC 3′
Met Thr Glu Ile Gly Ile

◀ **FIGURA 13-22** ***Animada*** **Tipos de mutaciones**
Comparación de la secuencia de ADN normal en el inciso **(a)** con las mutaciones en los incisos **(b)** a **(e)**.

eliminación en el gen, se generan diferentes efectos. Las mutaciones del marco de lectura pueden producir un codón de parada a una corta distancia de la mutación (**FIGURA 13-22e**). Este codón termina la ya alterada cadena polipeptídica. Además de producir un codón de parada, las mutaciones del marco de lectura pueden resultar en una secuencia de aminoácidos alterada inmediatamente después del cambio (**FIGURA 13-22f**). Por lo común, una mutación del marco de lectura en un gen que especifica una enzima provoca una pérdida completa de la actividad de la enzima.

Algunas mutaciones implican elementos genéticos móviles

Un tipo de mutación es el causado por secuencias de ADN que "saltan" en medio de un gen. Esas secuencias móviles de ADN se conocen como **elementos genéticos móviles**, o **transposones**. Los elementos genéticos móviles no sólo interrumpen las funciones de algunos genes sino que también desactivan algunos genes previamente activos. En la década de 1950, los transposones en el maíz fueron descubiertos por la genetista estadounidense Barbara McClintock (**FIGURA 13-23**). Ella observó que ciertos genes parecían inactivarse espontáneamente, y dedujo que el mecanismo implicaba un segmento de ADN que se movía de una región de un cromosoma a otra, en donde desactivaría a un gen. En reconocimiento a sus importantes descubrimientos, McClintock fue galardonada con el Premio Nobel en Fisiología o Medicina 1983.

Los biólogos no apreciaron el significado de los transposones hasta el desarrollo de los métodos de ADN recombinante y el descubrimiento de transposones en una amplia variedad de organismos, incluyendo humanos. Ahora se sabe que los transposones son segmentos de ADN que varían de unos pocos cientos a varios miles de bases. En humanos, casi la mitad de nuestro genoma consiste en transposones.

Se han identificado varios tipos de elementos genéticos móviles. Uno de esos, llamado **transposón de ADN**, mueve material genético de un sitio a otro empleando el método de "cortar y pegar". Los transposones de ADN son comunes en bacterias y animales, incluyendo humanos.

Muchos elementos genéticos móviles son **retrotransposones**, que se replican mediante la formación de un ARN intermedio. La transcriptasa inversa los convierte en su secuencia original de ADN antes de que salten a un gen. Muchos retrotransposones listan una maquinaria de expresión génica de la célula que los hospeda para producir transcriptasa inversa codificada por el retrotransposón. Como los retrotransposones utilizan transcriptasa inversa, algunos biólogos suponen que ciertos transposones pueden haber evolucionado de retrovirus, o viceversa. Los científicos piensan que las células humanas tienen menos de 100 retrotransposones saltando activamente en su alrededor. Sin duda, los retrotransposones son muy importantes agentes de mutación y por lo tanto incrementan la habilidad de un organismo para evolucionar. Se estima que los retrotransposones son responsables de cerca del 10% de mutaciones que ocurren naturalmente que causan notorios cambios fenotípicos.

Las mutaciones tienen varias causas

La mayoría de los tipos de mutaciones ocurren de manera infrecuente, pero de manera espontánea, provienen de errores en la replicación del ADN o por defectos en la separación mitótica o meiótica de cromosomas. Algunas regiones de ADN, conocidas como *puntos calientes mutacionales*, son más probables que otros de sufrir mutación. Un ejemplo es un corto tramo de nucleótidos repetidos, que puede causar que la ADN polimerasa "resbale" mientras lee el molde durante la replicación.

Las mutaciones en ciertos genes incrementan la tasa de mutación global. Por ejemplo, una mutación en un gen codificante de ADN polimerasa puede hacer una replicación de ADN menos precisa, o una mutación en un gen codificante para reparar una enzima puede permitir que se originen más mutaciones como resultado de daños al ADN no reparados.

No todas las mutaciones suceden de manera espontánea. Los **mutágenos**, que causan muchos tipos de mutaciones analizados previamente, incluyen varios tipos de radiación, como rayos X, rayos gamma, rayos cósmicos, y rayos ultravioleta y ciertos químicos. Algunos mutágenos químicos reaccionan con y modifican bases en el ADN, conduciendo a errores en el emparejamiento de bases complementarias cuando la molécula de ADN se replica. Otros mutágenos químicos causan que pares de nucleótidos sean insertados o eliminados de la molécula de ADN, cambiando el marco de lectura normal durante la replicación.

A pesar de la presencia de enzimas que reparan el daño al ADN, se originan algunas nuevas mutaciones. En efecto, cada uno de nosotros tiene algunos alelos mutantes que

Jerome Wexler/Visuals Unlimited

FIGURA 13-23 **Transposones en el maíz**
Las líneas y franjas blancas en estos granos son causadas por transposones que se han movido de una ubicación a otra, desactivando la producción de pigmento en ciertas células. El número de divisiones celulares durante el desarrollo del grano, desde que el transposón desactivó al gen, determina qué tanto pigmento se produce. Algunos granos carecen de color (no pigmentados) porque los genes que producen el pigmento fueron desactivados en la etapa temprana del desarrollo.

ninguno de nuestros parientes tuvo. Aunque algunas de esas mutaciones alteran el fenotipo, la mayoría no son notorias porque son recesivas.

Las mutaciones que ocurren en las células del cuerpo (células somáticas) no se transfieren a la descendencia. Sin embargo, esas mutaciones son de preocupación porque las mutaciones somáticas y el cáncer están muy relacionados. Muchos mutágenos también son **cancerígenos**, es decir agentes causantes de cáncer.

Repaso

- ¿Cuáles son los principales tipos de mutaciones?
- ¿Qué efectos tiene cada tipo de mutación sobre el producto polipeptídico elaborado?

RESUMEN: ENFOQUE EN LOS OBJETIVOS DE APRENDIZAJE

13.1 *(página 283)*

1 Resumir las primeras evidencias que indican que la mayoría de los genes especifican la estructura de proteínas.

- El trabajo de Garrod sobre errores congénitos del metabolismo proporcionó evidencia de que los genes especifican proteínas. Garrod estudió una rara enfermedad genética llamada **alcaptonuria** y supuso que a las personas que padecían esta enfermedad les faltaba la enzima que normalmente oxida el ácido homogentísico.

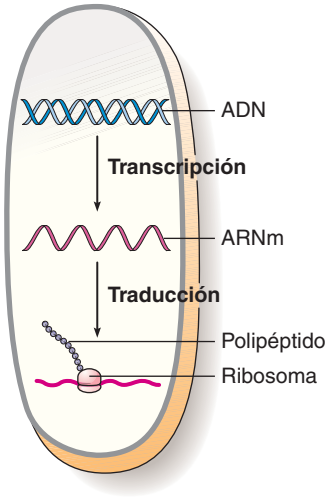
2 Describir los experimentos de Beadle y Tatum con la *Neurospora*.

- Beadle y Tatum expusieron las esporas de *Neurospora* a rayos X o a radiación ultravioleta para inducir cepas mutantes, y después identificaron cepas que portaban una mutación que impide a los mohos producir un químico esencial para el crecimiento. Su trabajo reveló que cada cepa mutante tuvo una mutación en sólo un gen y que cada gen sólo afectó a una enzima.

13.2 *(página 285)*

3 Esbozar el flujo de información genética en células, del ADN al ARN y de éste al polipéptido.

- El proceso mediante el cual la información codificada en el ADN especifica las secuencias de aminoácidos en proteínas implica transcripción y traducción. Durante la **transcripción**, se sintetiza una molécula de ARN complementaria a la cadena molde de ADN (codificante). Las moléculas del **ARN mensajero (ARNm)** contienen información que especifica las secuencias de aminoácidos de cadenas polipeptídicas.
- Durante la **traducción**, se sintetiza una cadena polipeptídica especificada por el ARNm. Cada secuencia de tres bases nucleótidas en el ARNm constituye un **codón**, que especifica un aminoácido en la cadena polipeptídica, o una señal de inicio o de parada. La traducción requiere ARNt y maquinaria celular, incluyendo ribosomas.



4 Comparar las estructuras del ADN y del ARN.

- Al igual que el ADN, el ARN está formado de subunidades nucleótidas. Sin embargo, en el ARN cada subunidad contiene el azúcar **ribosa**, una base (**uracilo**, adenina, guanina, o citosina) y tres fosfatos. Al igual que el ADN, las subunidades de ARN están covalentemente unidas por acoplamientos 5′ ⟶ 3′ para formar una estructura alternante de azúcar fosfato.

5 Explicar por qué se dice que el código genético es redundante y virtualmente universal y analizar cómo pueden reflejar esas características su historia evolutiva.

- El **código genético** se lee del ARNm como una serie de codones que especifican una sola secuencia de aminoácidos. El código genético es redundante porque algunos aminoácidos son especificados por más de un codón. Sólo unas pocas variaciones menores son excepciones al código genético que se encuentra en todos los organismos, sugiriendo firmemente que todos los organismos son descendientes de un ancestro común.

13.3 *(página 288)*

6 Comparar los procesos de transcripción y la replicación del ADN, identificando similitudes y diferencias.

- Las **ARN polimerasas**, implicadas en la síntesis de ARN, tienen muchas similitudes con las ADN polimerasas implicadas en la replicación de ADN. Ambas enzimas realizan la síntesis en la dirección 5′ ⟶ 3′. Ambas utilizan nucleótidos con tres grupos fosfato como sustratos, removiendo dos de los fosfatos conforme los nucleótidos son covalentemente acoplados al extremo 3′ de la cadena recién sintetizada.
- Así como las cadenas emparejadas de ADN son **antiparalelas,** la cadena molde del ADN (codificante) y su cadena de ARN complementaria son antiparalelas. Como resultado, la cadena molde de ADN (codificante) se lee en su dirección 3′ ⟶ 5′, mientras que el ARN se sintetiza en su dirección 5′ ⟶ 3′.
- Las mismas reglas de emparejamiento de bases son seguidas como en la replicación de ADN, excepto que el uracilo se sustituye por timina.

CENGAGENOW™ **Observe el desenvolvimiento de la transcripción, haciendo clic sobre la figura en CengageNOW.**

7 Comparar ARNm bacterianos y eucariotas, y explicar el significado funcional de sus diferencias estructurales.

- Los genes eucariotas y sus moléculas de ARNm son más complicados que los de bacterias. Después de la transcripción, se agrega una **caperuza 5′** (un trifosfato de guanosina modificado) al extremo 5′ de una molécula de ARNm eucariota. La molécula también tiene una **cola de poliA** de nucleótidos que contiene adenina en el extremo 3′. Esas modificaciones pueden proteger de su degradación a las moléculas de ARNm eucariota, dándoles una mayor vida media que el ARNm bacteriano.
- En muchos genes eucariotas, las regiones codificantes, llamadas **exones**, son interrumpidas por regiones no codificantes, llamadas **intrones**. Los exones e intrones son transcritos, pero los intrones son posteriormente eliminados del **pre-ARNm** original, y los exones son empalmados juntos para producir una continua secuencia codificante para el polipéptido.

13.4 *(página 293)*

8 Identificar las características del ARNt que son importantes en la decodificación de la información genética y su conversión en "lenguaje de proteína".

- Los **ARN de transferencia (ARNt)** son las moléculas "decodificantes" en el proceso de traducción. Cada molécula de ARNt es específica para sólo un aminoácido. Una parte de la molécula de ARNt contiene un **anticodón**

que es complementario a un codón de ARNm. Adherido a un extremo de la molécula de ARNt está el aminoácido determinado por el codón de ARNm complementario.

9 Explicar cómo funcionan los ribosomas en la síntesis de polipéptidos.

- Cada **ribosoma** está hecho de una subunidad grande y una pequeña; cada subunidad contiene **ARN ribosómico (ARNr)** y muchas proteínas. Los ribosomas acoplan los ARNt a sus propios codones en el ARNm, y catalizan la formación de enlaces peptídicos entre aminoácidos, y reordenan cromosómicamente al ARNm para que pueda leerse el próximo codón.

CENGAGENOW™ **Aprenda más acerca de la estructura de los ribosomas, haciendo clic sobre la figura en CengageNOW**

10 Describir los procesos de iniciación, elongación y terminación en la síntesis de polipéptidos.

- La **iniciación** es la primera etapa de la traducción. Los **factores de iniciación** se unen a la subunidad ribosómica menor, que a su vez se une al ARNm en la región de AUG, el **codón iniciador**. El **iniciador ARNt** se une al codón iniciador, seguido por la unión a la subunidad ribosómica grande.
- La **elongación** es un proceso cíclico en el cual los aminoácidos son agregados uno por uno a la cadena polipeptídica en crecimiento. La elongación procede en la dirección 5′ ⟶ 3′ a lo largo del ARNm.
- **Terminación**, la etapa final de la traducción, ocurre cuando el ribosoma llega a uno de los tres **codones de parada**. El sitio A se une a un **factor de liberación**, que desencadena la liberación de la cadena polipeptídica completada y la disociación de la estructura de traducción.

CENGAGENOW™ **Conozca más acerca de síntesis proteínicas, haciendo clic sobre la figura en CengageNOW.**

13.5 *(página 297)*

11 Describir un polirribosoma en células bacterianas.

- A diferencia de los procesos en células eucariotas, la transcripción y la traducción están acopladas en las células bacterianas. Los ribosomas bacterianos se unen al extremo 5′ del ARNm en crecimiento e inician la traducción antes de que el mensaje esté completamente sintetizado. Cerca de 15 ribosomas pueden unirse a un solo ARNm, formando un **polirribosoma**.

12 Analizar brevemente el ARN de interferencia.

- El **ARN de interferencia (ARNi)** ocurre cuando pequeñas moléculas de ARN, como los **ARN interferentes pequeños (ARNip)** y los **microARN (miARN)** interfieren con la expresión de genes o sus ARN transcritos.

13 Describir los retrovirus y la enzima transcriptasa inversa.

- Los **retrovirus** son virus que sintetizan ADN a partir de un molde de ARN. En los retrovirus el flujo de información genética es invertido por la enzima **transcriptasa inversa**. El HIV-1, el virus que causa el SIDA, es un retrovirus.

13.6 *(página 300)*

14 Dar ejemplos de las diferentes clases de mutaciones que afectan la secuencia de bases de ADN y explicar los efectos que cada una tiene sobre el polipéptido producido.

- Una **sustitución de pares de base** es una **mutación** que puede alterar o destruir la función de una proteína si un codón cambia de manera que especifique un diferente aminoácido (una **mutación de sentido** erróneo o **equivocado**) o se convierte en un codón de parada (una **mutación sin sentido**)
- La inserción o eliminación de uno o más pares de bases en un gen invariablemente destruye la función de esa proteína lo que resulta en una **mutación del cambio del marco de lectura**, que cambia el codón de secuencias descendientes de la mutación.
- Un tipo de mutación es causado por secuencias de ADN móviles, conocidas como **transposones**, que "saltan" en medio de un gen. Muchos transposones son **retrotransposones**, que se replican formando un ARN intermedio; la **transcriptasa inversa** los convierte a su original secuencia de ADN antes de que salten en un gen.

CENGAGENOW™ **Aprenda más acerca de mutaciones, haciendo clic sobre la figura en CengageNOW.**

EVALÚE SU COMPRENSIÓN

1. Beadle y Tatum (a) predijeron que las moléculas de ARNt tendrían anticodones (b) descubrieron la enfermedad genética alcaptonuria (c) demostraron que la enfermedad genética conocida como anemia falciforme es causada por un cambio en un solo aminoácido en una cadena polipeptídica de hemoglobina (d) elaboraron el código genético (e) estudiaron la relación entre genes y enzimas en la *Neurospora*.

2. ¿Cuál es el orden correcto del flujo de información en células bacterianas y eucariotas? (a) ADN ⟶ ARNm ⟶ proteína (b) proteína ⟶ ARNm ⟶ ADN (c) ADN ⟶ proteína ⟶ ARNm (d) proteína ⟶ ADN ⟶ ARNm (e) ARNm ⟶ proteína ⟶ ADN

3. Durante la transcripción, ¿cuántas bases nucleótidas de ARN normalmente son codificadas por una secuencia de 99 bases nucleótidas de ADN? (a) 297 (b) 99 (c) 33 (d) 11 (e) es imposible responder con la información dada.

4. El código genético se define como una serie de _____ en _____. (a) anticodones; ARNt (b) codones; ADN (c) anticodones; ARNm (d) codones; ARNm (e) codones y anticodones; ARNr.

5. El ARN difiere del ADN en que la base _____ se sustituye por _____. (a) adenina; uracilo (b) uracilo; timina (c) guanina; uracilo (d) citosina; guanina (e)guanina; adenina

6. El ARN crece en la dirección _____, conforme la ARN polimerasa se mueve a lo largo de la cadena molde de ADN (codificante) en la dirección _____.
(a) 5′ ⟶ 3′; 3′ ⟶ 5′ (b) 3′ ⟶ 5′; 3′ ⟶ 5′
(c) 5′ ⟶ 3′; 5′ ⟶ 3′ (d) 3′ ⟶ 3′; 5′ ⟶ 5′
(e) 5′ ⟶ 5′; 3′ ⟶ 3′

7. ¿Cuál de los siguientes *no* está/están en una molécula de ARNm bacteriano? (a) codón de parada (b) secuencias líder ascendentes (c) secuencias de terminación o secuencias terminales descendentes (d) codón iniciador (e) secuencias promotoras

8. ¿Cuál de los siguientes/son típicamente eliminado(s) del pre-ARNm durante el procesamiento nuclear en eucariotas? (a) secuencias líder ascendentes (b) cola de poliA (c) intrones (d) exones (e) todo lo anterior

9. La función del ARNt es transportar (a) aminoácidos al ribosoma (b) aminoácidos al núcleo (c) factores de iniciación al ribosoma (d) ARNm al ribosoma (e) factores de liberación al ribosoma.

10. Suponga que mezcla los siguientes componentes de síntesis proteínicas en un tubo de prueba: aminoácidos de un conejo; ribosomas de un perro; ARNt de un ratón; ARNm de un chimpancé; y enzimas necesarias más una fuente de energía de una jirafa. Si ocurre la síntesis proteínica, ¿la proteína de qué animal será elaborada? (a) conejo (b) perro (c) ratón (d) chimpancé (e) jirafa

11. La _____ cataliza la eliminación de intrones del pre-ARNm. (a) ribosoma (b) empalmeosoma (c) enzima ARN polimerasa (d) enzima sintetasa aminoacil ARNt (e) enzima transcriptasa inversa.

12. Una mutación sin sentido (a) causa que un aminoácido sea sustituido por otro en una cadena polipeptídica (b) resulta de la supresión de una o más bases, conduciendo a un cambio en el marco de lectura (c) resulta de la inserción de una o más bases, conduciendo a un cambio en el marco de lectura (d) resulta de la inserción de un transposón (e) normalmente resulta en la formación de una anormalmente corta cadena polipeptídica.

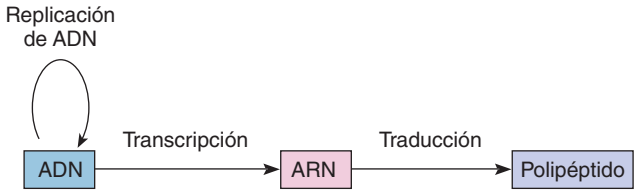
PENSAMIENTO CRÍTICO

1. Compare y contraste la formación de ARNm en células bacterianas y eucariotas. ¿Cómo afectan las diferencias la manera en que cada tipo de ARNm se traduce? ¿Alguno de estos sistemas tiene una ventaja obvia en términos de costos energéticos? ¿Cuál sistema ofrece más grandes oportunidades para control de la expresión génica?

2. Los biólogos supusieron que los transposones a la larga pierden la habilidad para replicar y por lo tanto permanecen inmersos en el ADN sin moverse alrededor. Con base en lo aprendido en este capítulo, proponga una posible razón para esta pérdida.

3. ¿Cómo se descifró el código genético?

4. Dibuje una flecha sobre esta figura para mostrar en dónde ocurre la transcripción inversa, catalizada por la enzima transcriptasa inversa. También, muestre en dónde están implicadas las enzimas ADN polimerasa, ARN polimerasa, y peptidil transferasa.



5. **ANÁLISIS DE DATOS.** Suponga que está repitiendo el clásico experimento de Beadle y Tatum en el laboratorio de biología. Primero, expondrá las esporas de *Neurospora* a rayos X, para establecer un cultivo de una espora irradiada, y después las cultivará en (1) un medio mínimo más vitaminas, (2) un medio mínimo más aminoácidos, y (3) un medio mínimo. Interprete sus resultados si el hongo crece en los *tres* medios. Interprete sus resultados si el moho no crece en *ninguno* de los medios.

6. **VÍNCULO CON LA EVOLUCIÓN.** Como los intrones están presentes en todas las eucariotas y en pocas procariotas, los biólogos supusieron que los intrones evolucionaron muy pronto en la historia de la vida. Si eso es cierto, sugiera por qué la mayoría de las procariotas que viven actualmente perdieron la mayor parte de sus intrones durante el curso evolutivo.

CENGAGENOW™ **Preguntas adicionales están disponibles en CengageNOW en www.cengage.com/login.**

14 Regulación génica

Cortesía de David J. Goldhamer, University of Connecticut

Expresión de genes específicos en un embrión de ratón. Este embrión de ratón de 13.5 días de desarrollo, ha sido genéticamente modificado para que las células que transcriben y expresan el gen miogénico se tiñan de azul. El gen miogénico se expresa solamente en aquellas células del embrión que darán lugar a tejido muscular. (El periodo de gestación de un ratón es de 18 a 20 días).

CONCEPTOS CLAVE

14.1 Las células regulan qué genes se expresarán y cuándo. La regulación de genes en las bacterias es principalmente en respuesta a los estímulos del medio ambiente; la regulación de genes en eucariotas ayuda a mantener la homeostasis celular.

14.2 La regulación génica en las bacterias se produce principalmente en el nivel de transcripción o transcripcional; el control de la transcripción puede ser positivo o negativo.

14.3 La regulación génica en eucariotas ocurre en los niveles de transcripción, postranscripción, traducción, y postraducción.

Cada tipo de célula en un organismo multicelular tiene una forma característica, realiza actividades muy específicas, y produce un grupo distinto de proteínas. Sin embargo, con pocas excepciones, todas las células de un organismo contienen la misma información genética. ¿Por qué, entonces, no son células idénticas en su estructura, composición molecular y función? Las células difieren porque la expresión génica está controlada, y sólo ciertos subgrupos de la información genética total se expresan en alguna célula dada (vea la fotografía).

¿Qué mecanismos controlan la expresión génica? Considere un gen codificante de una proteína que es una enzima. Expresar ese gen implica tres etapas básicas: la transcripción del gen para formar el ARN mensajero (ARNm), la traducción del ARNm en una proteína, y la activación de la proteína para que pueda catalizar una reacción específica en la célula.

Así, la expresión génica resulta de una serie de procesos, cada uno de los cuales se regula de muchas maneras. Los mecanismos de control utilizan varias señales, algunas se originan dentro de la célula y otras proceden de otras células o del medio ambiente. Estas señales interactúan con el ADN, el ARN o las proteínas.

Los mecanismos que regulan la expresión génica incluyen el control de la cantidad de ARNm transcrito, la velocidad de traducción del ARNm, y la actividad del producto proteico. Estos controles se realizan de varias maneras. Por ejemplo, tanto la velocidad de transcripción como la velocidad de degradación del ARNm controlan la cantidad de ARNm disponible.

Aunque las bacterias no son multicelulares, la regulación de la expresión génica es también esencial para su supervivencia. La regulación génica en las bacterias con frecuencia implica controlar la transcripción de genes cuyos productos están implicados en el uso de los recursos. En las eucariotas, por el contrario, el ajuste fino de los sistemas de control se produce en *todos* los niveles de regulación génica. Implicar a todos los niveles de la regulación génica es coherente con la mayor complejidad de las células eucariotas y la necesidad de controlar el desarrollo de los organismos multicelulares.

14.1 REGULACIÓN GÉNICA EN BACTERIAS Y EUCARIOTAS: UNA VISIÓN GENERAL

OBJETIVO DE APRENDIZAJE

1 Explicar por qué las células bacterianas y eucariotas tienen diferentes mecanismos de regulación génica.

Las células bacterianas y eucariotas utilizan mecanismos de regulación génica claramente diferentes, con base en las necesidades específicas del organismo. Las células bacterianas pueden existir independientemente y cada célula realiza todas sus funciones esenciales. Debido a que crecen de manera rápida y tienen tiempos relativamente cortos entre los eventos de la división celular, las bacterias transportan menos componentes químicos.

La expresión de los genes bacterianos se produce cuando esto contribuye a su adaptación al medio ambiente, incluyendo el aprovechamiento de cualquier alimento que pudiera estar presente en los alrededores. El principal requerimiento de la regulación génica bacteriana es la producción de enzimas y otras proteínas cuando éstas las necesitan; en este proceso el **control a nivel transcripcional** es el mecanismo más eficiente.

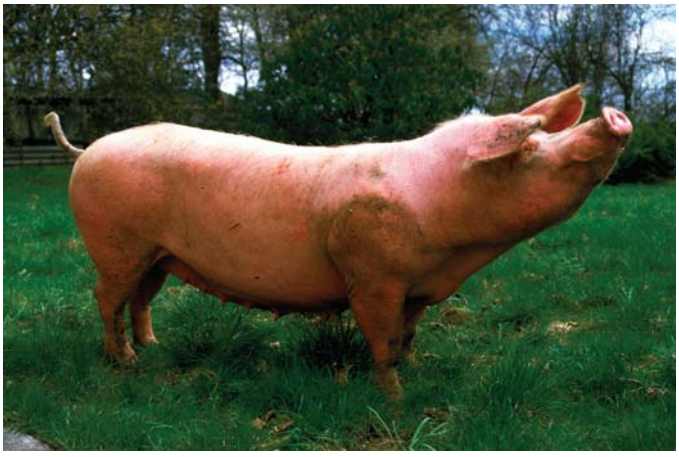
La organización en grupos de genes relacionados que se activan o desactivan rápidamente como unidades, permite la síntesis sólo de los productos génicos necesarios en un momento determinado. Este tipo de regulación requiere de un flujo rápido de las moléculas de ARNm para evitar la acumulación de mensajes y la traducción cuando ya no sean necesarios. Las bacterias rara vez regulan los niveles de las enzimas que se necesitan para la degradación de las proteínas. Una vez que termina la síntesis de una proteína, las moléculas de proteína previamente sintetizadas se diluyen de modo tan rápido en las divisiones celulares posteriores que degradarlos no suele ser necesario. Sólo cuando las células están hambrientas o privadas de los aminoácidos esenciales, las enzimas digestivas de proteínas realizan el reciclaje de los aminoácidos mediante la degradación de proteínas no necesarias para la supervivencia.

Las células eucariotas realizan la regulación génica para satisfacer diferentes necesidades. . En ellas predomina el control a nivel transcripcional, pero en los otros niveles también son muy importantes, sobre todo en los organismos multicelulares, cuyos grupos de células cooperan entre sí en la división del trabajo global. Debido a que un solo gen es regulado mediante diferentes mecanismos en distintos tipos de células, la regulación génica eucariota es compleja.

Las células eucariotas suelen tener una larga vida útil durante la cual puede ser necesario mantener la homeostasis mientras responde a muchos estímulos diferentes. La síntesis de nuevas enzimas no ocurre necesariamente cada vez que las células responden a un estímulo, sino que, en muchos casos las enzimas preformadas y otras proteínas se transforman rápidamente de un estado inactivo a uno activo. Algunas células tienen un gran almacén de ARN mensajero inactivo; por ejemplo, el ARNm de un óvulo se activa únicamente cuando el óvulo es fecundado.

Gran parte de la regulación génica en los organismos multicelulares se centra en la expresión diferencial de genes en las células de diversos tejidos. Cada tipo de célula tiene ciertos genes activos y otros que nunca serán utilizados. Por ejemplo, las células rojas de la sangre (eritrocitos) en su estado de madurez, producen la proteína hemoglobina que transporta el oxígeno, mientras que las células musculares (miocitos) nunca producirán hemoglobina, pero producen la mioglobina, una proteína relacionada que está codificada por un gen diferente y que almacena oxígeno en los tejidos musculares. Al parecer, las ventajas selectivas de la cooperación celular en eucariotas multicelulares superan con creces las desventajas de llevar una carga de genes inactivos durante muchas divisiones celulares.

El cerdo doméstico es otro ejemplo de cómo la regulación génica en los organismos multicelulares afecta la expresión en diferentes tejidos. En 2003, los biólogos reportaron los detalles de una mutación genética en los cerdos que promueve un mayor desarrollo del tejido muscular (**FIGURA 14-1**). La mutación se encuentra en un gen, denominado **factor de crecimiento insulínico tipo 2 (*IGF2*)**, que codifica para una proteína producida por el músculo y el tejido hepático. Los biólogos encontraron que una *mutación por cambio de base* (vea el capítulo 13) en el gen *IGF2* hace al gen 3 veces más activo en los músculos de cerdo, dando lugar a



H. Schwind/Okapia/Science Photo Library/Photo Researchers, Inc.

FIGURA 14-1 Un cerdo magro con una mutación en el gen *IGF2*
Hace años, los granjeros descubrieron un cerdo con más músculo y menos grasa. Criaron de manera selectiva este cerdo, y hoy en día la mayoría de las poblaciones de cerdos comerciales tienen la mutación que confiere esa característica. La mutación, que fue identificada recientemente como una sustitución de un nucleótido guanina por un nucleótido adenina, se produce en una región no codificante de proteínas del gen *IGF2*.

carne más magra. Sin embargo, la mutación no cambia la expresión del gen en las células hepáticas. Curiosamente, esta mutación no está en la región codificante de proteínas del gen, sino en una región codificante no proteica y probablemente reguladora.

Repaso

- ¿Cuál es el mecanismo más eficiente de regulación génica en las bacterias?
- ¿Cómo contrasta la regulación génica en procariotas con respecto a las eucariotas?

14.2 REGULACIÓN GÉNICA EN LAS BACTERIAS

OBJETIVOS DE APRENDIZAJE

2 Definir *operón* y explicar las funciones de las regiones del operador y del promotor.
3 Distinguir entre los genes constitutivos, inducibles y reprimibles.
4 Diferenciar entre el control positivo y negativo, y mostrar cómo funcionan ambos tipos de control en la regulación del operón *lac*.
5 Describir los tipos de control postranscripcional en las bacterias.

La bacteria *Escherichia coli* es común en los intestinos de los humanos y otros mamíferos. Tiene 4288 genes codificantes de proteínas, de las cuales, aproximadamente el 60% cumple funciones conocidas. Algunos de estos genes codifican proteínas que la bacteria necesita permanentemente (como las enzimas implicadas en la glucólisis). Estos genes, que son transcritos constantemente, se denominan **genes constitutivos**, y los biólogos los describen como *expresados constitutivamente*. Otras proteínas son necesarias sólo cuando la bacteria crece bajo ciertas condiciones.

Por ejemplo, las bacterias que viven en el colon de una vaca adulta no son expuestas normalmente a la lactosa del azúcar de la leche, un disacárido. Sin embargo, si estas bacterias se encontraran en el colon de un ternero, tendrían lactosa disponible como una posible fuente de energía. Esta situación presenta un dilema. ¿Debería una célula bacteriana invertir su energía y material genético para producir las enzimas que metabolizan la lactosa en caso de que se encontraran en el sistema digestivo de un ternero? Tenga en cuenta que si las células de *E. coli* no pueden producir dichas enzimas, podrían pasar hambre en medio de un suministro abundante de alimentos. Así que, para mantener su funcionamiento, la *E. coli* regula la producción de muchas enzimas que se requieren para utilizar eficientemente las moléculas orgánicas disponibles, en este caso la lactosa.

La actividad metabólica de la célula se controla de dos maneras: regulando la *actividad* de ciertas enzimas (de la misma forma que trabaja eficientemente una molécula enzimática) y (o) por la regulación del *número* de moléculas enzimáticas presentes en cada célula. Algunas enzimas están reguladas mediante los dos tipos de mecanismos.

Una célula de *E. coli* que crece en un medio rico en glucosa necesita 800 enzimas diferentes, aproximadamente para cumplir su actividad metabólica. Algunas de estas enzimas están presentes en gran número, mientras que de otras sólo se requieren pocas moléculas. Para que la célula funcione de manera correcta, la cantidad de cada enzima se debe controlar eficazmente.

Las bacterias responden a las condiciones ambientales cambiantes. Si se agrega lactosa a un cultivo de células de *E. coli*, rápidamente se sintetizan las tres enzimas necesarias para metabolizar la lactosa. Las bacterias responden de manera tan eficiente porque los genes relacionados funcionalmente, como los tres genes implicados en el metabolismo de la lactosa, se regulan en conjunto en complejos genéticos llamados *operones*.

Los operones en las bacterias facilitan el control coordinado de genes relacionados funcionalmente

A los investigadores franceses François Jacob y Jacques Monod se les reconoce la primera demostración, en 1961, de la regulación génica a nivel bioquímico, con base en sus precisos estudios sobre los genes que codifican las enzimas que metabolizan la lactosa. En 1965, recibieron el Premio Nobel de Fisiología o Medicina por sus descubrimientos relacionados con el control genético de las enzimas.

Para utilizar lactosa como fuente de energía, las células de *E. coli* realizan primero la separación del azúcar en los monosacáridos glucosa y galactosa, utilizando la enzima β-galactosidasa. Otra enzima convierte la galactosa en glucosa, y las enzimas en la ruta de la glucólisis, degradan finalmente las dos moléculas de glucosa resultantes (vea el capítulo 8).

Las células de *E. coli* que crecen en glucosa producen muy poca enzima β-galactosidasa. Sin embargo, cada célula cultivada en lactosa como la única fuente de carbono tiene varios miles de moléculas de β-galactosidasa, que representan alrededor del 3% de proteína total de la célula. Las cantidades de otras dos enzimas, la lactosa permeasa, y galactósido transacetilasa, también aumentan cuando las células se cultivan en lactosa. La célula necesita permeasa para transportar lactosa eficientemente a través de la membrana plasmática bacteriana; sin ella, sólo pequeñas cantidades de lactosa entran en la célula. La transacetilasa puede funcionar en un aspecto menor en el metabolismo de la lactosa, aunque su función no es clara todavía.

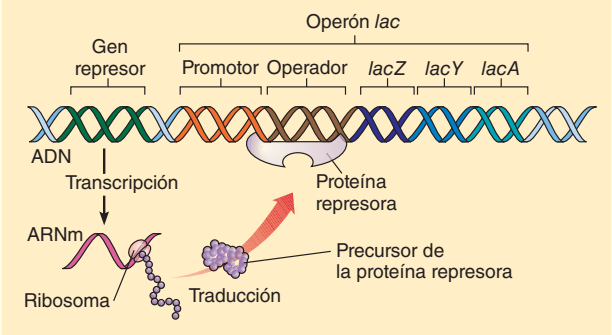
Jacob y Monod identificaron cepas mutantes de *E. coli* en las que un único defecto genético eliminaba a las tres enzimas. Este descubrimiento, junto con otra información, condujo a los investigadores a la conclusión de que las secuencias del ADN que codifican a las tres enzimas están ligadas como una unidad en el ADN bacteriano y son controladas por un mecanismo común. Cada secuencia codificante de la enzima es un **gen estructural**. Jacob y Monod acuñaron el término **operón** para un complejo de genes, o grupo de genes estructurales con funciones relacionadas, que están estrechamente ligados a las secuencias de ADN responsables de su control. Los genes estructurales del operón *lac* (operón lactosa), *LacZ*, *LacY*, y *LacA*, codifican la β-galactosidasa, la lactosa permeasa, y la transacetilasa, respectivamente (**FIGURA 14-2**).

La transcripción del operón *lac* comienza cuando la ARN polimerasa se une a una única región del **promotor** *corriente arriba* de las secuencias codificantes. Entonces procede a transcribir el ADN, formando una molécula de ARNm única que contiene la información que codifica las tres enzimas. Cada secuencia codificante de las enzimas en este ARNm contiene su propio codón de inicio y de parada, por lo que el ARNm se traduce para formar tres polipéptidos separados. Debido a que las tres enzimas se traducen de la misma molécula de ARNm, la síntesis se coordina activando o desactivando un único "interruptor" molecular.

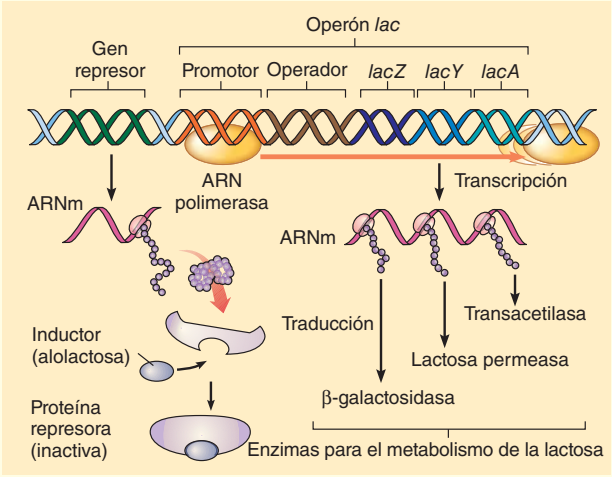
El interruptor que controla la síntesis de ARNm es el **operador**, que es una secuencia de bases corriente arriba (ascendentes) del primer gen estructural en el operón. En ausencia de lactosa, **una proteína represora** llamada **represora de lactosa** se une firmemente al operador. La ARN polimerasa se une al promotor, pero está bloqueada para transcribir los genes codificantes de proteínas del operón *lac*.

La proteína represora de lactosa está codificada por un **gen represor**, que en este caso es un gen estructural adyacente localizado corriente arriba del sitio promotor. A diferencia de los genes del operón *lac*, el gen

PUNTO CLAVE **Los genes estructurales del operón *lac*, son controlados en forma coordinada y se transcriben en la misma cadena de ARNm.**



(a) Lactosa ausente. En ausencia de lactosa, una proteína represora, codificada por un gen adyacente, se une a una región conocida como del operador, bloqueando así la transcripción de los genes estructurales.



(b) Lactosa presente. Cuando la lactosa está presente, se convierte a alolactosa, que se une al represor en un sitio alostérico, alterando la estructura de la proteína por lo que ya no se une al operador. Como resultado, la ARN polimerasa puede transcribir los genes estructurales.

FIGURA 14-2 ***Animada*** El operón *lac*

represor es de expresión constitutiva y por lo tanto, se transcribe en forma constante; la célula produce continuamente pequeñas cantidades de la proteína represora.

La proteína represora se une específicamente a la secuencia del operador *lac*. Cuando las células crecen en ausencia de lactosa, una molécula represora casi siempre ocupa el sitio del operador. Cuando el sitio del operador está brevemente libre del represor, la célula sintetiza una pequeña cantidad de ARNm. Sin embargo, la célula sintetiza muy pocas moléculas enzimáticas porque el ARNm de *E. coli* se degrada rápidamente (tiene una vida media de aproximadamente 2 a 4 minutos).

La lactosa *induce* o "activa" la transcripción del operón *lac*, porque la proteína represora de lactosa contiene una segunda región funcional (un *sitio alostérico*, vea el capítulo 7) separada de su sitio de unión al ADN. Este sitio alostérico se une a la alolactosa, un isómero estructural hecho de lactosa. Si la lactosa se encuentra en el medio de crecimiento, algunas moléculas entran en la célula y se convierten en alolactosa por las pocas moléculas de β-galactosidasa presentes. La unión de una molécula de alolactosa al represor altera la forma de la proteína, de manera que su sitio de unión al ADN ya no reconoce al operador. Cuando las moléculas represoras tienen alolactosa unidas a ellas y por lo tanto se inactivan, la ARN polimerasa transcribe activamente los genes estructurales del operón.

La célula de *E. coli* continúa produciendo β-galactosidasa y las otras enzimas del operón *lac* hasta que se consume prácticamente toda la lactosa. Cuando el nivel intracelular de la lactosa cae, también lo hace la concentración de alolactosa. Por lo tanto, la alolactosa se disocia de la proteína represora, que luego asume una forma que le permite al represor unirse a la región del operador y cerrar la transcripción del operón.

Jacob y Monod aislaron mutantes genéticos para el estudio del operón *lac*

¿Cómo explicaron Jacob y Monod el funcionamiento del operón *lac*? Su método implicó el uso de cepas mutantes, que continúan siendo en la actualidad una herramienta esencial para los investigadores que intentan desentrañar los componentes de los distintos sistemas de regulación génica. Los cruces genéticos de cepas mutantes les permiten a los investigadores determinar las posiciones en el mapa (orden lineal) de los genes en el ADN, e inferir las funciones normales del gen estudiando lo que sucede cuando se están perdiendo o alterando. Los investigadores suelen combinar esta información con los resultados de los estudios bioquímicos directos.

Jacob y Monod dividieron sus cepas mutantes en dos grupos, en función de si una mutación particular afectó sólo a una enzima o, a las tres (**FIGURA 14-3**). En un grupo, sólo una enzima de las tres, β-galactosidasa, lactosa permeasa, o galactósido transacetilasa, resultó afectada. Posteriores estudios de mapeo de genes mostraron que éstas fueron mutaciones en los genes estructurales localizados uno junto al otro en una secuencia lineal (adyacentes).

Jacob y Monod también estudiaron mutantes reguladores en los que una sola mutación afectaba la expresión de las tres enzimas. Algunos de los mutantes reguladores transcribieron los genes estructurales del operón *lac* a una velocidad significativa, incluso en ausencia de lactosa, haciendo que la célula perdiera energía en la producción de enzimas innecesarias. Un grupo de estas mutaciones tenían posiciones en el mapa genómico afuera del operón *lac*. Jacob y Monod formularon la hipótesis de la existencia de un gen represor que codifica para una molécula represora (más tarde resultó ser una proteína). Aunque el defecto específico puede variar, los miembros de este grupo de mutantes producen represores defectuosos, por lo que ningún enlace para el operador *lac* y el promotor tienen lugar, y el operón *lac* se expresa constitutivamente.

En cambio, algunos mutantes reguladores fracasaron en transcribir el operón *lac* incluso cuando la lactosa estaba presente. Los investigadores encontraron que finalmente cada uno de estos genes anormales codifica para un represor con un sitio de unión anormal que impide a la alolactosa formar enlaces, aunque el represor aun podría unirse al operador. Una vez unido al operador, se mantuvo unido como un represor mutante, manteniendo el operón "desactivado".

Los genes responsables de otro grupo de mutantes reguladores tenían posiciones del mapa genómico dentro del operón *lac*, pero no implicaban directamente a ninguno de los tres genes estructurales. Jacob y Monod formularon la hipótesis de que los miembros de este grupo

PUNTO CLAVE Jacob y Monod analizaron las propiedades de varias cepas mutantes de *E. coli* para deducir la estructura y función del operón *lac*.

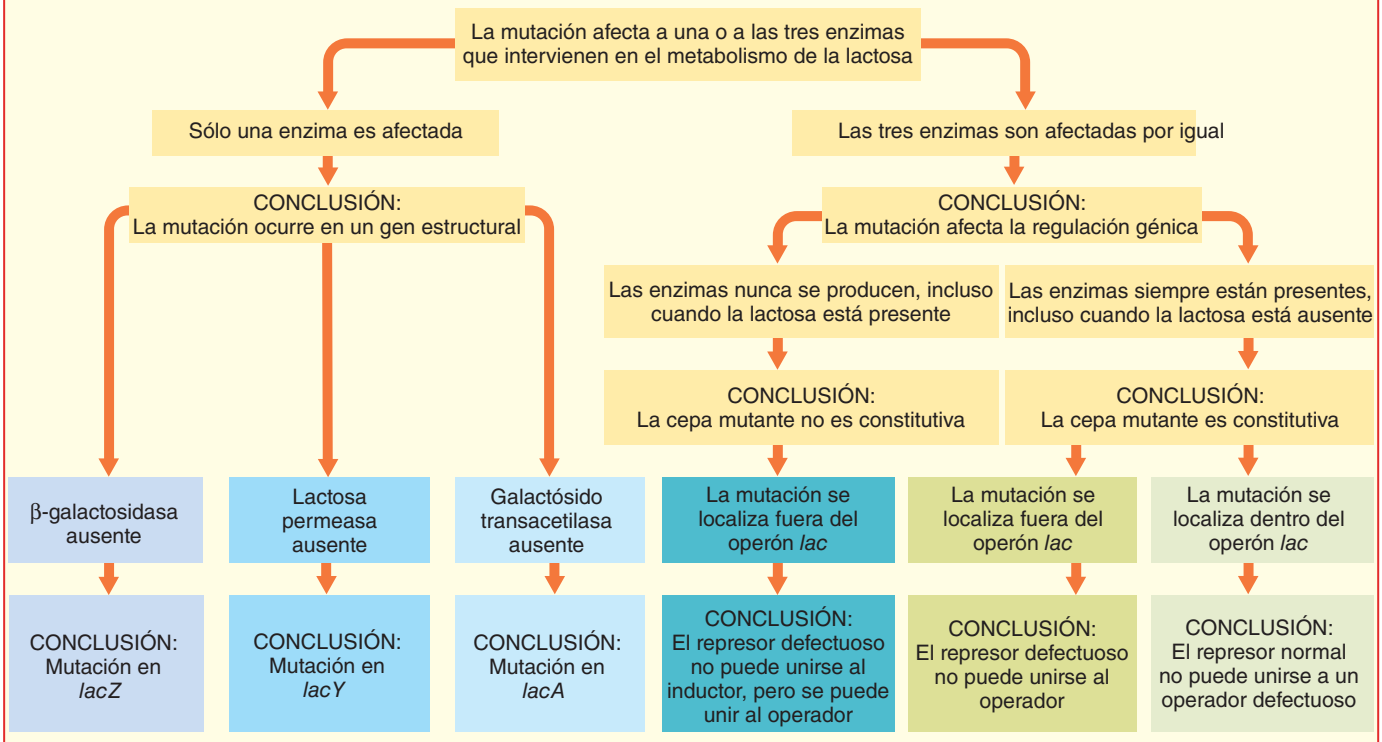


FIGURA 14-3 Caracterización genética y bioquímica del operón *lac*
El diagrama muestra cómo Jacob y Monod infirieron conclusiones basadas en sus resultados experimentales.

producían moléculas represoras normales pero tenían secuencias de operador anormales incapaces de unirse al represor.

Un gen inducible no se transcribe a menos que un inductor específico desactive a su represor

Los genetistas llaman al operón *lac* un **operón inducible**. Un represor normalmente controla un gen inducible u operón manteniéndolo "inactivo". La presencia de un **inductor** (en este caso, la alolactosa) inactiva al represor, permitiendo que el gen u operón sea transcrito. Los genes inducibles u operones generalmente codifican aquellas enzimas que hacen parte de las rutas catabólicas, las cuales descomponen moléculas para proporcionar tanto energía como componentes que se necesitan en las reacciones anabólicas. Este tipo de sistema de regulación le permite a la célula ahorrar el costo energético para hacer enzimas cuando no se dispone de sustratos sobre los que pueden actuar.

Un gen reprimible se transcribe a menos que un complejo represor-correpresor específico esté unido al ADN

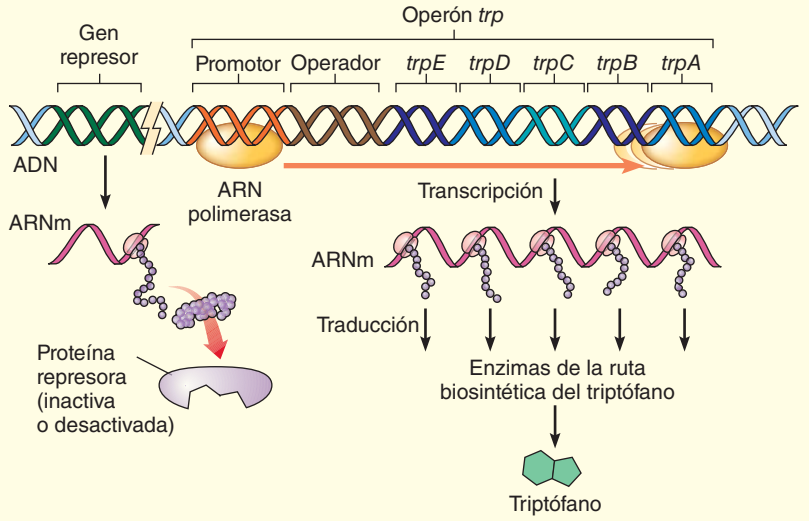
Otro tipo de sistema de regulación génica en las bacterias se asocia principalmente con las rutas anabólicas, incluye aquellas en las que las células sintetizan aminoácidos, nucleótidos, y otras moléculas biológicas esenciales de materiales más simples. Las enzimas codificadas por los genes reprimibles normalmente regulan estas rutas.

Los genes y **operones reprimibles** están por lo común en su forma "activa"; solamente se apagan o desactivan bajo ciertas condiciones. En la mayoría de los casos la señal molecular para la regulación de estos genes es el producto final de una ruta anabólica. Cuando el suministro del producto final (tal como un aminoácido) es bajo, todas las enzimas en la ruta se sintetizan activamente. Cuando los niveles intracelulares del producto final aumentan, la síntesis enzimática es reprimida. Debido a que la célula crece continuamente necesita compuestos como aminoácidos, el mecanismo más eficaz para la célula es mantener genes que controlan su producción activa, excepto cuando está disponible una gran cantidad del aminoácido. La capacidad de activar los genes inactivos previene a las células de una sobreproducción de aminoácidos y otras moléculas que son esenciales pero costosas de hacer en términos de energía.

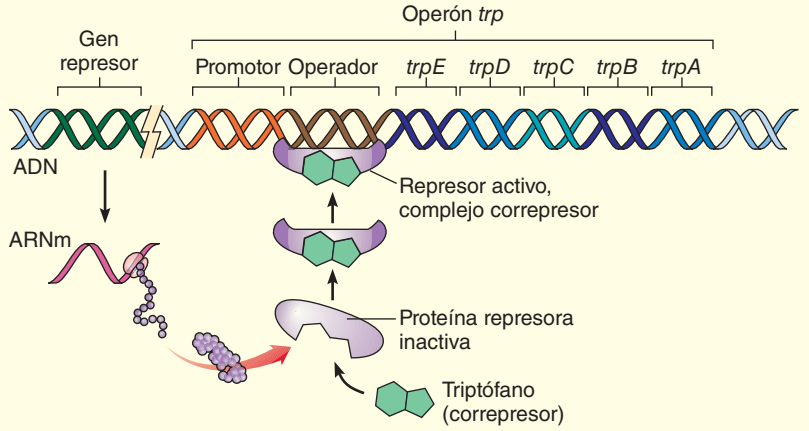
El operón *trp* (operón triptófano) es un ejemplo de un sistema reprimible. Tanto en la *E. coli* como en una bacteria relacionada, la *Salmonella*, el operón *trp* consta de cinco genes estructurales que codifican las enzimas que la célula necesita para sintetizar el aminoácido triptófano; estos genes se agrupan como una unidad transcripcional con un único promotor y un solo operador (**FIGURA 14-4a**). Un gen represor distante codifica una proteína represora difusible, que difiere del represor de lactosa en que la célula sintetiza una forma inactiva de éste, que no puede unirse a la región del operador del operón *trp*.

El sitio de unión al ADN del represor se hace efectivo sólo cuando el triptófano, su **correpresor**, se une a un sitio alostérico en el represor (**FIGURA 14-4b**). Cuando los niveles intracelulares de triptófano son bajos, la proteína represora está inactiva y no se puede unir a la región del operador del ADN. Las enzimas necesarias para la síntesis de triptófano se producen y la concentración intracelular de triptófano aumenta. Algu-

PUNTO CLAVE Los genes estructurales que codifican las enzimas para sintetizar el aminoácido triptófano están organizados en un operón reprimible.



(a) Niveles bajos de triptófano intracelular. La proteína represora es incapaz de impedir la transcripción de los genes estructurales del triptófano, debido a que no puede unirse al operador



(b) Niveles altos de triptófano intracelular. El aminoácido triptófano se une a un sitio alostérico de la proteína represora, cambiando su conformación. La forma activa resultante del represor se une a la región del operador, bloqueando la transcripción del operón hasta que el triptófano sea requerido de nuevo por la célula.

FIGURA 14-4 El operón *trp*

nas de ellas se unen al represor, alterando la forma del represor, de modo que se une firmemente al operador. Esto cambia al operón inactivo, bloqueando así la transcripción.

Los reguladores negativos inhiben la transcripción; los reguladores positivos estimulan la transcripción

Las características de los operones *lac* y *trp* que hemos descrito hasta ahora son ejemplos de **control negativo**, un mecanismo regulador de la expresión génica en el que la proteína reguladora de unión al ADN es un represor que desactiva o impide la transcripción del gen. El **control positivo**, es un mecanismo de la regulación génica, donde se unen al ADN, **proteínas activadoras** que estimulan la transcripción de un gen. El operón *lac* se controla por ambos, un regulador negativo (el represor de lactosa) y una proteína activadora que ejerce el control positivo.

El control positivo del operón *lac* requiere que la célula reconozca la ausencia del azúcar glucosa, que es el sustrato inicial en la ruta de la glucólisis. La lactosa, como la glucosa, experimenta su degradación gradual para generar energía. Sin embargo, ya que la glucosa es un producto de la hidrólisis catabólica de lactosa, es más fácil para las células de *E. coli* utilizar primero el suministro disponible de glucosa, evitándole a la célula el costo energético considerable al hacer enzimas adicionales como la β-galactosidasa (**FIGURA 14-5a**).

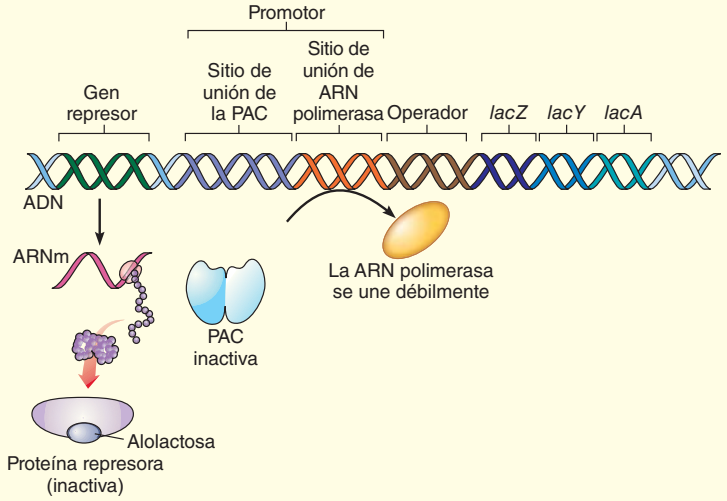
El operón *lac* tiene un elemento promotor muy ineficiente, es decir, tiene una baja afinidad por la ARN polimerasa, incluso cuando la proteína represora se desactiva. Sin embargo, una secuencia de ADN adyacente al sitio promotor es un sitio de unión para otra proteína reguladora, la **proteína activadora del catabolito (PAC)**. Cuando se activa, la PAC estimula la transcripción del operón *lac* y varios otros operones bacterianos.

En su forma activa, la PAC está sujeta a un sitio alostérico de **AMP cíclico**, o **AMPc**, una forma alternativa de monofosfato de adenosina. Examine la figura 3-25 para ver la estructura química del AMPc. A medida que las células utilizan la glucosa, los niveles de AMPc aumentan (**FIGURA 14-5b**). Después de que las moléculas de AMPc se unen a la PAC, el complejo activo resultante se adhiere al sitio de unión de la PAC cerca del promotor del operón *lac*. Esta unión de la PAC activa, provoca el plegamiento de la doble hélice del ADN (**FIGURA 14-6**), aumentando la afinidad de la región del promotor por la ARN polimerasa de modo que la velocidad de inicio de transcripción se acelera en presencia de lactosa. Por lo tanto, el operón *lac* es completamente activo sólo si hay lactosa disponible en el medio y los niveles de glucosa intracelular son bajos. La **TABLA 14-1** resume los controles de transcripción génica positivos y negativos, en las bacterias.

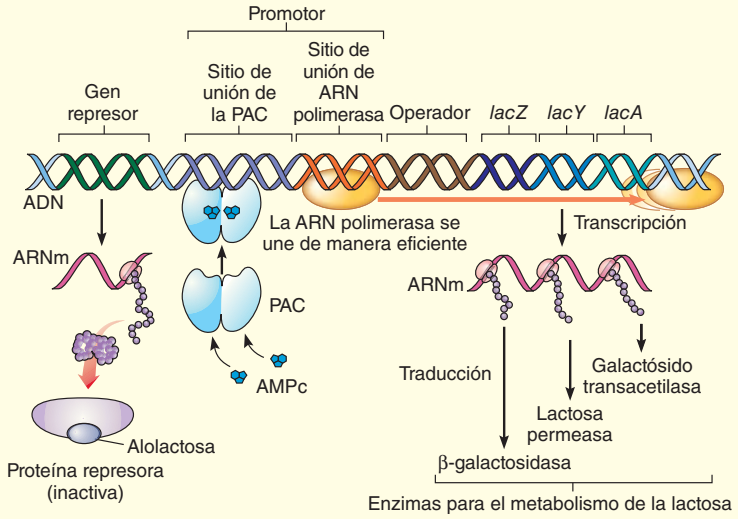
Los genes constitutivos se transcriben a diferentes velocidades

Muchos de los productos génicos codificados por el ADN de *E. coli* son necesarios sólo bajo ciertas condiciones ambientales o nutricionales. Como ya se ha visto, estos genes están regulados generalmente a nivel de transcripción. Se activan y desactivan conforme cambian las condiciones metabólicas y del medio ambiente. Por el contrario, los genes constitutivos son transcritos en forma continua, pero no son necesariamente transcritos (o sus ARNm, traducidos) con la misma velocidad. Algunas enzimas funcionan con mayor eficacia o son más estables que otras y por lo tanto están presentes en cantidades más pequeñas. Los genes constitutivos que codifican proteínas requeridas por la célula en grandes cantidades, por lo general tienen una mayor expresión, es decir, son transcritos más rápidamente que los genes codificadores de proteínas requeridas en pe-

PUNTO CLAVE El promotor de lactosa por sí mismo es débil y se une a la ARN polimerasa ineficientemente, incluso cuando el represor o inhibidor de lactosa está inactivo.



(a) Lactosa alta, glucosa alta, AMPc bajo. Cuando los niveles de glucosa son altos, los niveles del AMPc son bajos. La PAC está inactiva, y no puede estimular la transcripción, por tanto, ésta ocurre en un nivel bajo o no ocurre.



(b) Lactosa alta, glucosa baja, AMPc alto. Cuando las concentraciones de glucosa son bajas, cada polipéptido PAC tiene unido AMPc a su sitio alostérico. La forma activa de la PAC se une a la secuencia de ADN y la transcripción se activa.

FIGURA 14-5 Control positivo del operón *lac*

queñas cantidades. Los elementos promotores de estos genes controlan la velocidad de transcripción. Los genes constitutivos con promotores eficientes ("fuertes") se unen a la ARN polimerasa con mayor frecuencia y por lo tanto transcriben más moléculas de ARNm que aquellos genes con promotores ineficientes ("débiles").

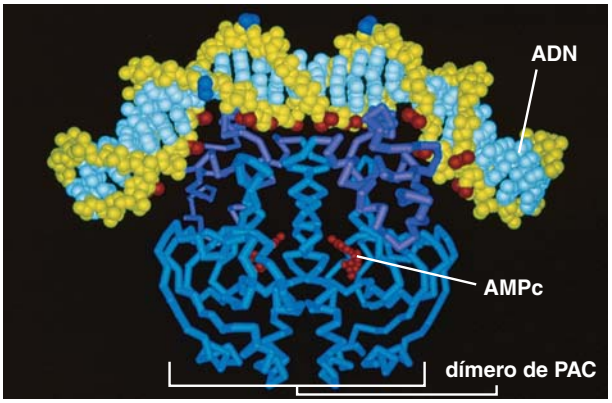
Los genes codificadores de proteínas represoras o activadoras que regulan enzimas metabólicas son generalmente constitutivos y elaboran sus productos proteicos de manera constante. Debido a que cada célula necesita general y relativamente pocas moléculas de cualquier represor específico o proteína activadora, los promotores para esos genes tienden a ser relativamente débiles.

Alguna regulación postranscripcional se produce en las bacterias

Como se ha mostrado, gran parte de la variabilidad en los niveles de proteína en *E. coli* está determinada por el control a nivel transcripcional. Sin embargo, los mecanismos de regulación después de la transcripción, conocidos como **controles postranscripcionales**, también se producen en varios niveles de expresión génica.

Los controles de traducción son un tipo de controles postranscripcionales que regulan la velocidad a la que se traduce una molécula de ARNm. Debido a que la vida útil de una molécula de ARNm en una célula bacteriana es muy corta, aquellas que se traducen de manera rápida producen más proteínas que una que lo hace lentamente. Algunas moléculas de ARNm en *E. coli* se traducen casi 1000 veces más rápido que otras moléculas de ARNm. Parece que la mayoría de las diferencias se deben a la velocidad a la que los ribosomas conectan el ARNm y comienzan la traducción.

Los controles postraduccionales actúan como interruptores que activan o desactivan una o más enzimas existentes, con lo que permiten que la célula responda a cambios en las concentraciones intracelulares de moléculas esenciales, como los aminoácidos. Un control postranscripcional común ajusta la velocidad de síntesis en una ruta metabólica a través de la **inhibición por retroalimentación**. Un ejemplo de la inhibición por retroalimentación se esquematiza en la figura 7-15. El producto final de una ruta metabólica se une a un sitio alostérico en la primera enzima de la ruta, desactivando temporalmente la enzima. Cuando la primera enzima en la ruta no funciona, todas las enzimas siguientes son privadas de sustratos. Observe que la inhibición por retroalimentación difiere de la represión causada por el triptófano analizado previamente. En ese caso, el producto final de la ruta (el triptófano) impide la formación de *nuevas* enzimas. La inhibición por retroalimentación actúa como un mecanismo de ajuste fino que regula la actividad de las enzimas *existentes* en una ruta metabólica.



Cortesía de S. C. Schultz, G. C. Shields, and T. A. Steitz, Yale University

FIGURA 14-6 La unión de la PAC al ADN

Esta imagen generada por computadora muestra la curva formada en la doble hélice del ADN cuando se une a la PAC. La PAC es un dímero formado por dos cadenas polipeptídicas idénticas, a cada una de las cuales se une una molécula de AMPc.

TABLA 14-1 Control transcripcional en bacterias*

Control negativo	Resultado
Genes inducibles	
Proteína represora sola Represor de lactosa solo	El represor activo desactiva el (los) gen(es) regulado(s). El operón *lac* no se transcribe
Proteína represora + inductor Represor de lactosa + alolactosa	El complejo represor-inductor inactivo es incapaz de desactivar el (los) gen(es) regulado(s). El operón *lac* se transcribe
Genes reprimibles	
Proteína represora sola Represor de triptófano solo	El represor inactivo es incapaz de desactivar el (los) gen(es) regulado(s). El operón *trp* se transcribe
Proteína represora + correpresora Represor de triptófano + triptófano	El complejo represor-correpresor activo desactiva el (los) gen(es) regulado(s). El operón *trp* no se transcribe
Control positivo	**Resultado**
Proteína activadora sola PAC sola	El activador solo no puede estimular la transcripción del(os) gen(es) regulado(s). La transcripción del operón *lac* no puede ser estimulada.
Complejo activador PAC + AMPc	El complejo activador funcional estimula la transcripción del(os) gen(es) regulado(s). La transcripción del operón *lac* es estimulada.

*La descripción general de cada tipo se acompaña de un ejemplo específico.

Repaso

- ¿Cuál es la función de cada una de las partes del operón *lac* (promotor, operador y genes estructurales)?
- ¿Qué características estructurales comparte el operón *trp* con el operón *lac*?
- ¿Por qué los científicos definen el operón *trp* como reprimible y el operón *lac* como inducible?
- ¿Cómo está implicada la glucosa en el control positivo del operón *lac*?

14.3. REGULACIÓN GÉNICA EN LAS CÉLULAS EUCARIOTAS

OBJETIVOS DE APRENDIZAJE

6 Analizar la estructura de un gen eucariota típico y los elementos del ADN implicados en la regulación de ese gen.
7 Dar ejemplos de algunas de las formas en que las proteínas de unión al ADN en eucariotas, se unen al ADN.
8 Ilustrar cómo un cambio en la estructura cromosómica puede afectar la actividad de un gen.
9 Explicar cómo un gen de un organismo multicelular puede elaborar diferentes productos en distintos tipos de células.
10 Identificar algunos de los tipos de controles de regulación que funcionan en las eucariotas después de la formación del ARNm maduro.

Al igual que las células bacterianas, las células eucariotas responden a los cambios en su entorno. Además, las eucariotas pluricelulares requieren métodos de regulación que permiten que las células individuales se encarguen de realizar funciones especializadas y hacer que los grupos de células se organicen en tejidos y órganos. Estos procesos se realizan principalmente mediante la regulación de transcripción, pero los controles postranscripcionales, traduccionales y postraduccionales también son importantes. En los capítulos 12 y 13, se observó que en las eucariotas todos los aspectos de transferencia de información, incluyendo la replicación, transcripción y la traducción, son más complicados que en los procariotas. No es sorprendente que esta complejidad ofrezca más formas de controlar la expresión génica.

A diferencia de muchos genes bacterianos, los genes eucariotas normalmente no están organizados en conglomerados de operones. (Una excepción importante son los nematodos o gusanos redondos, en los que algunos genes están organizados en operones). Sin embargo, cada gen eucariota tiene secuencias reguladoras específicas que son esenciales en el control de la transcripción.

Muchas enzimas "comunes o de limpieza" (presentes en prácticamente todas las células) son codificadas por los genes constitutivos, que se expresan permanentemente en todas las células. También se han encontrado algunos genes inducibles que responden a las amenazas o estímulos ambientales, como la ingestión de metales pesados, infección viral y el choque térmico. Por ejemplo, cuando se expone una célula a temperaturas altas, muchas proteínas no se pliegan correctamente. Estas proteínas desplegadas generan una respuesta de supervivencia en que se transcriben los *genes de choque térmico* y las proteínas de choque térmico son sintetizadas. Aunque se desconocen las funciones de la mayoría de las proteínas de choque térmico en las células eucariotas, algunas son **chaperonas moleculares** que ayudan a que las proteínas recién sintetizadas se plieguen correctamente (que se analiza en los capítulos 3 y 13).

Algunos genes son inducibles sólo durante ciertos períodos de la vida de un organismo, ellos se controlan por **la regulación temporal**. Por último, algunos genes se encuentran bajo **la regulación de un tejido específico**. Por ejemplo, un gen implicado en la producción de una enzima en particular se puede regular por un estímulo (como una hormona) en el tejido muscular, por un estímulo totalmente diferente en las células pancreáticas, y por un tercer estímulo en las células hepáticas. Se explorará este tipo de regulación con más detalle en los capítulos 17 y 49.

La **FIGURA 14-7** resume la regulación de la expresión génica en las eucariotas. Usted, podría consultarla mientras lee el análisis siguiente.

La transcripción eucariota se controla en muchos sitios y por muchas moléculas reguladoras

Al igual que los genes bacterianos, la mayoría de los genes de eucariotas pluricelulares se controlan a nivel transcripcional. Como se verá, varias secuencias de bases en el ADN son importantes en el control transcripcional. Además, las proteínas reguladoras y la forma en que está organizado el ADN en el cromosoma afectan la velocidad de transcripción.

La organización de los cromosomas afecta la expresión de algunos genes

Un cromosoma no es sólo un portador de genes. Diferentes arreglos de los componentes ordenados de un cromosoma aumentan o disminuyen la expresión de los genes que contiene. La figura 10-4 muestra la organización de un cromosoma eucariota. En eucariotas multicelulares, sólo un subconjunto de los genes en una célula está activo en cualquier momento. Los genes inactivos difieren entre los tipos de células y en muchos casos se encuentran en un irreversible estado de latencia.

Algunos de los genes inactivos se encuentran muy compactados en la cromatina, se observan al microscopio durante la división celular como regiones densas de los cromosomas . Estas regiones de cromatina permanecen fuertemente enrolladas y unidas a las proteínas de los cromosomas durante el ciclo celular; e incluso durante la interfase, son visibles en forma de fibras teñidas intensamente, que se conocen como **heterocromatina** (**FIGURA 14-8a**). La evidencia sugiere que la mayor parte del ADN de heterocromatina no se transcribe. Por ejemplo, la mayor parte del cromosoma X inactivo de los dos cromosomas X en las hembras de los mamíferos es heterocromática y aparece como un *corpúsculo de Barr* (vea la figura 11-16).

Los genes activos están asociados con una estructura de la cromatina más o menos compacta llamada **eucromatina** (**FIGURA 14-8b**). La exposición del ADN en la eucromatina le permite interactuar con los *factores de transcripción* (explicado más adelante en este capítulo) y con otras proteínas reguladoras.

Las células pueden tener varios mecanismos para cambiar la estructura de la cromatina desde la heterocromatina a la eucromatina. Uno de ellos consiste en modificar químicamente las **histonas**, las proteínas que se asocian con el ADN para formar los **nucleosomas**. Cada molécula de histona presenta una cola, constituida por una cadena de aminoácidos que se extiende desde el nucleosoma enrollado con ADN (vea la figura 10-2). Los grupos metilo, grupos acetilo, azúcares, e incluso las proteínas se unen químicamente a la cola de las histonas y puede exponer u ocultar los genes, activándolos o desactivándolos.

Estas modificaciones químicas de las histonas son el objetivo de una intensa investigación, ya que parecen influir en la expresión génica y por lo tanto ofrecen la promesa de nuevos métodos para tratar el cáncer y otras enfermedades con un componente genético. Los biólogos han encontrado correlaciones generales entre la actividad génica y ciertos grupos químicos adheridos o ausentes de las colas de las histonas. Por ejemplo, los genes del ADN en los nucleosomas donde las colas de las histonas están marcadas con grupos acetilo generalmente tienden a expresarse. Los biólogos están tratando ahora de determinar si las modificaciones específicas en las histonas están asociadas con la actividad o inactividad de genes específicos dentro de una célula.

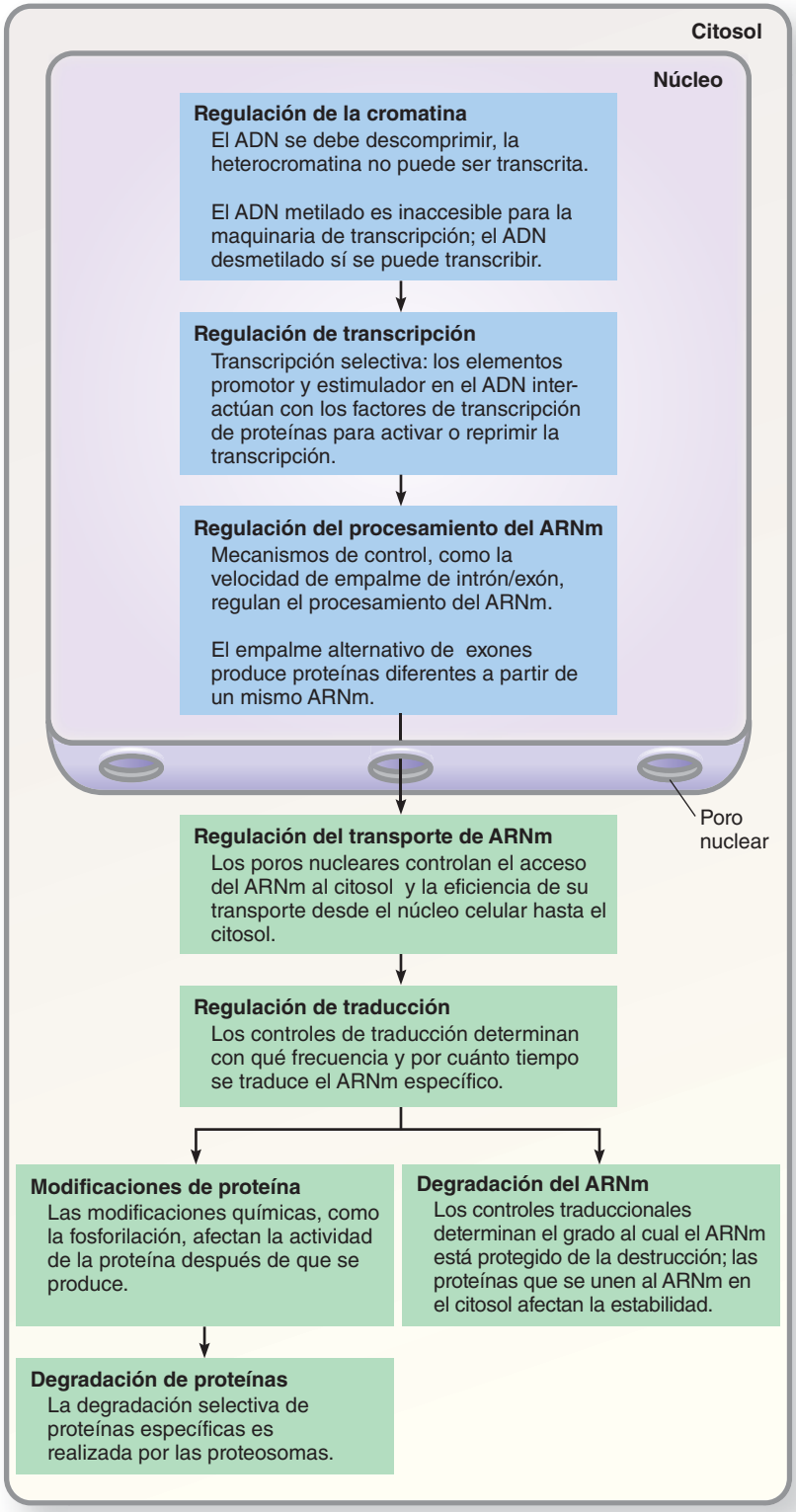
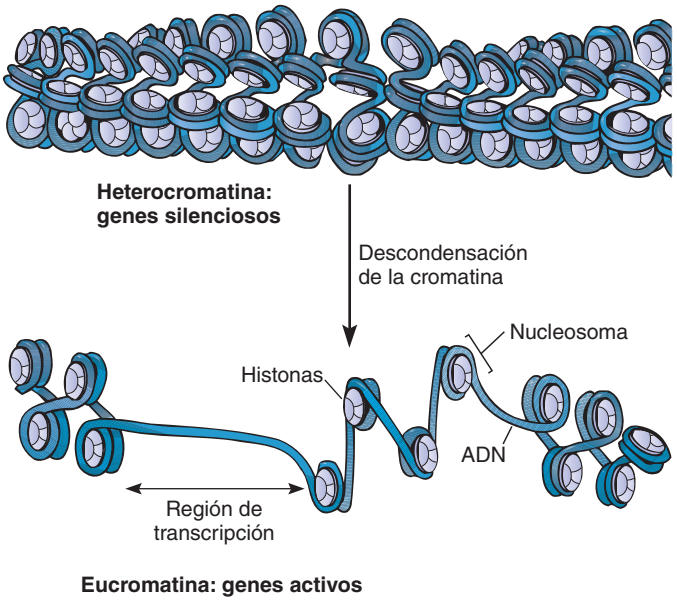


FIGURA 14-7 Regulación génica en células eucariotas



(a) Región inactiva de ADN. La heterocromatina está organizada en nucleosomas asociados fuertemente entre sí.

(b) Región activa de ADN. Los genes activos se encuentran en la cromatina descondensada llamada eucromatina, la cual la hace más accesible a la ARN polimerasa, que se requiere para la transcripción. Las histonas son removidas físicamente del ADN en la región donde se produce la transcripción.

FIGURA 14-8 Regulación de la cromatina: el efecto de la estructura de la cromatina en la transcripción

La inactivación génica por metilación del ADN es un ejemplo de herencia epigenética

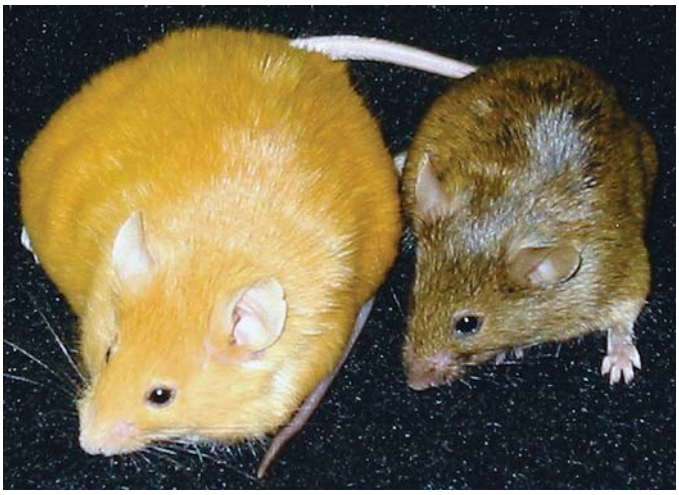
Los genes inactivos de vertebrados y de otros organismos eucariotas, muestran por lo general un patrón de **metilación del ADN**, debido a la alteración química mediante enzimas que añaden grupos metilo a ciertos nucleótidos de citosina. (La 5-metilcitosina resultante, se empareja con la guanina de forma habitual). La evidencia indica que ciertas proteínas reguladoras se unen selectivamente al ADN metilado y lo hacen inaccesible a la cadena de ARN polimerasa y a otras proteínas implicadas en la transcripción.

La metilación del ADN que ocurre en las regiones inactivas del genoma celular, probablemente contribuye en la inactivación de genes, más que en el inicio de su silenciamiento. Aparentemente, una vez que un gen ha sido desactivado por algún otro medio, la metilación del ADN asegura que se quedará inactivo. Por ejemplo, el ADN del cromosoma X inactivo de un mamífero hembra se vuelve metilado después de que el cromosoma se ha convertido en un condensado corpúsculo de Barr (vea el capítulo 11). Cuando el ADN se replica en una división celular mitótica cada doble cadena de ADN tiene una cadena metilada y una no metilada. Las enzimas de metilación agregan metilos a la nueva cadena, lo que perpetúa el patrón de metilación preexistente. Por lo tanto, el ADN sigue siendo transcripcionalmente inactivo en todos los descendientes de estas células, con frecuencia durante varias generaciones.

En los mamíferos, la metilación del ADN mantenida de esta forma explica la **impronta genómica** (también llamada *impronta parental*), en la cual la expresión fenotípica de ciertos genes está determinada ya sea por un alelo particular que es heredado del progenitor femenino o del masculino. La impronta genómica se asocia con algunas enfermedades humanas genéticas, como *síndrome de Prader-Willi* y *síndrome de Angelman* (ambos se estudian en el capítulo 16).

La impronta genómica es un ejemplo de la epigenética. La **herencia epigenética** implica cambios en cómo se expresa un gen. En cambio, *la herencia genética* implica cambios en la secuencia de nucleótidos de un gen. Dado que los patrones de metilación del ADN tienden a ser transmitidos a las generaciones celulares sucesivas durante la división celular, la metilación proporciona un mecanismo para la herencia epigenética. Las evidencias continúan sustentando que la herencia epigenética es un mecanismo importante de regulación de los genes durante la vida de un individuo. Por ejemplo, la metilación de los genes aumenta en muchas personas que envejecen, y disminuye en otros, quizás en respuesta a señales procedentes del medio ambiente.

Nuevos rasgos fenotípicos pueden surgir de los cambios epigenéticos a pesar del hecho que la secuencia de nucleótidos del gen mismo no ha cambiado (**FIGURA 14-9**). Los cambios epigenéticos también se han relacionado con ciertas enfermedades humanas, como el cáncer. Por ejemplo, *los genes supresores de tumores* inhiben la división celular (y el cáncer) a veces se desactivan epigenéticamente, dando como resultado cáncer. En el capítulo 17 se analiza el cáncer y los genes supresores de



© Randy Jirtle/Duke University

FIGURA 14-9 Variación epigenética en el gen *agouti* en ratones

El ADN de estos ratones es prácticamente idéntico, pero muestran diferencias en el color del pelaje y la forma corporal. Estos ratones se diferencian en la presencia o ausencia de "marcas" epigenéticas, como los grupos metilo en una región del ADN, donde se encuentra el gen conocido como *agouti*.

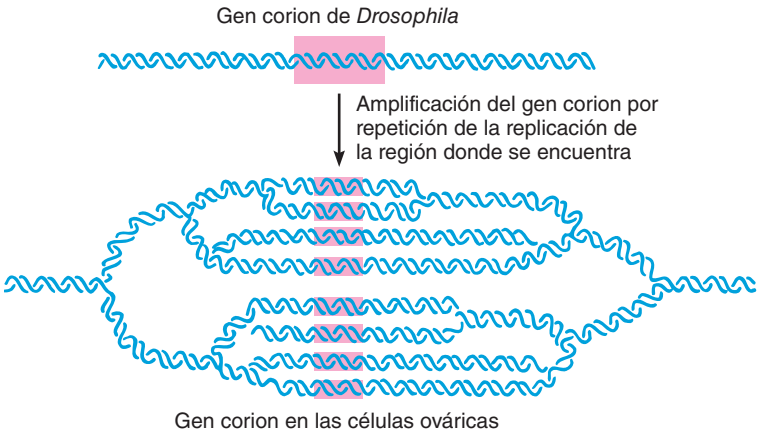


FIGURA 14-10 Regulación de transcripción: amplificación génica
En *Drosophila*, las replicaciones múltiples de una pequeña región del cromosoma amplifican los genes de proteínas del corion (cáscara del huevo). La replicación se inicia en un origen de replicación cromosómica discreto (*parte superior de la caja color rosa*) para cada copia del gen que se produce. La replicación se termina al azar y resulta en una serie de estructuras en forma de tenedor en el cromosoma.

tumores. Por lo tanto, algunas características heredadas no dependen exclusivamente de la secuencia de nucleótidos en el ADN.

La amplificación génica aumenta el número de copias de un gen

Un solo gen no siempre puede proporcionar suficientes copias de su ARNm para satisfacer las necesidades de la célula. Los altos niveles requeridos de ciertos productos quedará satisfecha solamente si existen múltiples copias de los genes que los codifican en el cromosoma. Los genes de este tipo, cuyos productos son esenciales para todas las células, se presentan en múltiples copias dispuestas una tras otra a lo largo del cromosoma, por lo que se les conoce como **secuencias repetidas de genes en tándem**. Los genes de histona suelen estar presentes como copias múltiples de 50 a 500 genes en células de organismos multicelulares. De manera similar, copias múltiples (de 150 a 450) de genes para ARNr y ARNt están presentes en las células.

Otros genes, que están activos sólo en un pequeño grupo de células, se replican de forma selectiva en un proceso llamado **amplificación génica**. Por ejemplo, el producto del gen corion de *Drosophila* (necesario para la formación de la cáscara de huevo) es una proteína producida específicamente en las células del tracto reproductor del insecto hembra. Estas células producen grandes cantidades de la proteína que envuelve y protege el cigoto. Al amplificar el gen de esta proteína mediante la replicación del ADN se satisface la demanda de ARNm del corion. En otras palabras, el ADN en esa región pequeña del cromosoma se copia muchas veces (**FIGURA 14-10**). En otras células del cuerpo del insecto, sin embargo, existe una sola copia de este gen en el cromosoma.

Los promotores eucariotas varían en la eficiencia, dependiendo de la presencia de elementos promotores funcionales

En las eucariotas, así como en las células bacterianas, la transcripción de un gen requiere un par de bases en donde comienza la transcripción, conocido como **el sitio de inicio de la transcripción**, o *sitio de inicio*, además de una secuencia de bases, el *promotor*, donde se une la ARN polimerasa. El promotor es una secuencia de ADN relativamente corta adyacente al gen que regula.

En casi todas las eucariotas multicelulares, el promotor contiene un elemento llamado la caja TATA. La **caja TATA**, que consiste en una secuencia de nucleótidos del ADN, como TATAAA se encuentra entre 25 y 30 pares de bases corriente arriba del sitio de iniciación de transcripción (**FIGURA 14-11**). Los estudios demuestran que las mutaciones en la caja TATA reducen la velocidad de transcripción.

Algunos genes eucariotas tienen elementos promotores, además de la caja TATA. Al igual que la caja TATA, estos elementos promotores tienen una función reguladora y facilitan la expresión del gen. Muchos promotores eucariotas tienen un elemento promotor de una o más secuencias de bases nucleótidas situadas a una distancia corta (por ejemplo, 80 pares de bases) corriente arriba del sitio de unión de la ARN polimerasa. Las mutaciones en estos elementos, al igual que las mutaciones en la caja TATA, reducen el nivel básico de transcripción.

Los estimuladores aumentan la velocidad de transcripción, mientras que los silenciadores la disminuyen

La regulación de los genes eucariotas comúnmente tiene secuencias de ADN llamados **estimuladores** que ayudan a formar un complejo de iniciación de transcripción activo. De esta manera, los estimuladores aumentan la velocidad de síntesis del ARN, con frecuencia en varios órdenes de magnitud.

Los estimuladores son importantes en muchos aspectos. Aunque están presentes en todas las células, un estimulador particular es funcional sólo en ciertos tipos de células. Un estimulador regula un gen distante en la misma molécula de ADN —incluso a miles de pares de bases de distancia del promotor—, y corriente arriba o corriente abajo del promotor que regula. Además, si experimentalmente se corta un elemento estimulador de la cadena de ADN y se invierte, aun así regula el gen que controla normalmente.

Muchos genes eucariotas están asociados con los **silenciadores**, que son secuencias de ADN que pueden disminuir la transcripción. Al igual que los estimuladores, los silenciadores a menudo se encuentran a grandes distancias de los genes que regulan. Como verá, los estimuladores y los silenciadores trabajan mediante la interacción con las proteínas de unión al ADN que regulan la transcripción.

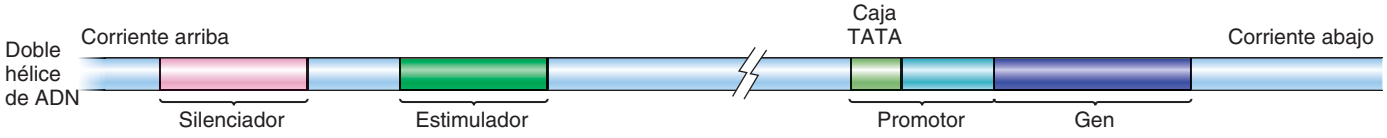


FIGURA 14-11 Regulación de transcripción: elementos eucariotas
Los elementos de regulación eucariota incluyen al promotor y varios estimuladores y silenciadores. Los elementos promotores ayudan a determinar el nivel básico de transcripción que ocurre normalmente, mientras que los estimuladores (y silenciadores) tienen el potencial de aumentar mucho (o disminuir) la velocidad de transcripción. (Para simplificar, la doble hélice del ADN se representa como una varilla).

Los factores de transcripción son proteínas reguladoras con varios dominios funcionales

Ya se analizaron anteriormente algunas proteínas de unión al ADN que regulan la transcripción en las bacterias. Incluye la proteína represora de lactosa, la represora de triptófano y la proteína activadora de catabolitos (PAC). Los investigadores han identificado muchas más proteínas de unión al ADN que regulan la transcripción en eucariotas y en bacterias; estas proteínas eucariotas se conocen colectivamente como **factores de transcripción**. Los investigadores han identificado más de 2000 factores de transcripción en los seres humanos.

Es útil comparar las proteínas reguladoras en bacterias y eucariotas. Muchas proteínas reguladoras son moléculas modulares, es decir, tienen más de un **dominio**, una región con su propia estructura terciaria y función. Cada factor de transcripción eucariota, como las proteínas reguladoras de las bacterias, tienen un dominio de unión al ADN y por lo menos un dominio de otro tipo que es o bien un activador o un represor de transcripción de un gen dado.

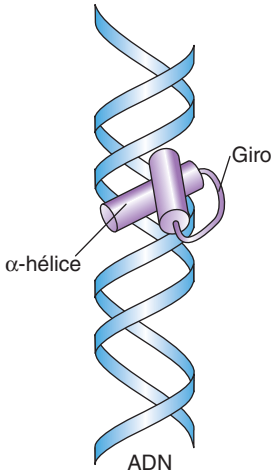
Muchos factores de transcripción en eucariotas (y en las proteínas reguladoras de las bacterias) tienen los mismos dominios de unión al ADN. Un ejemplo es el arreglo *hélice-giro-hélice*, que consiste en dos segmentos α-helicoidales. Uno de éstos, la hélice de reconocimiento, se inserta en la hendidura principal del ADN sin desenrollar la doble hélice. La otra la ayuda a mantener la primera en un lugar (**FIGURA 14-12a**). El "giro" en la hélice-giro-hélice es una secuencia de aminoácidos que forma una curva cerrada en la molécula.

Otros factores de transcripción tienen dominios de unión al ADN con múltiples "dedos de zinc", que son lazos de aminoácidos unidos por iones de zinc. Cada lazo incluye una α-hélice que se ajusta dentro de una hendidura del ADN (**FIGURA 14-12b**). Ciertos grupos funcionales de aminoácidos expuestos en cada dedo han demostrado que reconocen secuencias específicas de ADN.

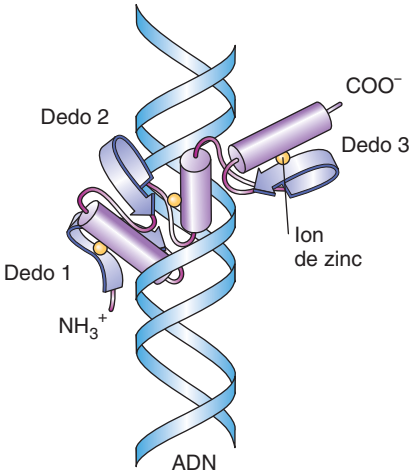
Muchos factores de transcripción tienen dominios de unión al ADN que funcionan sólo en parejas, o *dímeros*. Muchos de estos factores de transcripción se conocen como **proteínas de cremallera de leucina** porque se mantienen unidos por las cadenas laterales de leucina y otros aminoácidos hidrofóbicos (**FIGURA 14-12c**). En algunos casos, los dos polipéptidos que forman el dímero son idénticos y forman una *homodímero*. En otros casos son diferentes, y el *heterodímero* resultante puede tener propiedades reguladoras muy diferentes de las de un homodímero. Como ejemplo teórico y simple, suponga que tres proteínas reguladoras, A, B y C, se han visto envueltas en el control de un conjunto particular de genes. Estas tres proteínas se podrían asociar como dímeros de seis maneras diferentes: tres tipos de homodímeros (AA, BB y CC) y tres tipos de heterodímeros (AB, AC y BC). Estas combinaciones múltiples de proteínas reguladoras aumentan en gran medida el número de formas posibles en que se controla la transcripción.

La transcripción en eucariotas requiere de varias proteínas reguladoras que se unen a diferentes partes del promotor. La *maquinaria transcripcional general* es un complejo de proteína que se une a la caja TATA del promotor cerca del sitio de iniciación de transcripción. Ese complejo es necesario para que se una la ARN polimerasa, para así iniciar la transcripción.

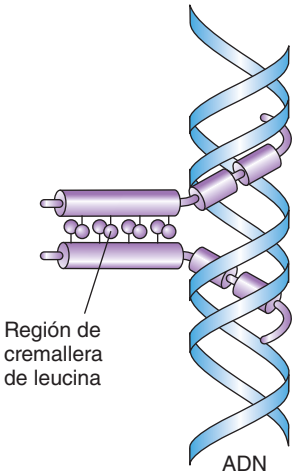
Tanto los estimuladores como los silenciadores se vuelven funcionales cuando los factores de transcripción específicos se unen a ellos. La **FIGURA 14-13** muestra interacciones que implican a un estimulador y a un factor de transcripción que actúa como un **activador**. Cada activador tiene al menos dos dominios funcionales: un sitio de reconocimiento de ADN que generalmente se une a un estimulador y un sitio de activación de genes que contacta el objetivo en la maquinaria transcripcional. El



(a) Hélice-giro-hélice. Esta sección de un factor de transcripción (*violeta*) contiene el arreglo hélice-giro-hélice. La hélice de reconocimiento se inserta en la hendidura del ADN y se conecta a una segunda hélice que ayuda a mantenerlo en su lugar por una secuencia de aminoácidos que forman una curva cerrada.



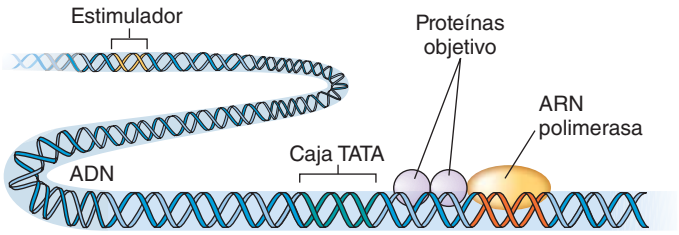
(b) Dedos de zinc. Algunas regiones de ciertos factores de transcripción forman proyecciones conocidas como "dedos de zinc", que se insertan en las hendiduras del ADN y se unen a secuencias de bases específicas.



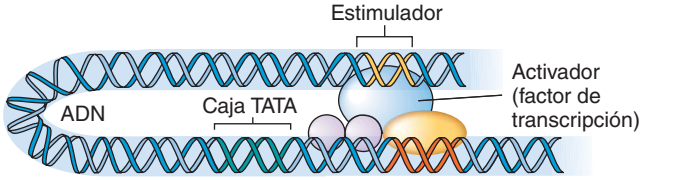
(c) Cremallera de leucina. La proteína de cremallera de leucina es un dímero, que se mantiene unido por las interacciones entre las cadenas laterales de la leucina y otros aminoácidos hidrofóbicos.

FIGURA 14-12 Regulación de la transcripción: proteínas reguladoras

En estas ilustraciones, los cilindros representan regiones helicoidales-α de las proteínas reguladoras y las cintas representan láminas plegadas-β.



(a) Velocidad de transcripción baja. Este gen se transcribe en un nivel básico cuando la maquinaria transcripcional general, que incluye la ARN polimerasa, se une al promotor.



(b) Velocidad de transcripción alta. Un factor de transcripción que funciona como un activador se une a un estimulador. El ADN que interviene forma un lazo, permitiendo que el factor de transcripción se ponga en contacto con una o más proteínas objetivo en la maquinaria transcripcional general, aumentando así la velocidad de transcripción. Este diagrama está muy simplificado, y participan muchas más proteínas objetivo que las dos que se muestran.

FIGURA 14-13 Regulación de transcripción: estimulación de transcripción con un estimulador

ADN entre los elementos estimulador y promotor forma un lazo que le permite a un activador unido a un estimulador entrar en contacto con las proteínas objetivo asociadas con la maquinaria transcripcional. Cuando el contacto ocurre, la velocidad de transcripción aumenta.

Los ARNm de las eucariotas tienen muchos tipos de control postranscripcional

La vida media del ARNm bacteriano es por lo común de minutos de vida; el ARNm eucariota, incluso cuando da la vuelta más rápidamente, es mucho más estable. El ARNm bacteriano se transcribe en una forma que se traduce de inmediato. En cambio, el procesamiento de las moléculas de ARNm eucariota experimentan modificaciones adicionales antes de que sean utilizadas en la síntesis de proteínas. El ARNm es cubierto, poliadenilado, empalmado, y después transportado desde el núcleo hasta el citoplasma para iniciar la traducción (vea la figura 13-12). Estos eventos representan puntos de control potenciales para la traducción del mensaje y la producción de las proteínas codificadas.

La adición de una **cola de poliA** al ARNm eucariota, por ejemplo, parece ser necesaria para iniciar la traducción. Los investigadores han demostrado que las moléculas de ARNm con largas colas de poliA se traducen de manera eficiente, mientras que las moléculas de ARNm con colas cortas de poliA son esencialmente inactivas. La *poliadenilación*, que frecuentemente se produce en el núcleo, también puede tener lugar en el citosol. Cuando la cola corta de poliA de un ARNm se alarga, el ARNm se activa y entonces se traduce.

Algunos preARNm se procesan en más de una forma

Los investigadores han descubierto varias formas de regulación que implican el procesamiento de ARNm. En algunos casos, el mismo gen produce un tipo de proteína en un tejido y un tipo de proteína relacionada pero algo diferente en otro tejido. Esto es posible porque muchos genes producen moléculas de preARNm que tienen patrones de **empalme alternativo**, es decir, en diferentes formas dependiendo del tejido.

Normalmente, este gen incluye al menos un segmento que puede ser un **intrón** o un **exón** (vea el capítulo 13). Como un intrón, la secuencia se elimina, pero como un exón, se conserva. A través del empalme alternativo, las células en cada tejido producen su propia versión de ARNm correspondiente al gen particular (**FIGURA 14-14**). Por ejemplo, este mecanismo produce diferentes formas de troponina, una proteína que regula la contracción muscular, en diferentes tejidos musculares.

La estabilidad de las moléculas de ARNm varía

Controlar el tiempo de vida de un tipo particular de molécula de ARNm permite controlar el número de moléculas de proteínas traducidas a partir de ésta. En algunos casos, la estabilidad del ARNm está bajo control hormonal. Esto es verdad para el ARNm que codifica la vitelogenina, una proteína sintetizada en el hígado de ciertos animales hembras, como las ranas y las gallinas. La vitelogenina se transporta en el oviducto, donde se utiliza en la formación de proteínas de la yema de huevo.

La hormona estradiol regula la síntesis de vitelogenina. Cuando los niveles de estradiol son altos, la vida media del ARNm de vitelogenina en el hígado de la rana es alrededor de 500 horas. Cuando los investigadores privan a las células de estradiol, la vida media del ARNm cae rápidamente, a menos de 165 horas. Esto disminuye rápidamente los niveles celulares de ARNm de vitelogenina y disminuye la síntesis de la proteína de vitelogenina. Además de afectar a la estabilidad del ARNm, la hormona parece controlar la velocidad a la que se sintetiza el ARNm.

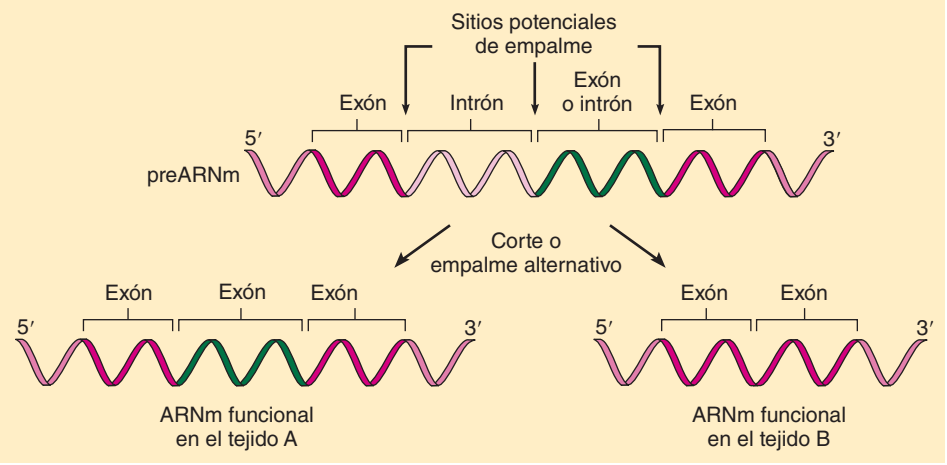


FIGURA 14-14 Regulación del procesamiento de ARNm: empalme alternativo

En algunos casos, una molécula de preARNm se procesa en más de una forma para producir dos o más ARNm maduros, cada uno de los cuales codifica una proteína relacionada, pero diferente. En este ejemplo generalizado, el gen contiene un segmento que puede ser un exón en el tejido A (*izquierda*), pero un intrón en el tejido B (*derecha*).

Las modificaciones químicas postraduccionales pueden alterar la actividad de las proteínas eucariotas

Otro mecanismo para controlar la expresión génica es la regulación de la actividad del producto génico. Muchas rutas metabólicas en las eucariotas, como en las bacterias, contienen enzimas alostéricas reguladas mediante la inhibición por retroalimentación. Además, después de que se sintetizan, muchas proteínas eucariotas son modificadas.

En el **procesamiento proteolítico**, las proteínas se sintetizan como precursores inactivos, que se convierten a una forma activa por la eliminación de una parte de la cadena polipeptídica. Por ejemplo, la proinsulina contiene 86 aminoácidos. Eliminando 35 aminoácidos se obtiene la hormona insulina, que consta de dos cadenas de polipéptidos que contienen 30 y 21 aminoácidos, respectivamente, unidas por puentes disulfuro.

La *modificación química*, por la adición o eliminación de grupos funcionales, altera de forma reversible la actividad de una enzima. Una forma común de modificar la actividad de una enzima o proteína es agregar o eliminar grupos fosfato. Las enzimas que agregan grupos fosfato se conocen como **quinasas**, las que eliminan estos grupos son las **fosfatasas**. Por ejemplo, las quinasas dependientes de la ciclina analizadas en el capítulo 10 ayudan a controlar el ciclo celular agregando grupos fosfato a ciertas proteínas clave, haciendo que éstas se activen o se desactiven. Las modificaciones químicas, como la fosforilación de proteínas también permiten a la célula responder rápidamente a ciertas hormonas, o a los cambios rápidos de las condiciones ambientales o nutricionales.

El control postraduccional de la expresión genética también puede implicar la **degradación de proteínas**. El aminoácido que se encuentra en el extremo amino de una proteína se correlaciona con el hecho de que la proteína sea de larga o corta duración de vida. Por ejemplo, algunas proteínas tienen un periodo de síntesis y de degradación cada 3 días del 50%. Otras proteínas, como las proteínas en el cristalino del ojo humano, pueden persistir durante toda la vida del individuo.

Las proteínas que son selectivamente marcadas para destrucción establecen enlaces covalentes con la **ubiquitina**, un pequeño polipéptido de señal que contiene 76 aminoácidos. Para esto, se agregan moléculas adicionales de ubiquitina, que forman una cadena corta unida a la proteína que pronto se va a degradar (**FIGURA 14-15**). Una proteína marcada por ubiquitina está destinada a la degradación en un proteosoma. Los **proteosomas** son grandes estructuras macromoleculares que reconocen las etiquetas de ubiquitina. Las **proteasas** (enzimas degradantes de proteínas) asociadas con proteosomas hidrolizan algunos de los enlaces peptídicos, degradando la proteína en fragmentos peptídicos cortos, no funcionales. A medida que la proteína se degrada, las moléculas de ubiquitina se liberan intactas, lo que les permite utilizarse de nuevo.

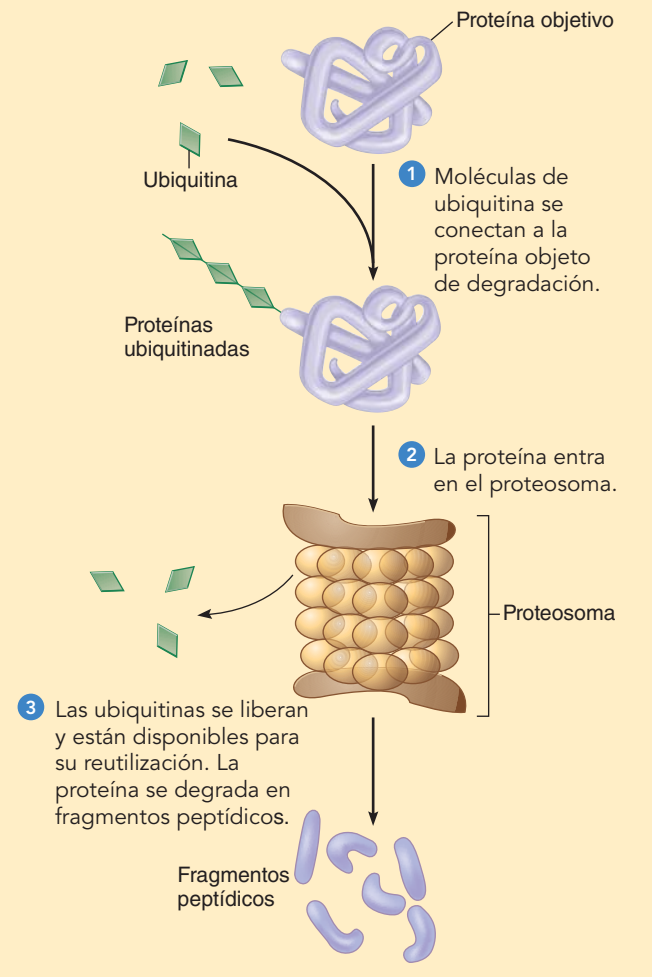


FIGURA 14-15 Degradación de las proteínas: ubiquitina y proteosomas

Repaso

- ¿De qué manera la regulación de los genes eucariotas se diferencia de la regulación de genes bacterianos?
- ¿Por qué ciertos genes deben tener múltiples copias en las células eucariotas?
- ¿Cómo afecta la estructura cromosómica a la actividad de algunos genes eucariotas?
- ¿Cómo funciona el empalme alternativo para la formación de diferentes proteínas?

RESUMEN: ENFOQUE EN LOS OBJETIVOS DE APRENDIZAJE

14.1 *(página 308)*

1 Explicar por qué las células bacterianas y eucariotas tienen diferentes mecanismos de regulación génica.

- Las células bacterianas crecen rápidamente y tienen una vida relativamente corta. **El control de nivel transcripcional** es la forma más común en las células procariotas para regular la expresión génica.
- Las células eucariotas tienen generalmente una vida útil relativamente larga, durante la cual deben mantener la homeostasis en respuesta a muchos estímulos diferentes. Aunque el control a nivel transcripcional predomina, el control en otros niveles de expresión de los genes también es importante.

14.2 *(página 309)*

2 Definir *operón* y explicar las funciones de las regiones del operador y promotor.

- Un **operón** es un complejo de **genes estructurales** con funciones relacionadas que están unidos muy estrechamente a las secuencias de ADN responsables de su control.
- Cada operón tiene una sola región del **promotor**, corriente arriba de la región codificante de proteínas; el promotor se une a la ARN polimerasa antes de que el ADN comience la transcripción.

- El **operador** actúa como un interruptor que controla el operón a nivel transcripcional. La unión de una **proteína represora** a la secuencia del operador impide la transcripción; aunque la ARN polimerasa se una al promotor, está bloqueada para la transcripción de los genes estructurales. Cuando el represor no está unido al operador, se realiza la transcripción.

3 Distinguir entre los genes constitutivos, inducibles y reprimibles.

- Un **operón inducible**, tal como el operón *lac*, normalmente está inactivo. La proteína represora se sintetiza en una forma activa que se une al operador. Si la lactosa está presente, se convierte en alolactosa, el **inductor**, que se une a la proteína represora. El represor alterado no puede unirse al operador, y provoca la activación del operón.

CENGAGENOW™ **Observe al operón lactosa en acción, haciendo clic sobre la figura en CengageNOW**

- Un **operón reprimible**, tal como el operón *trp*, se encuentra normalmente activo. La proteína represora se sintetiza en una forma inactiva que no puede unirse al operador. Un metabolito (por lo general el producto final de una ruta metabólica) actúa como un correpresor. Cuando los niveles de correpresores son altos, una molécula correpresora se une al represor, que ahora se puede unir al operador y desactivar la transcripción del operón.
- Los **genes constitutivos** ni son inducibles, ni son reprimibles, se mantienen activos en todo momento. La actividad de los genes constitutivos se controla por la eficiencia de la unión entre la ARN polimerasa y las regiones de promotor.

4 Diferenciar entre el control positivo y negativo, y mostrar cómo funcionan ambos tipos de control en la regulación del operón *lac*.

- Operones reprimibles e inducibles están bajo **control negativo**. Cuando la proteína represora se une al operador, la transcripción del operón se desactiva.
- Algunos operones inducibles están también bajo **control positivo**, en el que un activador de la proteína se une al ADN y estimula la transcripción del gen. La **proteína activadora del catabolito (PAC)** activa el operón *lac*; la PAC se une a la región del promotor, estimulando la transcripción al unirse a la ARN polimerasa. Para unirse, la PAC requiere **AMP cíclico (AMPc)**, que aumenta en la célula conforme disminuye la glucosa.

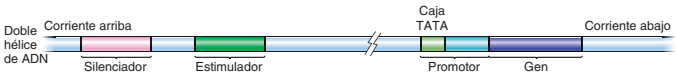
5 Describir los tipos de control postranscripcional en las bacterias.

- Algunos **controles postranscripcionales** operan en las bacterias. Un **control traduccional** es un control postranscripcional que regula la velocidad de la traducción de un ARNm particular. Los **controles postranscripcionales** incluyen la **inhibición por retroalimentación** de enzimas clave en algunas rutas metabólicas.

14.3 *(página 314)*

6 Analizar la estructura de un gen eucariota típico y los elementos del ADN implicados en la regulación de ese gen.

- Los genes eucariotas normalmente no se organizan en operones. La regulación de los genes eucariotas se produce en los niveles de transcripción, procesamiento de ARNm, traducción, y modificaciones de las proteínas producidas.
- La transcripción de un gen requiere un **sitio de iniciación de transcripción**, donde comienza la transcripción, además de un promotor que se une a la ARN polimerasa. En casi todas las eucariotas multicelulares, el promotor contiene un elemento llamado la **caja TATA** que tiene una función reguladora y facilita la expresión del gen.
- Algunos genes eucariotas tienen **estimuladores** y **silenciadores** situados a miles de bases de distancia a partir del promotor. Estos elementos reguladores aumentan o disminuyen la velocidad de transcripción.



7 Dar ejemplos de algunas de las formas en que las proteínas de unión al ADN de eucariotas se unen al ADN.

- Los genes eucariotas se controlan por las proteínas de unión al ADN llamadas **factores de transcripción**. Muchos de ellos son activadores transcripcionales, mientras que otros son represores transcripcionales.
- Cada factor de transcripción tiene un **dominio** de unión al ADN. Algunos de los factores de transcripción tienen un arreglo hélice-giro-hélice e insertan una de las hélices en el ADN. Otros factores de transcripción tienen lazos de aminoácidos unidos por iones de zinc; cada lazo incluye una hélice-α que se fija en el ADN. Algunos de los factores de transcripción son **proteínas de cremallera de leucina** que se asocian como dímeros que se insertan en el ADN.

8 Ilustrar cómo un cambio en la estructura cromosómica puede afectar la actividad de un gen.

- Las regiones densamente empaquetadas de cromosomas, llamadas **heterocromatina**, contienen genes inactivos. Los genes activos están asociados con una estructura de cromatina menos compacta llamada **eucromatina**. Los grupos metilo, grupos acetilo, azúcares y proteínas se pueden unir químicamente a la cola de la **histona**, una cadena de aminoácidos que se extiende desde el **nucleosoma** del ADN enrrollado, y puede exponer u ocultar los genes, al activarlos o desactivarlos..
- La **metilación del ADN** perpetúa la inactivación de genes. La **herencia epigenética** es un importante mecanismo de regulación génica, que implica cambios en cómo se expresa un gen. Dado que los patrones de metilación del ADN tienden a repetirse en las generaciones sucesivas de células, proporcionan un mecanismo para la herencia epigenética.
- Algunos productos de los genes son necesarios en las células en grandes cantidades, por ello hay varias copias en el cromosoma. En el proceso de **amplificación de genes**, algunas células amplifican ciertos genes por replicación del ADN.

9 Explicar cómo un gen de un organismo multicelular puede elaborar diferentes productos en distintos tipos de células.

- Como resultado del **empalme alternativo**, un solo gen produce formas diferentes de una proteína en distintos tejidos, dependiendo de cómo se empalma el preARNm. Normalmente, este gen contiene un segmento que puede ser un intrón o un exón. Como un intrón, la secuencia se elimina, y como un exón, la secuencia se conserva.

10 Identificar algunos de los tipos de controles de regulación que funcionan en las eucariotas después de la formación del ARNm maduro.

- Ciertos mecanismos de regulación aumentan la estabilidad del ARNm, permitiendo que más moléculas de proteína se sinteticen antes de la degradación del ARNm. A veces la estabilidad del ARNm está bajo control hormonal.
- El control postranscripcional de genes eucariotas se produce por la inhibición de retroalimentación o por modificación de la estructura de la proteína. La función de una proteína se cambia por las **quinasas** agregando grupos fosfato o por las **fosfatasas** eliminando los grupos fosfato.
- El control postranscripcional de la expresión génica también implica la **degradación de proteínas**. Las proteínas específicas para la destrucción se unen covalentemente a la **ubiquitina**, que las etiqueta para la degradación en un **proteosoma**, una estructura macromolecular grande. Las **proteasas** asociadas con proteosomas degradan la proteína en cortos fragmentos peptídicos.

EVALÚE SU COMPRENSIÓN

1. La regulación de la mayoría de los genes bacterianos se produce en el nivel de (a) transcripción (b) traducción (c) replicación (d) postraducción (e) posreplicación

2. El operador de un operón (a) codifica la información para la proteína represora (b) es el sitio de unión para el inductor (c) es el sitio de unión para la proteína represora (d) es el sitio de unión para la ARN polimerasa (e) codifica la información para la PAC

3. Una mutación que inactiva el gen represor del operón *lac* resulta en (a) la transcripción continua de los genes estructurales (b) la no transcripción de los genes estructurales (c) la unión del represor al operador (d) no hay producción de la ARN polimerasa (e) no hay diferencia en la velocidad de transcripción

4. Un operón reprimible codifica a las enzimas de la siguiente ruta.

$$A \xrightarrow{\text{Enzima 1}} B \xrightarrow{\text{Enzima 2}} C \xrightarrow{\text{Enzima 3}} D$$

¿Qué componente de la ruta es más probable que sea el correpresor de ese operón? (a) sustancia A (b) sustancia B o C (c) sustancia D (d) enzima 1 (e) enzima 3

5. La inhibición de retroalimentación es un ejemplo de control a nivel de (a) transcripción (b) traducción (c) postraducción (d) replicación (e) todas las anteriores

6. ¿Cuál de los siguientes es un ejemplo de control positivo? (a) la transcripción se produce cuando un represor se une a un inductor (b) la transcripción no puede ocurrir cuando un represor se une a un correpresor (c) la transcripción se estimula cuando una proteína activadora se une al ADN (d) a y b (e) a y c

7. La "cremallera" de una proteína de cremallera de leucina une (a) aminoácidos específicos a pares específicos de bases del ADN (b) dos cadenas polipeptídicas entre sí (c) una región de ADN a otra región de ADN (d) los aminoácidos a los átomos de zinc (e) ARN polimerasa al operador

8. Los genes inactivos tienden a encontrarse en (a) cromatina altamente condensada, conocida como eucromatina (b) cromatina descondensada, conocida como eucromatina (c) cromatina altamente condensada, conocida como heterocromatina (d) cromatina descondensada, conocida como heterocromatina (e) cromatina que no está organizada como nucleosomas

9 .¿Cuál de los siguientes enunciados es característico de los genes y la regulación de genes en bacterias, pero *no* en eucariotas? (a) presencia de estimuladores (b) caperuzas de ARNm (c) muchos cromosomas por célula (d) la unión del ADN a las proteínas reguladoras (e) ningún requisito para el empalme del exón

10. ¿Cuál de los siguientes enunciados es característico de los genes y de la regulación génica en bacterias y eucariotas? (a) promotores (b) ADN no codificante dentro de las secuencias codificantes (c) estimuladores (d) operones (e) ADN ubicado en un núcleo

11. A través del empalme alternativo, las eucariotas (a) refuerzan la inactivación del gen (b) evitan la transcripción de heterocromatina (c) producen proteínas relacionadas pero diferentes en diversos tejidos (d) amplifican los genes para cumplir el requisito de altos niveles de un producto génico (e) unen factores de transcripción a estimuladores para activar la transcripción.

PENSAMIENTO CRÍTICO

1. Compare los tipos de genes bacterianos asociados con operones inducibles, los relacionados con operones reprimibles, y los que son constitutivos. Prediga la categoría en la que cada uno de los siguientes genes podría ajustarse mejor: (a) un gen que codifica la ARN polimerasa, (b) un gen que codifica una enzima requerida para degradar maltosa, (c) un gen que codifica una enzima utilizada en la síntesis de la adenina.

2. El gen regulador que codifica el represor de triptófano no está estrechamente ligado al operón *trp*. ¿Sería ventajoso si lo estuviera? Explique su respuesta.

3. **VÍNCULO CON LA EVOLUCIÓN.** Sugiera por qué la evolución causó múltiples niveles de regulación de genes en eucariotas multicelulares.

4. **VÍNCULO CON LA EVOLUCIÓN.** Cuando se comparan las secuencias de ADN en diferentes especies se observa que se han conservado (sin cambios) más segmentos de ADN que no codifican proteínas que las regiones codificantes de proteínas. Estas regiones no codificantes de proteínas se interpretan como elementos reguladores génicos. Sugiera por qué los elementos reguladores de genes no han sufrido muchos cambios durante el curso de la evolución.

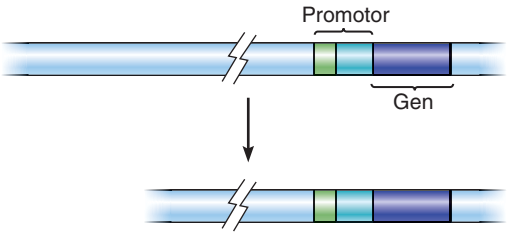
5. **ANÁLISIS DE DATOS.** Desarrolle una simple hipótesis que pudiera explicar el comportamiento de cada uno de los siguientes tipos de mutantes en *E. coli*:

   Mutante a: La posición en el mapa de esta mutación se encuentra en el operón *trp*. Las células mutantes son constitutivas, es decir, que producen todas las enzimas codificadas por el operón *trp*, incluso si grandes cantidades de triptófano están presentes en el medio de crecimiento.

   Mutante b: La posición en el mapa de esta mutación se encuentra en el operón *trp*. Las células mutantes no producen enzimas codificadas por el operón *trp* bajo cualquier condición.

   Mutante c: La posición en el mapa de esta mutación está a cierta distancia del operón *trp*. Las células mutantes son constitutivas, es decir, que producen todas las enzimas codificadas por el operón *trp*, incluso si el medio de crecimiento contiene grandes cantidades de triptófano.

6. **ANÁLISIS DE DATOS.** Usted está estudiando la velocidad de transcripción de un gen eucariota particular. Cuando el ADN situado a varios miles de bases corriente arriba del gen se elimina, la velocidad de transcripción del gen disminuye drásticamente. ¿Cómo interpreta estos resultados?



CENGAGENOW™ Preguntas adicionales están disponibles en CengageNOW en www.cengage.com/login.

15 Tecnología ADN y genómica

Cortesía de GloFish®

Pez transgénico (GloFish®). Estos peces del acuario brillan en diversos colores, verde, rojo, o amarillo porque los investigadores insertaron en su genoma, un gen proveniente de las medusas o del coral marino que codifica una proteína fluorescente.

CONCEPTOS CLAVE

15.1 Los científicos utilizan tecnología del ADN para producir muchas copias de genes específicos (clonación del gen).

15.2 Los biólogos estudian al ADN empleando la electroforesis en gel, transferencia de ADN, secuenciación automatizada de ADN, y otros métodos.

15.3 La genómica es un campo emergente que comprende la estructura, función y evolución de los genomas.

15.4 La tecnología del ADN y la genómica tienen amplias aplicaciones en medicina, agricultura y en ciencias forenses, entre otras.

15.5 Los científicos deben evaluar los riesgos de cada nuevo organismo recombinante.

A mediados de la década de 1970, inició el desarrollo de nuevas formas de estudio del ADN que condujeron a métodos de investigación radicalmente novedosos, como la **tecnología del ADN recombinante**, en la cual los investigadores empalman ADN de diferentes organismos en el laboratorio. Un objetivo de esta tecnología es permitir a los científicos obtener muchas copias de un segmento específico de ADN para fines de estudio. Ya que continuamente están surgiendo nuevos métodos para analizar el ADN, aquí no se intentará explorarlos en detalle. En lugar de ello, se analizan algunos de los métodos importantes que han aportado un fundamento para las tecnologías comúnmente utilizadas por los genetistas moleculares.

En principio se considera cómo los estudios de secuencias de ADN han ayudado a los científicos a entender la organización de los genes y la relación entre los genes y sus productos. En efecto, la mayor parte de nuestro conocimiento actual de la estructura y control de la expresión de los genes eucariotas, y de sus funciones durante el desarrollo de un organismo, proviene de la aplicación de esos métodos. La secuenciación de ADN también ha revolucionado sistemáticamente ayudando a aclarar las relaciones evolutivas.

Este capítulo también explora algunas de las aplicaciones prácticas de las tecnologías del ADN. Una de las áreas de estudio, de rápido avance, es la **modificación molecular**, que altera el ADN de un organismo para producir nuevos genes con nuevos rasgos. La modificación molecular, también llamada *ingeniería genética*, puede tomar múltiples vías, que van desde la investigación básica a la producción de cepas de bacterias para fabricar

productos proteínicos de diversa utilidad, hasta el desarrollo de plantas y animales que expresan genes ajenos (vea la fotografía).

El desarrollo de la clonación de ADN, de la modificación molecular, y de técnicas relacionadas ha transformado el punto de vista de las personas acerca de la **biotecnología**, que es el uso comercial o industrial de células u organismos. Actualmente, la biotecnología incluye numerosas aplicaciones en tan diversas áreas como medicina, alimentos y agricultura, y en ciencias forenses.

15.1 CLONACIÓN DEL ADN

OBJETIVOS DE APRENDIZAJE

1. Explicar cómo funciona una enzima de restricción típica para cortar las moléculas de ADN y dar ejemplos de las aplicaciones de estas enzimas en la tecnología del ADN recombinante.
2. Distinguir entre una biblioteca de ADN genómico, una biblioteca cromosómica, y una biblioteca de ADN complementario (ADNc); explicar por qué se podría clonar el mismo gen eucariota de ambas bibliotecas, de ADN genómico y de ADNc.
3. Explicar cómo se utiliza una sonda o fragmento de ADN.
4. Describir cómo se utiliza la reacción en cadena de la polimerasa para amplificar el ADN in vitro.

La tecnología del ADN recombinante no se desarrolló rápidamente. Tiene sus raíces en la década en 1940 en estudios genéticos de bacterias y **bacteriófagos** ("devoradores de bacterias") o virus que las infectan. (Vea la figura 12-2, que muestra algunos bacteriófagos en la bacteria *Escherichia coli*). El biólogo molecular Paul Berg fue el primer investigador que elaboró una molécula de ADN recombinante; en 1980, compartió el Premio Nobel en Química por sus contribuciones a la tecnología del ADN recombinante. Después de décadas de investigación básica y la acumulación de extenso conocimiento, esta tecnología se ha hecho alcanzable y es disponible entre muchos científicos que ahora emplean esos métodos.

En la tecnología del ADN recombinante, los científicos utilizan **enzimas de restricción** (endonucleasas) de las bacterias para cortar moléculas de ADN sólo en lugares específicos. Las enzimas de restricción permiten dividir la molécula de ADN en segmentos manejables. Luego, cada fragmento se puede incorporar a una molécula **vectorial** apropiada, un portador capaz de llevar el fragmento de ADN al interior de la célula.

Los bacteriófagos y las moléculas de ADN llamadas plásmidos son dos ejemplos de vectores. La molécula de ADN bacteriano es una doble cadena generalmente circular y cerrada; mientras que la mayoría de los **plásmidos** son moléculas sueltas de ADN, mucho más pequeñas, que pueden estar presentes y replicarse dentro de una célula bacteriana, como la *E. coli*. Los investigadores introducen plásmidos en células bacterianas mediante un método llamado **transformación**, mediante el cual las células permiten el ingreso de ADN ajeno (vea el capítulo 12). Para que la transformación sea eficiente, los científicos alteran la química de las células mediante la *electroporación o electropermeabilización*, que consiste en aplicar un shock eléctrico, para que la membrana plasmática sea permeable a los plásmidos. Cuando el plásmido entra a la célula, puede integrarse al genoma, replicarse y transmitirse a las células hijas durante la división celular. Cuando un *plásmido recombinante*, que tiene empalmado un ADN ajeno, se replica de esta manera, se elaboran muchas copias idénticas del ADN ajeno; en otras palabras, el ADN ajeno se **clona**.

Los **transposones** son otros vectores eficientes para transferir genes en ratones y en otros organismos modelo utilizados en la investigación. Recuerde, del capítulo 13, que un transposón es un elemento genético móvil que puede cortarse a sí mismo de un lugar del genoma de una célula e insertarse en un lugar o posición diferente.

Las enzimas de restricción son "tijeras moleculares"

El descubrimiento de las **enzimas de restricción** constituyó un importante avance en el desarrollo de la tecnología del ADN recombinante. En la actualidad, un gran número de distintos tipos de enzimas de restricción, cada uno con sus propias características, están fácilmente disponibles a los investigadores. Por ejemplo, una enzima de restricción conocida como *Hin*dIII es capaz de buscar un segmento de ADN llamado sitio de restricción del tipo 5′–AAGCTT–3′, y cuando lo encuentra, lo corta. Un *sitio de restricción* es una secuencia de ADN que contiene el sitio que será eliminado o cortado por una enzima de restricción específica. La secuencia 5′-GAATTC– 3′ es cortada por otra enzima de restricción, conocida como *Eco*RI. En general, los nombres de las enzimas de restricción son derivados de los nombres de las bacterias en que originalmente fueron aisladas. Así, *Hin*dIII y *Eco*RI son derivados de *Hemophilus influenzae* y *E. coli*, respectivamente.

¿Por qué las bacterias producen estas enzimas? Durante la infección, un bacteriófago inyecta su ADN en la célula bacteriana. La bacteria se puede defender a sí misma si tiene enzimas de restricción que ataquen al ADN del bacteriófago. La célula bacteriana cuida que su propio ADN no sufra algun daño, modificándolo después de la replicación. Para ello, una enzima agrega un grupo metilo a una o más bases en cada sitio de restricción de tal forma que la enzima de restricción no pueda actuar en el ADN bacteriano.

Las enzimas de restricción son una herramienta que permite a los científicos cortar, de manera controlada, el ADN cromosómico en fragmentos más cortos. Muchas de las enzimas de restricción empleadas para estudios de ADN recombinante cortan **secuencias palindrómicas** (se leen igual en ambas direcciones), lo que significa que la secuencia de bases de una cadena, se lee lo mismo que su cadena complementaria en la dirección 5′ ⟶ 3′. Así, en el ejemplo de la *Hin*dIII, ambas cadenas leen 5′–AAGCTT–3′; que, como una molécula de doble cadena se diagrama como sigue:

5′—AAGCTT—3′
3′—TTCGAA—5′

Al cortar ambas cadenas del ADN, pero en forma escalonada, esas enzimas producen fragmentos con idénticos extremos complementarios de cadena simple:

5′—A AGCTT—3′
3′—TTCGA A—5′

Esos extremos se llaman *extremos pegajosos* porque se emparejan mediante enlaces de hidrógeno con los extremos de cadenas complementarias, de otras moléculas de ADN que han sido cortadas con la misma enzima (**FIGURA 15-1**). Una vez que los extremos pegajosos de las dos moléculas se han unido de esta manera, entonces se tratan con **ADN ligasa**, una enzima que une covalentemente a los dos fragmentos de ADN para formar una molécula de ADN recombinante estable. (En el capítulo 12 se analizó el ADN ligasa en la sección sobre replicación de ADN).

El ADN recombinante se forma cuando el ADN está empalmado en un vector

En la tecnología del ADN recombinante, los genetistas cortan el ADN que va a ser clonado y el ADN del plásmido mediante la misma enzima de restricción. Entonces las dos muestras de ADN son mezcladas bajo condiciones que faciliten el enlace de hidrógeno entre las bases complementarias de los extremos pegajosos, y las muescas en el ADN recombinante resultante se sellan por el ADN ligasa (**FIGURA 15-2**).

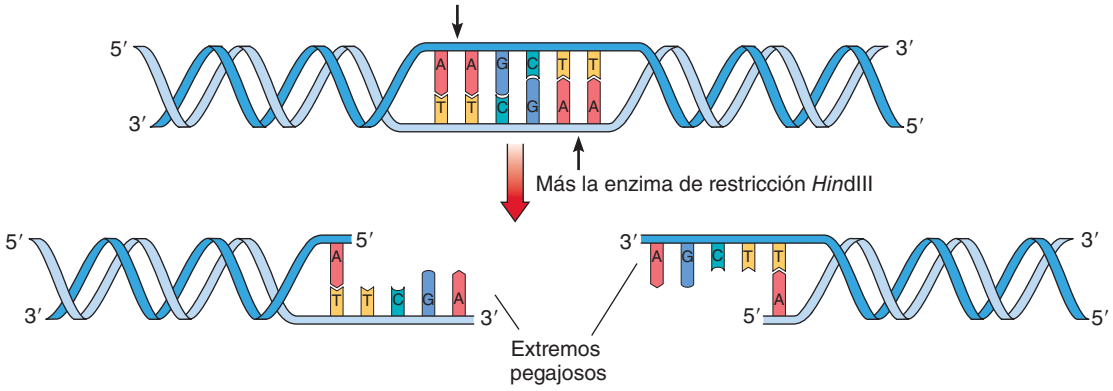


FIGURA 15-1 ***Animada*** **Corte de ADN con una enzima de restricción**

Muchas enzimas de restricción, como la *Hin*dIII, cortan el ADN en secuencias que son palindrómicas, produciendo extremos pegajosos complementarios. Las pequeñas flechas negras designan los sitios de escisión de la enzima.

MÉTODO DE INVESTIGACIÓN

¿Por qué se utiliza?

Un plásmido es un portador de ADN ajeno a una célula bacteriana anfitriona, en donde se hacen muchas copias del gen de interés conforme se divide la célula. Esas copias son empleadas en diferentes tipos de investigación, por ejemplo, para elaborar el producto génico específico, que está codificado por el ADN ajeno.

¿Cómo se hace esto?

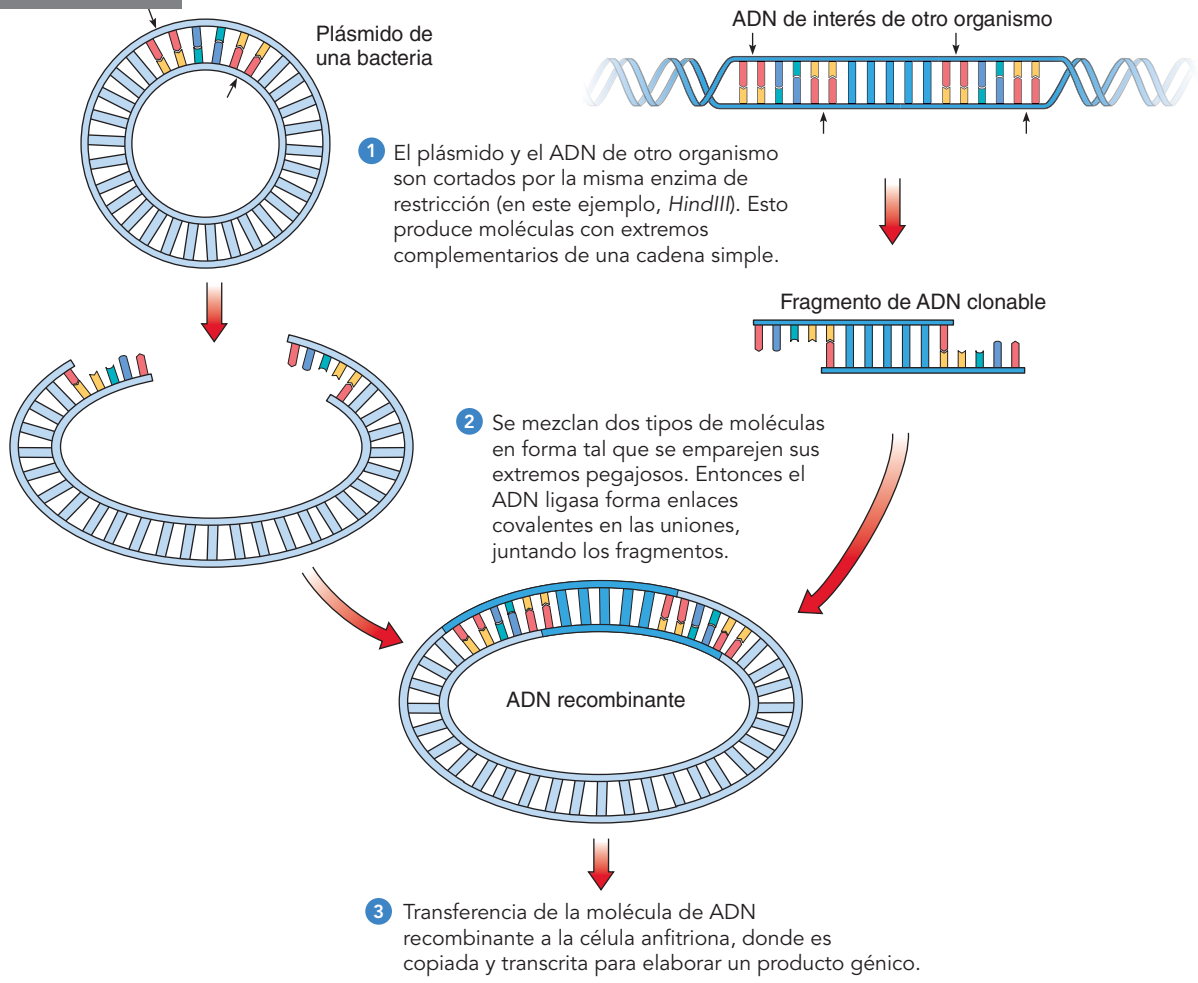
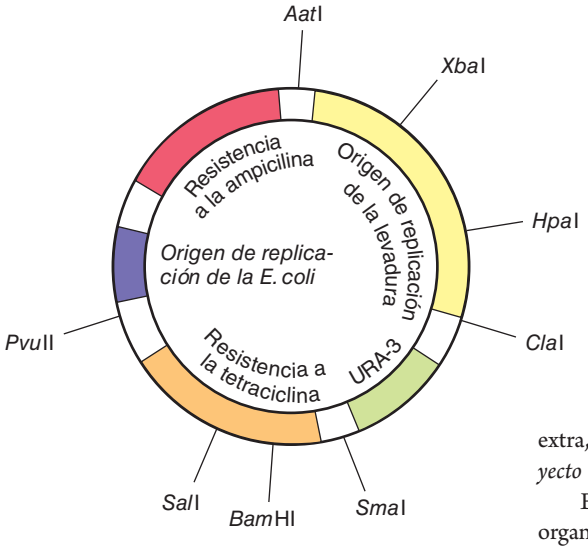
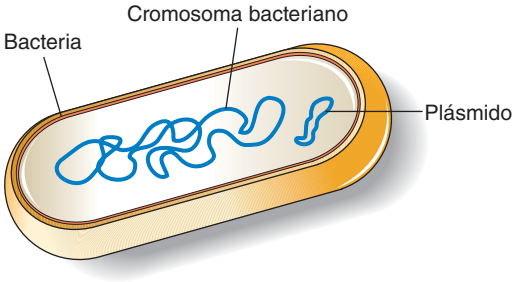


FIGURA 15-2 Empalme de ADN ajeno (gen de interés) en un vector de clonación (en este ejemplo, un plásmido bacteriano) para producir ADN recombinante



(a) Este vector plásmido tiene varias características útiles. Los investigadores lo ensamblaron a partir de fragmentos de ADN que aislaron de plásmidos, genes de *E. coli*, y genes de levadura. Los dos orígenes de replicación, uno para la *E. coli* y otro para la levadura, *Saccharomyces cerevisiae*, replican independientemente en cualquier tipo de célula. Las letras sobre el círculo externo designan sitios para enzimas de restricción que cortan al plásmido sólo en esa posición. También se muestran los genes de resistencia para los antibióticos ampicilina y tetraciclina, y el gen *URA-3* de levadura. El gen *URA-3* es útil cuando se transforman células de levadura que carecen de una enzima requerida para la síntesis de uracilo. Las células que admiten el plásmido crecen en un medio deficiente de uracilo.



(b) Tamaños relativos de un plásmido y el ADN principal de una bacteria.

FIGURA 15-3 Plásmidos

Los plásmidos que ahora se utilizan en el trabajo del ADN recombinante han sido extensamente manipulados en el laboratorio para incluir características útiles para aislar y analizar el ADN clonado (**FIGURA 15-3**). Entre éstos está un origen de replicación (vea el capítulo 12), uno o más sitios de restricción, y genes que dejen a los investigadores seleccionar células transformadas mediante plásmidos recombinantes. Estos genes permiten que las células transformadas crezcan bajo condiciones específicas en las cuales las células sin esta modificación, no pueden hacerlo. Típicamente, los plásmidos no contienen genes esenciales de las células bacterianas en condiciones normales. Sin embargo, con frecuencia transportan genes que son útiles bajo condiciones ambientales específicas, como genes que confieren resistencia a antibióticos particulares o que permiten que las células utilicen un nutriente específico. Por ejemplo, las células transformadas con un plásmido que incluye un gen para resistencia al antibiótico tetraciclina pueden crecer en un medio que contiene tetraciclina, mientras que ahí las células no transformadas no pueden hacerlo.

Una propiedad limitante de cualquier vector es el tamaño del fragmento de ADN que puede transportar de manera efectiva. Es frecuente que el tamaño de un segmento de ADN se presente en kilobases (kb), con 1 kb igual a 1000 pares de bases. Normalmente, los fragmentos que son más pequeños que 10 kb son insertados en plásmidos para empleo en *E. coli*. Sin embargo, fragmentos mayores requieren el uso de vectores bacteriófagos, que pueden manejar hasta 23 kb de ADN. Otros vectores son **vectores de clonación cósmidos**, que son vectores de combinación con características de bacteriófagos y plásmidos, y **cromosomas artificiales bacteriales (BAC)**, que acomodan fragmentos mucho más grandes de ADN. Un solo BAC puede incluir hasta 200 kb de ADN extra, una cualidad que hace a los BAC especialmente útiles en el *Proyecto Genoma Humano*, que se analiza posteriormente en este capítulo.

El ADN recombinante también se puede introducir en las células de organismos eucariotas. Por ejemplo, los genetistas emplean virus modificados como vectores, en células mamarias. Estos virus son desactivados para que no maten a las células que infecten. En su lugar, las moléculas de ADN viral, así como el ADN ajeno que transportan, quedan incorporados en los cromosomas de la célula después de la infección. Posteriormente se analizarán otros métodos que no requieren un vector biológico.

El ADN puede ser clonado en el interior de las células

Debido a que un gen individual sólo es una pequeña parte del ADN total en un organismo, aislar el pedazo de ADN que contiene ese gen particular es igual a encontrar una aguja en un pajar: se necesita un poderoso detector. Actualmente, muchos métodos permiten a los biólogos aislar una secuencia específica de nucleótidos de un organismo. En seguida se presenta el análisis de métodos para clonar el ADN en el interior de las células bacterianas. Como ejemplo se utiliza la clonación del ADN humano, aunque el procedimiento es aplicable para cualquier organismo.

Una biblioteca de ADN genómico contiene fragmentos de todo el ADN en el genoma

El ADN total en una célula constituye su **genoma**. Por ejemplo, si el ADN se extrae de las células humanas, entonces se conoce como ADN genómico humano. Una **biblioteca de ADN genómico** es una colección de miles de fragmentos de ADN que representan a todo el ADN en el genoma. Cada uno de estos fragmentos se puede insertar en un plásmido, que a su vez normalmente se incorpora en una célula bacteriana. Así, una biblioteca de ADN genómico está almacenada en una colección de bacterias recombinantes, cada una con un diferente fragmento de ADN humano. Los científicos emplean bibliotecas de ADN genómico para aislar y estudiar genes específicos. Además, las bibliotecas de ADN genómico contienen un gran número de secuencias de bases que no codifican proteínas.

Los cromosomas individuales también se pueden aislar para elaborar una **biblioteca cromosómica** que contiene todos los fragmentos de ADN en ese cromosoma específico. Si se conoce que un gen de interés está asociado con un cromosoma particular, entonces es más fácil aislar ese gen de una biblioteca cromosómica que de la biblioteca de ADN genómico.

Los métodos de clonación básicos apenas descritos se utilizan para elaborar ADN genómico o bibliotecas cromosómicas. Primero, el ADN se corta con una enzima de restricción, generando una población de fragmentos de ADN (**FIGURA 15-4**). Esos fragmentos varían en tamaño y en la información genética que transportan, pero todos ellos tienen extremos pegajosos idénticos. Los genetistas tratan al plásmido de ADN, que

MÉTODO DE INVESTIGACIÓN

¿Por qué se utiliza?

Una biblioteca genómica es una colección de todos los fragmentos de ADN en el genoma de un organismo; una biblioteca cromosómica es una colección de todos los fragmentos de ADN en un cromosoma específico. Cada fragmento de ADN se "almacena" en un clon de células bacterianas recombinantes. Los científicos emplean bibliotecas genómicas y cromosómicas para aislar y estudiar genes.

¿Cómo se hace esto?

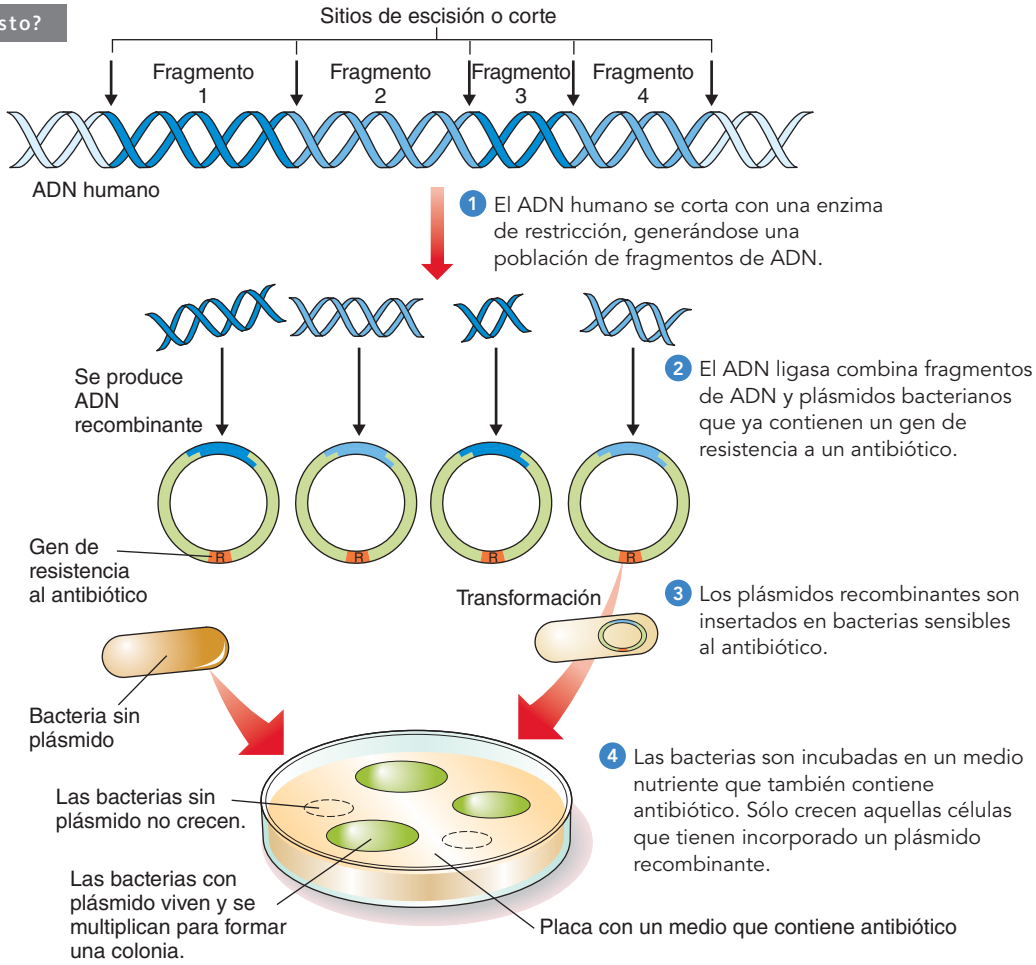


FIGURA 15-4 Producción de una biblioteca de ADN genómico o una biblioteca cromosómica

será empleado como un vector, con la misma enzima de restricción que convierte los plásmidos circulares en moléculas lineales con extremos pegajosos complementarios a aquellos de los fragmentos de ADN humano. Los plásmidos recombinantes se producen mezclando los dos tipos de ADN (humano y plásmido) bajo condiciones que promueven el enlace de hidrógeno de las bases complementarias. Entonces, el ADN ligasa se utiliza para unir covalentemente los extremos emparejados del plásmido y del ADN humano, formando ADN recombinante. Inevitablemente, también se producen plásmidos no recombinantes (*que no se muestran en la figura*) porque algunos plásmidos revierten a su configuración circular original sin incorporar el ADN ajeno, en este caso el humano.

Mediante transformación, los genetistas insertan plásmidos en células bacterianas sensibles al antibiótico. Ya que la proporción de plásmidos a las células se mantiene muy baja, es raro que una célula reciba más de una molécula plásmida, y no todas las células reciben un plásmido. Normalmente los investigadores incuban células sensibles al antibiótico en un medio nutriente que incluye antibióticos; sólo crecen células que incorporan un plásmido que contiene un gen de resistencia al antibiótico. Además, normalmente el plásmido se ha modificado en formas que capacitan a los investigadores para identificar las células con plásmidos recombinantes.

Las bibliotecas de ADN genómico y cromosómicas contienen redundancias; es decir, ciertas secuencias de ADN humano han sido insertadas en plásmidos más de una vez, al azar. Sin embargo, cada plásmido recombinante individual, como un libro en la biblioteca, sólo contiene un único fragmento del genoma humano total.

Para identificar un plásmido que contiene una secuencia de interés, el investigador clona cada plásmido hasta que hay millones de copias para trabajar con ellas. Este proceso ocurre conforme la célula bacteriana crece y se divide. Una muestra diluida del cultivo bacteriano se esparce en un medio de crecimiento sólido (placas de agar), así las células quedan bastante separadas. Cada célula se divide muchas veces, produciendo una **colonia** visible, que es un clon de células genéticamente idénticas a partir de una célula individual.

Todas las células de una colonia particular contienen el mismo plásmido recombinante, así durante este proceso también se clona una específica secuencia de ADN humano. La tarea importante es determinar qué colonia, de las miles, contiene un fragmento clonado de interés. Secuencias específicas de ADN se identifican en diversas formas.

Una sonda complementaria de ADN detecta una específica secuencia de ADN

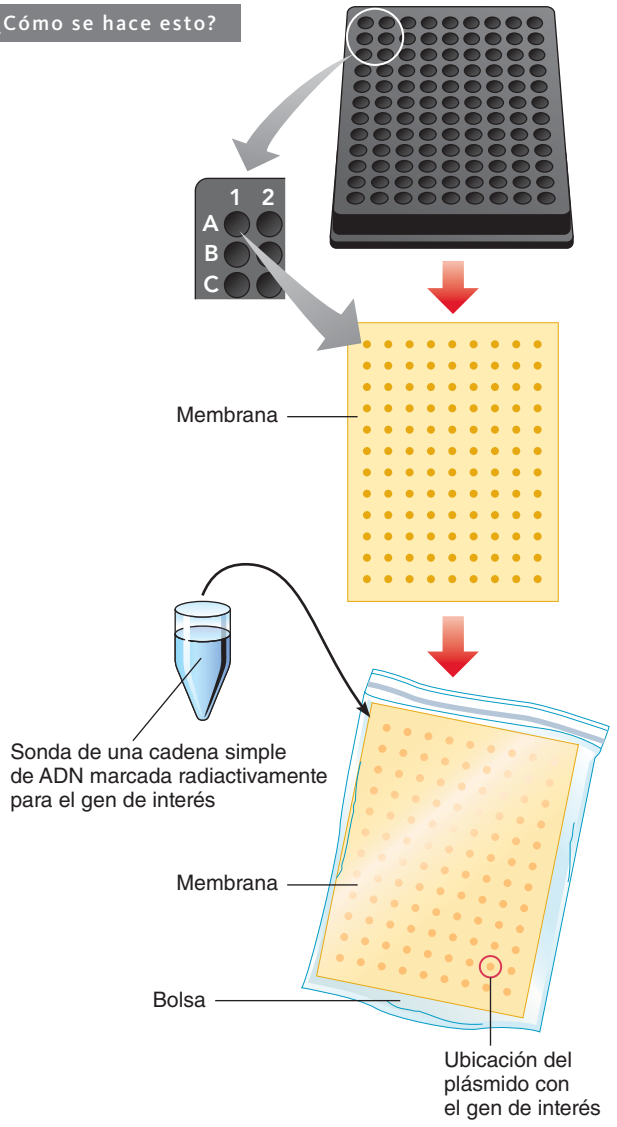
Suponga que un investigador desea examinar miles de moléculas de ADN recombinantes en células bacterianas para encontrar la secuencia específica de ADN de interés. Un método común para detectar una secuencia específica de ADN implica el uso de una **sonda de ADN**, que es un segmento de ADN que es homólogo a parte de la secuencia de interés. Normalmente, la sonda de ADN es un segmento de ADN de una cadena, marcado radiactivamente, que puede **hibridar**, unir mediante el apareamiento de bases, con secuencias de bases complementarias en el ADN objetivo.

Para encontrar un ADN específico, los biólogos transfieren la biblioteca genómica a una membrana de nitrocelulosa o de nylon (**FIGURA 15-5**). Luego, tratan esta membrana químicamente para romper las células bacterianas, liberando los fragmentos de cadena simple de ADN (La cadena simple de ADN se une a la membrana). Entonces incuban

MÉTODO DE INVESTIGACIÓN

¿Por qué se utiliza? Una sonda de ácido nucleico radiactivo revela la presencia de secuencias de ADN complementarias en una biblioteca genómica.

¿Cómo se hace esto?



1. Todos los clones de la biblioteca genómica se almacenan en placas multipozos. La biblioteca genómica completa de un organismo se guarda en muchas de esas placas, que se apilan con una tapa en la parte superior.
2. Las células de cada clon se transfieren a una ubicación específica en una membrana de nylon o de nitrocelulosa. Luego, la membrana se trata químicamente para romper las células bacterianas, y así se liberan los plásmidos que contienen fragmentos de ADN.
3. La sonda marcada se agrega a la membrana y se hibridiza con cualquier secuencia de nucleótidos complementaria (en este caso, con el gen de interés).
4. La hibridación se observa como un punto oscuro al poner la membrana contra la película de rayos X, que entonces se revela.

FIGURA 15-5 Identificación de una secuencia específica de ADN en una biblioteca genómica mediante hibridación con una sonda de ácido nucleico

la membrana con la sonda radiactiva para permitir que las sondas se hibriden con cualquier cadena complementaria de ADN que pueda estar presente. Cada lugar en la membrana que contenga ADN complementario al de la sonda particular se convierte en radiactiva y se detecta mediante *autorradiografía* (vea el capítulo 2), empleando película de rayos X. Por lo tanto, cada lugar sobre la película identifica una colonia con un plásmido que incluye el ADN de interés. Entonces, los biólogos retornan a la biblioteca genómica y eliminan las células que contienen la secuencia clonada de interés. Así, esas células crecen en cultivos para producir millones de nuevas bacterias, todas con el ADN recombinante de interés.

Una biblioteca de ADNc es complementaria al ARNm y no contiene intrones

Con frecuencia, los investigadores desean clonar genes intactos pero evitando a los **intrones**, que son regiones de genes eucariotas que no codifican proteínas. Los científicos también pueden desear clonar sólo aquellos genes que se expresan en un tipo celular particular. En tales casos, construyen bibliotecas de copias de ADN a partir del ARNm maduro en donde se han eliminado los intrones. Las copias, que se conocen como **ADN complementario (ADNc)** porque son complementarias al ARNm, también carecen de intrones. Los investigadores utilizan la enzima **transcriptasa inversa** (vea el capítulo 13) para sintetizar ADNc de cadena simple. Luego, se utiliza ADN polimerasa para formar la doble cadena de ADNc (**FIGURA 15-6**). Una **biblioteca de ADNc** se forma empleando ARNm de un solo tipo celular como material de inicio. Las moléculas de ADNc de doble cadena se insertan en vectores plásmido o virus, que después se multiplican dentro de células bacterianas.

El análisis de clones de ADNc permite a los investigadores determinar ciertas características de la proteína codificada por el gen, incluyendo su secuencia de aminoácidos. También pueden estudiar la estructura del ARNm maduro. Así mismo, como el ADNc es copia del ARNm, no tiene secuencias de intrones, por tanto cuando se comparan las secuencias de bases del ADNc con las del ADN genómico o con las de una biblioteca de ADN cromosómico se revelan las posiciones de las secuencias codificantes de los intrones y los exones en el gen.

Las secuencias de ADNc clonadas también son útiles cuando los genetistas quieren producir una proteína eucariota mediante bacterias. En caso de introducir un gen humano que contiene intrones, como el gen para la hormona del crecimiento humano, en una bacteria, ésta es incapaz de eliminar los intrones del ARN transcrito para elaborar un ARNm funcional a fin de fabricar su producto proteínico. Sin embargo, si inserta un clon de ADNc del gen en la bacteria, su transcrito contiene una región codificante no interrumpida. En tal caso, una proteína funcional se sintetiza, cuando los genetistas insertan el gen corriente abajo, de un promotor bacteriano apropiado y si además incluyen las secuencias de iniciación de traducción bacteriano correspondientes.

La reacción en cadena de la polimerasa amplifica el ADN in vitro

Los métodos que se acaban de describir para amplificar, o elaborar múltiples copias de una específica secuencia de ADN implica la clonación de ADN en células, normalmente éstas son las bacterias. Estos procesos consumen tiempo y requieren una adecuada muestra de ADN como material de inicio. La **reacción en cadena de la polimerasa (RCP)**, desarrollada en 1985 por el bioquímico Kary Mullis, permite a los investigadores amplificar una minúscula muestra de ADN *sin necesidad de realizar la clonación en una célula*. En pocas horas el ADN es amplificado millones de veces. En 1993, Mullis recibió el Premio Nobel de Química por este trabajo.

En la RCP, el ADN polimerasa utiliza nucleótidos e iniciadores o cebadores para replicar una secuencia de ADN in vitro (fuera de un

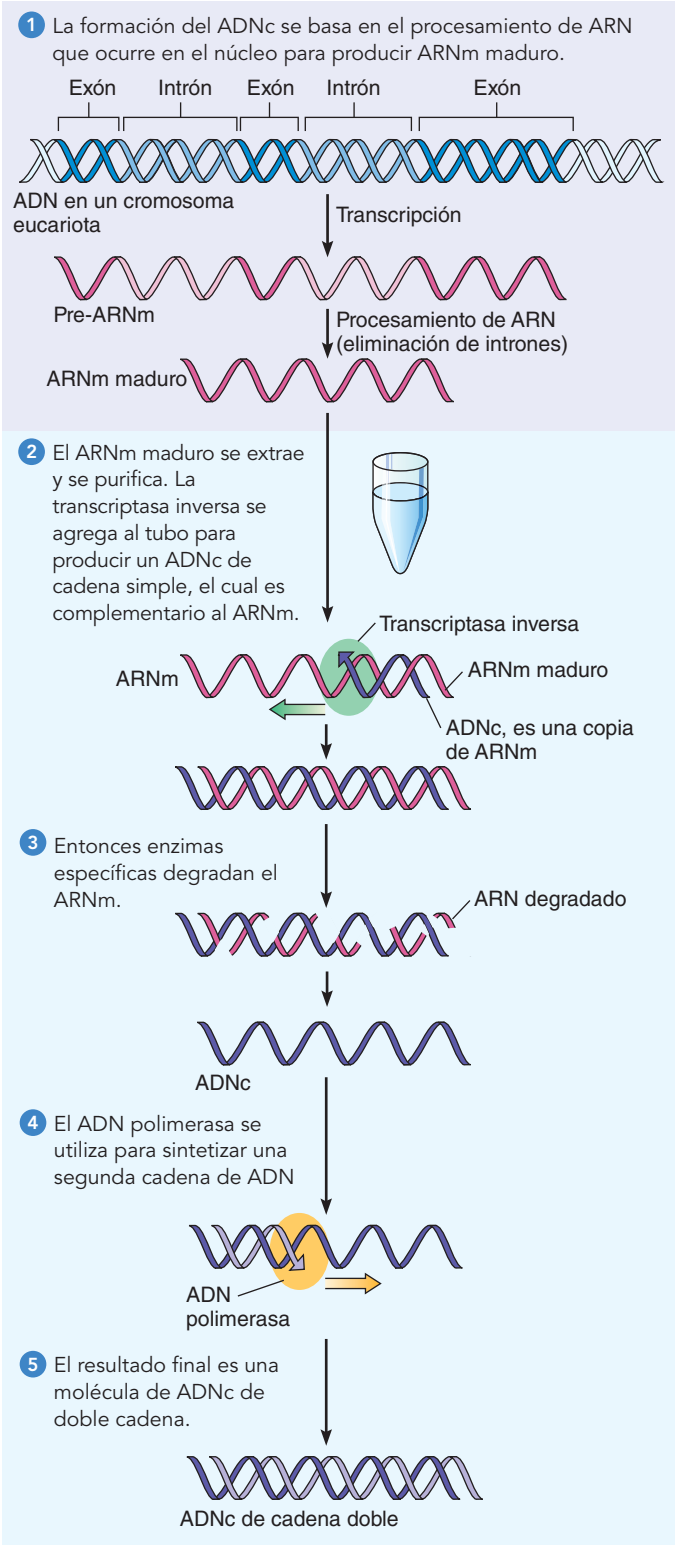


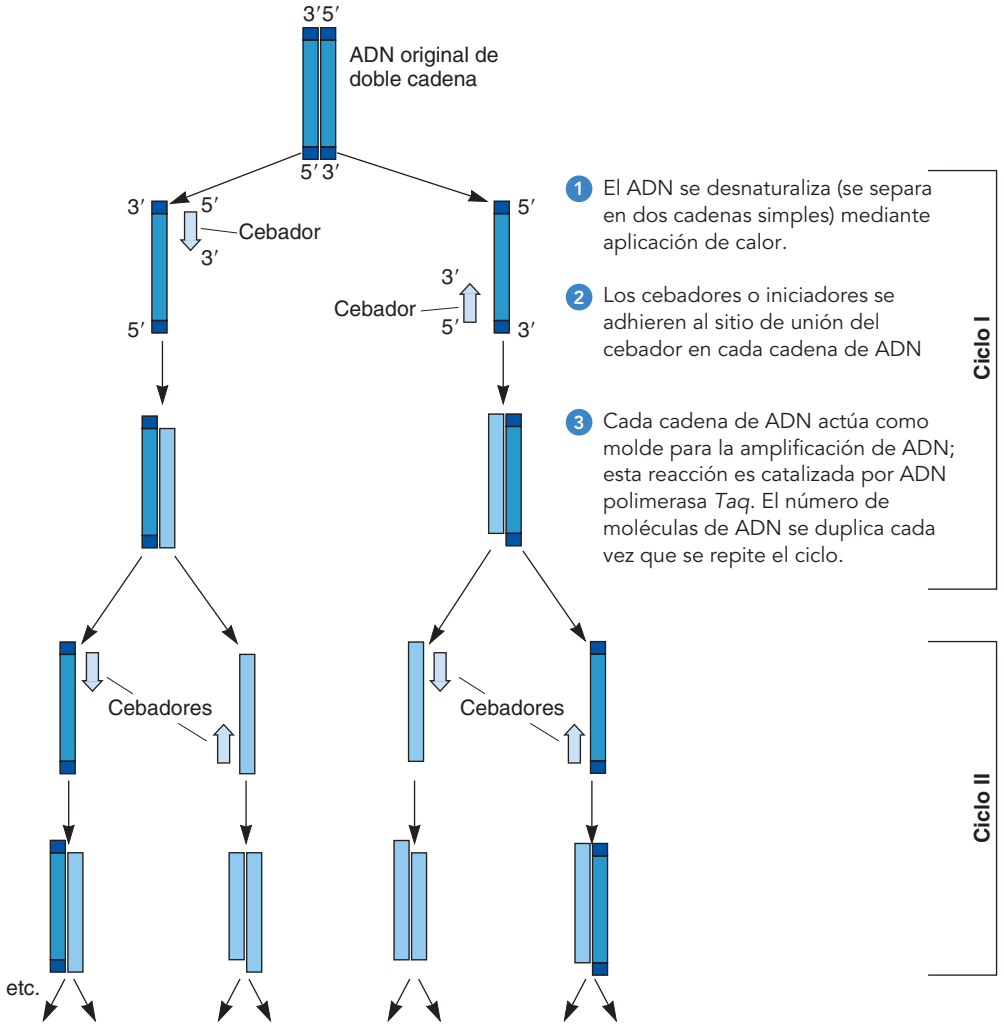
FIGURA 15-6 ***Animada*** **La formación de ADNc**

organismo vivo), produciendo dos moléculas de ADN (**FIGURA 15-7**). Entonces los investigadores desnaturalizan, o separan por calor, las dos cadenas de cada molécula y las replican otra vez, fabricando cuatro moléculas de cadena doble. Después del próximo ciclo de calentamiento y replicación, existen ocho moléculas, y así sucesivamente, con el número de moléculas de ADN doblándose en cada ciclo. Después de sólo 20 ciclos de calentar y enfriar, realizados con equipo automático, este proceso exponencial produce ¡2^{20}, o más de 1 millón, de copias de la secuencia objetivo!

Como la reacción se puede realizar eficientemente sólo si la ADN polimerasa permanece estable durante muchos ciclos de calentamiento, entonces los investigadores utilizan ADN polimerasa resistente al calor, conocida como polimerasa *Taq*. El nombre de esta enzima refleja su fuente, *Thermus aquaticus*, una bacteria que vive en las aguas termales del Parque Nacional Yellowstone. Debido a que en este ambiente el agua está cerca del punto de ebullición, todas las enzimas en *T. aquaticus* han evolucionado para ser estables a elevadas temperaturas. (Del capítulo 3, recuerde que al calentarse la mayoría de las proteínas se desnaturalizan irreversiblemente, cambian su configuración global y pierden su actividad biológica). Las bacterias que viven en conductos termales de mares profundos han evolucionado de manera similar a las enzimas resistentes al calor.

MÉTODO DE INVESTIGACIÓN

¿Por qué se utiliza? La RCP toma una muestra extremadamente pequeña de ADN y la amplifica a millones de copias en pocas horas.



¿Cómo se hace esto? La mezcla para la reacción inicial incluye una muy pequeña cantidad de ADN de doble cadena, precursores de ADN (desoxirribonucleótidos), cebadores específicos de ácido nucleico, y la enzima ADN polimerasa *Taq*, resistente al calor. La RCP incluye ciclos repetidos de desnaturalización, adhesión al cebador y la elongación de la cadena con pares de bases complementarias que se van agregando por acción enzimática.

FIGURA 15-7 ***Animada*** **Amplificación de ADN mediante la reacción en cadena de la polimerasa (RCP)**

Prácticamente, la técnica RCP tiene aplicaciones sin límites. Hace más fácil la clonación. A los investigadores les permite amplificar y analizar muestras minúsculas de ADN de una diversidad de fuentes, que van desde escenas de crímenes hasta restos arqueológicos. Por ejemplo, los científicos han empleado la RCP para analizar el ADN mitocondrial obtenido de los huesos del Neandertal (vea el capítulo 22). Una parte del genoma del Neandertal fue secuenciado en 2006, y los investigadores pudieron compararlo con las partes equivalentes del genoma humano.

Una limitación de la técnica RCP es su altísima sensibilidad. Aún una minúscula cantidad de contaminante en el ADN de muestra se puede amplificar si ésta incluye una secuencia de ADN complementaria a los cebadores, conduciendo potencialmente a una conclusión errónea. Los científicos toman precauciones adecuadas para eliminar esto y otros problemas técnicos.

Repaso

- ¿Qué son las enzimas de restricción? ¿Cómo se emplean en la investigación de ADN recombinante?
- ¿Cuáles son los méritos relativos de las bibliotecas de ADN genómico, de las bibliotecas cromosómicas, y de las bibliotecas de ADNc?
- ¿Cómo se utilizan las sondas de ADN?
- ¿Por qué es valiosa la técnica RCP?

15.2 ANÁLISIS DEL ADN

OBJETIVOS DE APRENDIZAJE

5 Distinguir entre las técnicas de transferencia de ADN, ARN y las de transferencia de proteínas.

6 Describir el método de terminación de la cadena para secuenciación de ADN.

La clonación de ADN en células y la técnica RCP han tenido importantes repercusiones en el análisis genético porque proporcionan suficiente material genético para abordar ciertas cuestiones fundamentales respecto a genes específicos y su ARN o de productos proteínicos. Por ejemplo, ¿cuándo y cómo se expresa un gen? ¿Un gen determinado es idéntico de un individuo a otro? ¿Es diferente de una especie a otra? ¿Dónde se localiza el gen dentro del genoma? En esta sección y en la siguiente, se consideran varias técnicas que ayudan a investigar estas preguntas. En la sección final del capítulo se examinan algunas de las aplicaciones prácticas de la tecnología del ADN.

La electroforesis en gel se emplea para separar macromoléculas

Las mezclas de ciertas macromoléculas, como proteínas, polipéptidos, fragmentos de ADN, o ARN, se separan mediante **electroforesis en gel**, un método que aprovecha que esas moléculas portan grupos cargados eléctricamente que los obliga a migrar en un campo eléctrico. La **FIGURA 15-8** ilustra la electroforesis en gel de moléculas de ADN. Los ácidos nucleicos migran a través del gel hacia el polo positivo del campo eléctrico porque están cargados negativamente debido a sus grupos fosfatos. Como el gel retiene más a las moléculas grandes que a las pequeñas, entonces el ADN se separa según el tamaño de sus componentes. El incluir fragmentos de ADN de tamaño conocido, como estándares, asegura la realización de mediciones exactas de los pesos moleculares de los fragmentos desconocidos. El gel se tiñe después de la separación de los fragmentos de ADN para así mostrar su número y localización.

La transferencia de ADN, ARN y proteínas permite identificar fragmentos específicos

Los genetistas pueden identificar fragmentos específicos de ADN que se hibridan con una sonda de ADN complementario. Sin embargo, es imposible hibridar una sonda con fragmentos de ADN contenidos en un gel. Por esta razón, normalmente el ADN se desnaturaliza y luego se transfiere a una membrana de nitrocelulosa o nylon, que recoge el ADN de manera semejante a como el papel secante absorbe la tinta. El registro resultante, que esencialmente es una réplica del gel, se incuba con una sonda de ADN, que se hibrida con cualquier fragmento de ADN complementario. Si la sonda es radiactiva, el registro se somete a una autorradiografía. Los puntos resultantes en la película de rayos X corresponden a las posiciones de los fragmentos en el gel que son complementarios a la sonda. Actualmente, se detectan muchas sondas mediante luminiscencia química, que se analiza por escáneres computarizados, sin necesidad de la autorradiografía.

Este método para identificar fragmentos de ADN, separándolos mediante electroforesis en gel y después transfiriéndolos a una membrana de nylon o nitrocelulosa, se llama una **transferencia de Southern**, en honor a su inventor, Edward M. Southern de la Universidad de Edinburgo, Escocia (**FIGURA 15-9**). El procedimiento que tiene amplias aplicaciones, se emplea para diagnosticar ciertos tipos de desórdenes genéticos. Por ejemplo, en algunos casos el ADN de un alelo mutante se detecta porque éste emigra de modo muy diferente en el gel, de como lo hace su contraparte normal.

Se emplean técnicas de transferencia similares para estudiar ARN y proteínas. Cuando las moléculas de ARN separadas mediante electroforesis se transfieren a una membrana y se detectan utilizando una sonda de ácido nucleico, al resultado se llama **transferencia Northern** (Northern es un juego de palabras con el apellido del investigador Southern asociado con esta técnica). En el mismo espíritu, la expresión **transferencia Western** se aplica a un registro que contiene proteínas o polipéptidos previamente separados por electroforesis en gel. (Hasta la fecha, nadie ha inventado un tipo de registro que pudiera llamarse transferencia Eastern). En el caso de la transferencia Western, los científicos reconocen los polipéptidos de interés mediante moléculas de anticuerpos marcadas que los unen específicamente. Por ejemplo, la transferencia Western se emplea como diagnóstico para detectar la presencia de proteínas específicas del HIV-1, el virus del SIDA.

Los polimorfismos de longitud de los fragmentos de restricción son una medida de las relaciones genéticas

La variabilidad de genes dentro de una población se puede estudiar en diversas formas. Un método tradicional se basa en la premisa de que ningún par de individuos tiene exactamente el mismo número o posición de enzimas de restricción cortando sitios en el genoma: mutaciones aleatorias de ADN y recombinación en los individuos pueden generar fragmentos de diferentes longitudes por efecto de una enzima de restricción determinada. Estos **polimorfismos de longitud de fragmentos de restricción**, conocidos comúnmente como PLFR, o "riflips", se pueden utilizar para determinar qué tan cercanamente relacionados están diferentes miembros de una población. (El término *polimorfismo* significa "muchas formas" y se refiere a diferencias hereditarias encontradas dentro de una

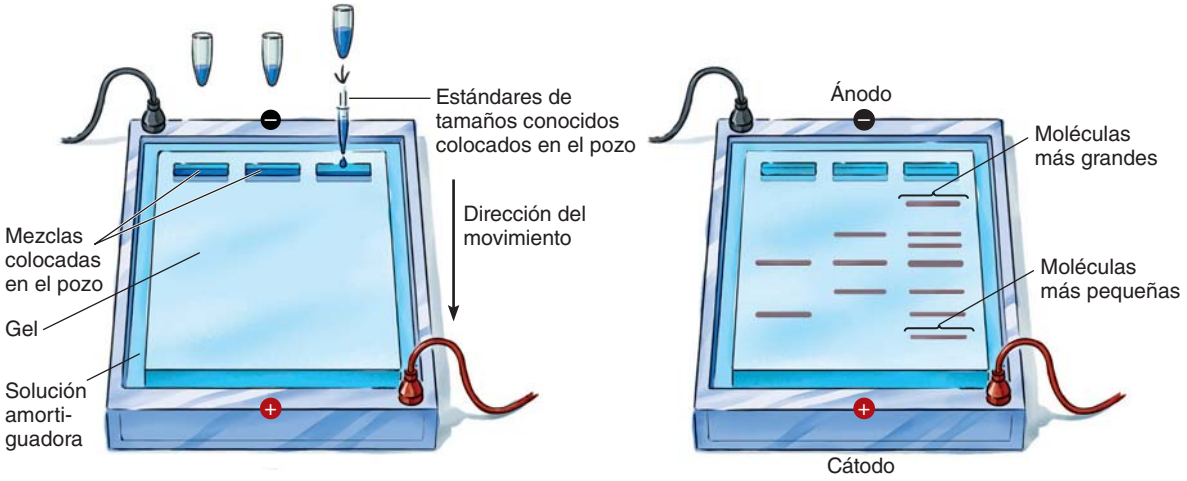
MÉTODO DE INVESTIGACIÓN

¿Por qué se utiliza? La electroforesis en gel separa moléculas, como ácidos nucleicos, con base en su tamaño y carga conforme migran a través de un campo eléctrico.

¿Cómo se hace esto?

1. El investigador coloca un campo eléctrico en un material de gel, que consiste en agarosa o poliacrilamida, que se vierte como una delgada losa en un vidrio o un soporte plexiglás. Después de que el gel se ha solidificado, el científico introduce mezclas de macromoléculas (en este caso, fragmentos de ADN de diferentes tamaños) en pozos formados en un extremo del gel.

2. Cuando se aplica una corriente eléctrica, las moléculas de ADN cargadas negativamente se mueven del polo negativo al polo positivo. Los más pequeños fragmentos de ADN viajan la distancia más larga. En esta etapa las bandas de ADN son invisibles.



3. Este gel contiene fragmentos de ADN separados. El gel se tiñe con bromuro de etidio, un colorante que se une al ADN y es fluorescente bajo luz ultravioleta.

Eurelios/Photo Researchers, Inc.

FIGURA 15-8 Electroforesis en gel

población). Un **polimorfismo genético** existe si individuos de dos o más tipos discretos, o "morfismos", se encuentran en una población.

Las enzimas de restricción se utilizan para cortar el ADN de dos o más individuos, y los fragmentos se separan mediante electroforesis en gel, con el ADN de cada individuo en un carril separado; los fragmentos más cortos migran más lejos que los fragmentos más largos. Para visualizar los fragmentos, los investigadores hacen una transferencia Southern del ADN en el gel, que en seguida se desnaturaliza y permite hibridar con una sonda de ADN. Entonces se puede comparar el patrón de bandas resultante.

El análisis de PLFR se ha empleado para realizar pruebas de paternidad y cuando se analiza la evidencia encontrada en la escena de un crimen. El análisis de PLFR también se ha utilizado en el mapeo de la localización exacta de las mutaciones de genes, como la mutación que causa la fibrosis quística. No obstante que la técnica PLFR ha proporcionado información útil en muchas áreas de la biología, se ha reemplazado rápidamente por métodos más novedosos, como la secuenciación de ADN automatizada (que se analiza en la siguiente sección).

MÉTODO DE INVESTIGACIÓN

¿Por qué se utiliza? La técnica de transferencia e hibridación de Southern permite que el ADN separado mediante electroforesis se transfiera a un filtro como si fuera un gel. Luego, éste puede ser hibridizado con sondas complementarias radiactivas.

¿Cómo se hace esto?

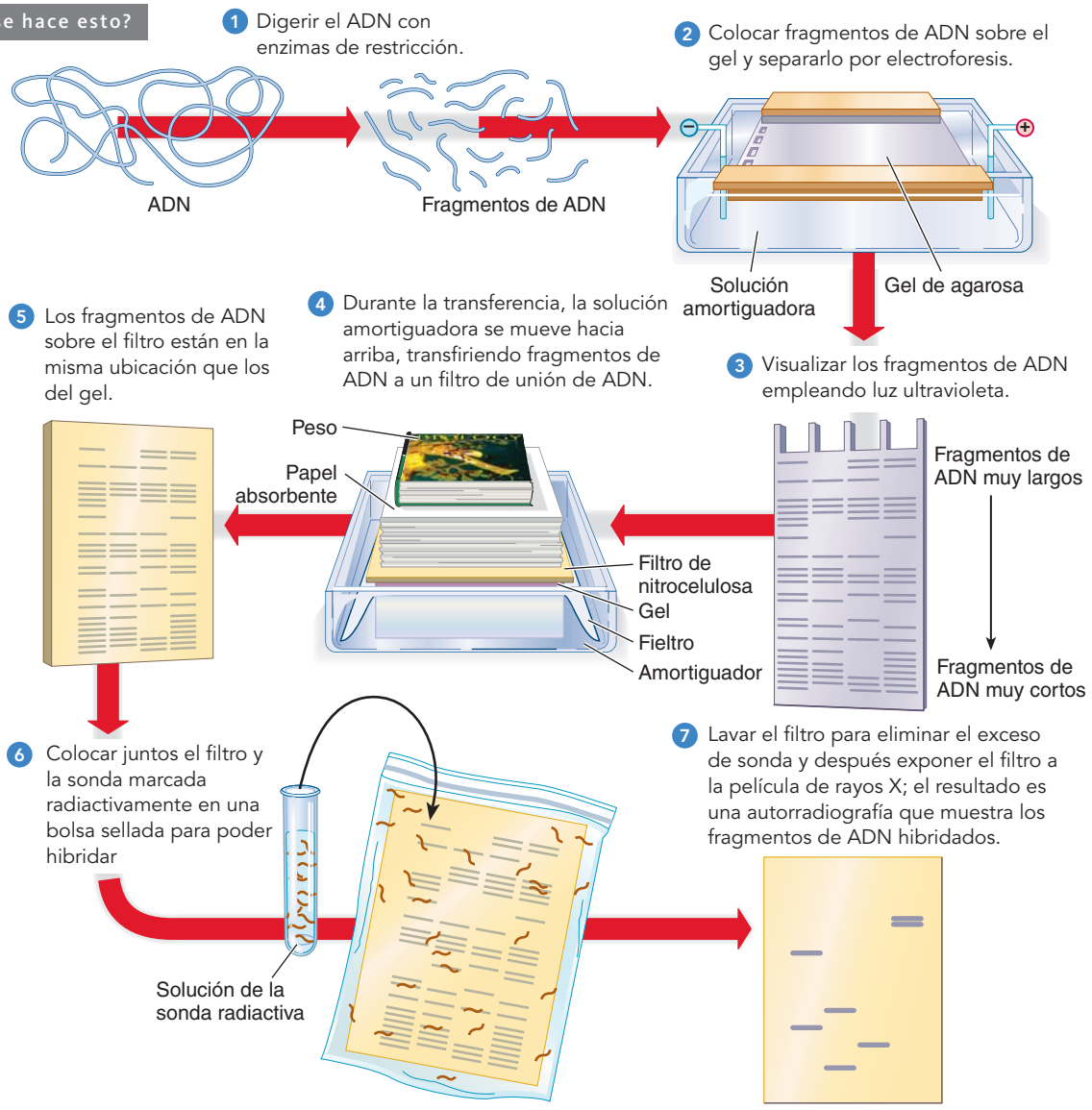


FIGURA 15-9 Técnica de transferencia e hibridación de Southern

Métodos que se han creado para secuenciar rápidamente el ADN

Una manera de caracterizar el ADN es determinar su secuencia de nucleótidos. Los investigadores utilizan un pedazo clonado de ADN como una herramienta de investigación para muchas aplicaciones diferentes. Por ejemplo, pueden clonar un gen con el fin de obtener la proteína codificada para algún proceso industrial o médico. Sin considerar la aplicación particular, los investigadores deben conocer mucho sobre el gen y su funcionamiento. Normalmente, empiezan por determinar la secuencia de nucleótidos.

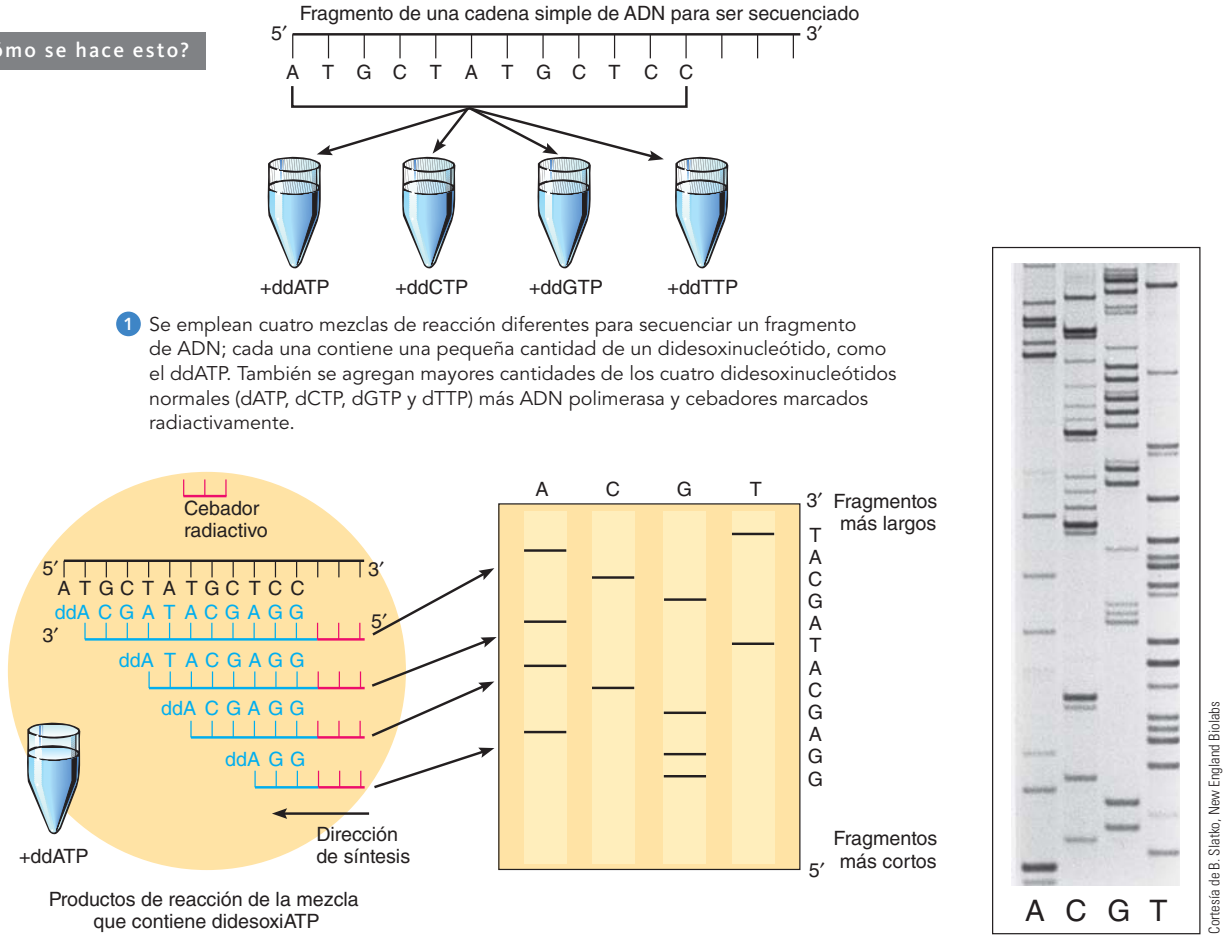
En la década de 1990, el advenimiento de máquinas para secuenciación de ADN automatizada conectadas a poderosas computadoras permitió a los científicos secuenciar grandes cantidades de ADN con rapidez y confiabilidad. La secuenciación de ADN automatizada se apoya en el **método de terminación de la cadena** inventado por el bioquímico británico Fred Sanger en 1974. En 1980, Sanger compartió el Premio Nobel de Química por esta contribución. Éste fue el segundo Premio Nobel para Sanger; el primero fue por su trabajo acerca de la estructura de la proteína insulina. No obstante que ahora la secuenciación de ADN está completamente automatizada, muchas de las técnicas automatizadas continúan basándose en el método de terminación de la cadena introducido por Sanger (**FIGURA 15-10**).

El método de terminación de la cadena para la secuenciación de ADN se basa en el hecho de que una cadena de ADN en replicación que ha incorporado un nucleótido sintético modificado, conocido como

MÉTODO DE INVESTIGACIÓN

¿Por qué se utiliza? El método enzimático de terminación de la cadena de Sanger o método didesoxi es una forma rápida y eficiente de secuenciar el ADN.

¿Cómo se hace esto?



1 Se emplean cuatro mezclas de reacción diferentes para secuenciar un fragmento de ADN; cada una contiene una pequeña cantidad de un didesoxinucleótido, como el ddATP. También se agregan mayores cantidades de los cuatro didesoxinucleótidos normales (dATP, dCTP, dGTP y dTTP) más ADN polimerasa y cebadores marcados radiactivamente.

2 La incorporación aleatoria de didesoxiATP (ddATP) en la cadena creciente genera una serie de fragmentos de ADN más pequeños que terminan en todas las posibles posiciones donde se encuentra la adenina en los fragmentos recién sintetizados. Éstos corresponden a las posiciones en las que se presenta la timina en la cadena molde original.

3 Los productos radiactivos de cada mezcla de reacción se separan por la electroforesis en gel y se localizan al exponer al gel a la película de rayos X. La secuencia de nucleótidos del ADN recién sintetizada se lee directamente de la película (5′→3′). La secuencia en la cadena de molde original es su complemento (3′→5′).

4 Exposición del gel con la secuenciación de ADN a una película de rayos X. Los cuatro carriles representan las mezclas de reacción de didesoxi A, C, G y T, respectivamente.

FIGURA 15-10 Método de terminación de la cadena de didesoxi para la secuenciación de ADN

didesoxinucleótido, no puede estirarse más allá de ese punto. A diferencia de un desoxinucleótido "normal", que tiene un grupo hidroxilo en su carbono 3′, a un didesoxinucleótido le falta un grupo hidroxilo en su carbono 3′. (Del capítulo 12, recuerde que un grupo hidroxilo 3′ reacciona cada vez que se forma un enlace de fosfodiéster). Así, los didesoxinucleótidos terminan la elongación durante la replicación de ADN.

El investigador prepara cuatro diferentes mezclas de reacción. Cada una contiene múltiples copias idénticas de una cadena del ADN que será secuenciado; ADN polimerasa; cebadores apropiados marcados radiactivamente ; y todos los cuatro desoxinucleótidos necesarios para sintetizar ADN: dATP, dCTP, dGTP y dTTP. Cada mezcla también incluye una pequeña cantidad de sólo uno de los cuatro didesoxinucleótidos: ddATP, ddCTP, ddGTP, o ddTTP. El prefijo "dd" se refiere a didesoxinucleótidos, para distinguirlos de los desoxinucleótidos, los cuales son designados por "d".

Ahora se indica cómo procede la reacción en la mezcla que incluye ddATP. En cada sitio en donde la adenina está especificada, ocasionalmente una cadena creciente incorpora un ddATP, deteniendo la elongación para que en la mezcla de reacción se formen fragmentos de ADN de variadas longitudes. Cada fragmento que contiene un ddATP marca una ubicación específica en donde la adenina normalmente se encontraría en la cadena recién sintetizada. De manera similar, en la mezcla

de reacción que incluye ddCTP, cada fragmento que contiene ddCTP marca la posición de una citosina en la cadena recién sintetizada, y así sucesivamente.

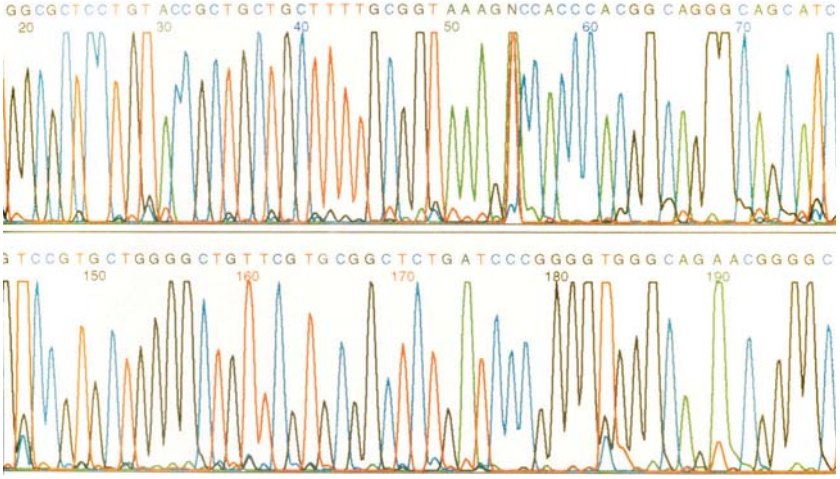
Los fragmentos radiactivos de cada reacción se desnaturalizan y después se separan en un gel por electroforesis, con cada mezcla de reacción, correspondientes a A, T, G, o C, ocupando su propio carril en el gel. Así, las posiciones de los fragmentos recién sintetizados en el gel se pueden determinar mediante autorradiografía. La alta resolución del gel hace posible distinguir entre fragmentos que difieran en longitud por sólo un nucleótido, entonces el investigador puede leer la secuencia en el ADN recién sintetizado, una base a la vez.

El método de terminación de la cadena continúa empleándose en muchas máquinas de secuenciación de ADN automáticas. Sin embargo, el método de detección ha cambiado en que la secuencia de nucléotidos ya no se visualiza mediante radiactividad. En su lugar, los investigadores marcan al cebador o a cada uno de los cuatro ddNTP con colorantes fluorescentes diferentes. La computadora utiliza un láser para leer la fluorescencia de los marcadores de colorante conforme las bases emergen del extremo de un carril del medio de electroforesis (**FIGURA 15-11**).

Los genomas completos se han secuenciado empleando secuenciación automatizada de ADN

Actualmente, las máquinas secuenciadoras son muy poderosas y pueden decodificar cerca de 1.5 millones de bases en un período de 24 horas. Esos avances en la tecnología de secuenciación han hecho posible que los investigadores estudien secuencias de nucleótidos de genomas completos en una amplia variedad de bacterias, arqueas, y organismos eucariotas.

Gran parte de esta investigación recibió su ímpetu inicial gracias al **Proyecto Genoma Humano**, que empezó en 1990. La secuenciación de los 3 mil millones de pares de bases del genoma humano fue esencialmente terminada en 2001. Ahora los genomas de unos 800 organismos han sido secuenciados, y varios cientos más están en etapas de planeación o finalización. Hay una extraordinaria explosión de datos de secuencias de genes, principalmente debido a los métodos de secuenciación automatizados.



© Mark Harmel/Alamy

FIGURA 15-11 ***Animada*** **Un pequeño segmento del impreso de los resultados de secuenciación de ADN automatizada**

La computadora produce la serie de picos que se muestran conforme lee las bandas fluorescentes en la electroforesis en gel. El nucleótido base adenina se muestra en verde, la guanina en negro, la citosina en azul, y la timina en rojo. La secuencia de ADN asignada por la computadora aparece en la parte superior del impreso.

La información de la secuencia de ADN se guarda en grandes bases de datos de computadoras, muchas de las cuales son accesibles en Internet. Ejemplos son las bases de datos del Centro Nacional de Información Biotecnológica y de la Organización del Genoma Humano (HUGO). Los genetistas utilizan esas bases de datos para comparar secuencias recién descubiertas con aquellas ya conocidas para identificar genes y acceder a muchos otros tipos de información. Al investigar secuencias de ADN o de aminoácidos en una base de datos, los investigadores pueden ganar mucha visión en la función y estructura del producto génico, las relaciones evolutivas entre genes, y la variabilidad entre secuencias de genes dentro de una población. La secuenciación de ADN en las especies ha proporcionado una gran cantidad de información nueva que sustentan la evolución (vea el capítulo 18).

Repaso

- ¿Qué es la transferencia e hibridación de Southern?
- ¿Qué técnica hace funcional la secuenciación de ADN automatizada? Describa las etapas básicas de este método.

15.3 GENÓMICA

OBJETIVOS DE APRENDIZAJE

7 Describir tres importantes áreas de investigación en genómica.
8 Explicar cómo funciona un microarreglo de ADN y dar un ejemplo de su investigación y potencial médico.
9 Definir *farmacogenética* y *proteómica*.

Ahora que se han secuenciado los genomas humanos y de varios cientos de otras especies, ¿qué puede hacerse con esa información? La **genómica** es el campo emergente de biología que estudia la secuencia de ADN completa del genoma de un organismo para identificar todos sus genes, determinar su ARN o productos proteínicos, e indagar cómo los genes son regulados. Como se verá, la genómica tiene importantes aplicaciones prácticas además de ayudar a contestar preguntas científicas.

La ciencia de la genómica tiene varias áreas de investigación, incluyendo genómica estructural, genómica funcional, genómica comparativa, y metagenómica. La *genómica estructural* se ocupa del mapeo y secuenciación de genomas. La *genómica funcional* estudia las funciones de los genes y secuencias no génicas en genomas. La *genómica comparativa* implica la comparación de genomas de diferentes especies para determinar qué cambios de ADN han ocurrido durante el curso evolutivo. Este conocimiento aumenta nuestra comprensión de relaciones evolutivas porque los genes con poca o ninguna variación entre especies son funcionalmente importantes en las especies en donde son encontrados. La *metagenómica* utiliza técnicas genómicas para analizar comunidades de organismos en lugar de organismos individuales. La metagenómica permite que los investigadores identifiquen y estudien todos los genes en una comunidad, al mismo tiempo.

La identificación de genes codificantes de proteínas es útil en la investigación y en aplicaciones médicas

La mayor parte del genoma humano tiene secuencias de ADN que no codifican proteínas. No obstante que el genoma completo es de interés para los biólogos, las regiones codificantes de proteínas son de particular importancia para los investigadores médicos. Los científicos han recabado decenas de miles de cortas secuencias de ADNc (25 a 30 nucleótidos), conocidas como **marcadores de secuencias expresadas (MSE)**, que pueden ayudar a identificar genes codificantes de proteínas.

Los científicos cuentan, vía Internet, con un gran conjunto de datos que contiene miles de MSE humanas. Empleando software cazador de genes, los biólogos que trabajan acerca de una particular secuencia de ADN pueden acceder al conjunto de datos y comparar su secuencia de ADN con una secuencia MSE conocida.

Muchas MSE en el conjunto de datos se han identificado al compararlas con secuencias de ADN conocidas de otras especies. Por ejemplo, el gen telomerasa humano *TRT* se identificó comparando su secuencia MSE humana con la de una secuencia de telomerasa de levadura. (Recuerde del capítulo 12, que la telomerasa agrega secuencias de nucleótidos repetitivas a los extremos, o telómeros, de cromosomas eucariotas).

Una manera de estudiar la función génica es silenciar los genes uno a la vez

El ARN de interferencia (ARNi), descubierto por primera vez a mediados de 1990, se puede emplear para determinar rápidamente la función de un gen específico. Del capítulo 13, puede recordar que el ARNi es causado por pequeñas moléculas de ARN que interfieren con la expresión de genes o, más precisamente, sus transcritos de ARNm maduros. La interferencia de ARN implica pequeños ARN interferentes, a microARN, y a pocos otros tipos de cortas moléculas de ARN. Los biólogos supusieron que el ARNi, que se presenta en muchos organismos eucariotas, originalmente evolucionó en la naturaleza porque protegió células contra virus que tienen moléculas de ARN de doble cadena.

Después de que se identifica un gen codificante de proteína, quizás mediante MSE, la función de ese gen se puede estudiar empleando ARN de interferencia para desactivar el gen. Para hacer esto, los biólogos sintetizan un tramo corto de ARN que es complementario a la parte de la secuencia de ADN del gen bajo análisis. El ARN se coloca en células, y después de que el gen se silencia, los biólogos observan los cambios en el fenotipo para ayudar a determinar la función de la proteína que falta.

La desactivación de genes diana también revela la función génica

Otra herramienta de investigación que revela la función de los genes es la **desactivación de genes diana**, un procedimiento en el cual el investigador selecciona y "noquea", o desactiva, un solo gen en un organismo. Los *ratones* KO o knockout han sido particularmente útiles para estudiar los papeles de genes ortólogos con funciones desconocidas en mamíferos, incluyendo humanos. Los **genes ortólogos** son genes homólogos que se encuentran en diferentes especies porque fueron heredados de un ancestro común. Las funciones de los genes desactivados se determinan observando el fenotipo del ratón que transporta el gen desactivado. Si el gen codifica una proteína, por ejemplo, entonces el estudio de los individuos que perdieron esa proteína ayuda a que el investigador identifique su función. Del 98% al 99% de los loci del ratón son ortólogos a los loci humanos, entonces la información sobre genes desactivados en ratones también proporciona detalles sobre los genes humanos.

A diferencia del ARN de interferencia, la desactivación de genes es un proceso muy largo. A los científicos les toma cerca de un año desarrollar una nueva cepa de ratones KO (a los que se les ha desactivado un gen). Para esto, un gen no funcional, o desactivado, es clonado e introducido en **células madre de origen embrionario (células ME)** de ratón (también vea los capítulos 1 y 17). Una vez dentro de las células ME, los genes son relativamente fáciles de manejar porque, al igual que las células cancerosas, las células ME crecen indefinidamente en los cultivos. Más importante, si son colocadas en un embrión de ratón, las células ME se dividen y producen todos los tipos de células normalmente encontrados en el ratón. En una minúscula fracción de esas células ME, el gen desactivado que se introdujo se asocia físicamente con el correspondiente gen en un cromosoma. Si esto ocurre, el gen en el cromosoma y el gen desactivado tienden a intercambiar segmentos de ADN en un proceso llamado *recombinación homóloga*. De esta manera, el alelo desactivado reemplaza al alelo normal en el cromosoma del ratón.

Los investigadores inyectan, en los embriones tempranos de ratón, las células ME que suponen que es probable que lleven un gen desactivado y dejan que el ratón se desarrolle hasta la madurez. Generalmente, los científicos estudian animales que portan el gen desactivado en cada célula. Sin embargo, como muchos genes son esenciales para la vida, los investigadores han modificado la técnica de desactivado para desarrollar cepas en las cuales un gen específico es selectivamente desactivado en sólo un tipo de celula. Las investigaciones de laboratorio alrededor del mundo han desarrollado miles de diferentes cepas de ratón KO, cada una mostrando su propio fenotipo característico, y el número continúa creciendo.

La desactivación de genes diana en ratones está aportando respuestas a cuestiones biológicas básicas relacionadas con el desarrollo de embriones, con el desarrollo del sistema nervioso, y el funcionamiento normal del sistema inmunológico. Esta técnica tiene gran potencial para revelar más sobre varias enfermedades humanas, especialmente porque muchas de ellas tienen un componente genético. Los genetistas están empleando la desactivación de genes para estudiar el cáncer, enfermedades cardiacas, anemia falciforme, enfermedades respiratorias como la fibrosis quística, y otros desórdenes.

Un cribado mutagénico revela los genes implicados en un fenotipo particular

Actualmente se realizan muchos proyectos a gran escala para detectar el efecto de las mutaciones en ratones y otros organismos. Previamente, los investigadores tratan a los ratones machos con *mutágenos* químicos que causan mutaciones en el ADN. Entonces cruzan a los machos con hembras normales y exploran a sus descendientes en búsqueda de fenotipos inusuales. A diferencia de la desactivación de genes, la mutagénesis no necesariamente incapacita por completo a un gen; en su lugar, es usual que cause pequeñas mutaciones aleatorias que cambian las propiedades de las proteínas que el ADN codifica. Es enorme la escala de la **mutagénesis controlada**; un proyecto de detección en Alemania ha examinado 28,000 diferentes mutantes de ratones buscando cambios relevantes en los fenotipos.

Los microarreglos de ADN son una poderosa herramienta para estudiar la expresión génica

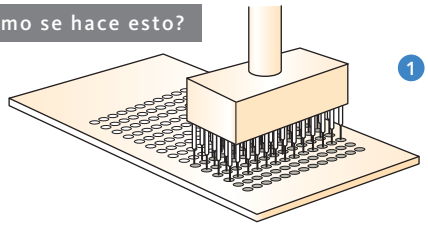
Los **microarreglos de ADN** proporcionan una manera de estudiar patrones de expresión génica en una variedad de organismos. Cada celda del microarreglo consiste en una sonda de una cadena simple de ADN colocada en un portaobjetos o en un chip (**FIGURA 15-12**). Primero, un robot mecánico prepara el microarreglo. Éste detecta cada posición de la rejilla con miles a millones de copias de una cadena de ADN complementario (ADNc) específica. Cada posición, conocida como *micropunto*, contiene muchas copias de una cadena simple de ADNc, las cuales fueron sintetiza-

MÉTODO DE INVESTIGACIÓN

¿Por qué se utiliza?

El análisis con microarreglos de ADN indica los niveles de expresión génica de cientos o aún miles de genes específicos en diferentes tipos celulares. Esta técnica ayuda a los científicos a comprender cuáles genes están activos (o inactivos) en células no tratadas (o de control) como también en células tratadas con un medicamento específico.

¿Cómo se hace esto?



1 Preparar el microarreglo. Cada micropunto contiene múltiples copias de una sonda de una cadena simple específica (como el ADNc).

Célula tratada

Célula no tratada (de control)

2 Preparar el ADNc de dos poblaciones celulares (tratadas y de control).

ARNm maduro

Transcriptasa inversa

Copia ADNc a partir del ARNm

3 Marcar cada ADNc con distinto colorante fluorescente.

ADNc

ARNm (desechado)

4 Hibridar las dos poblaciones de ADNc para el microarreglo.

Láser 1

Láser 2

5 Escanear el arreglo para identificar la fluorescencia en donde ha ocurrido la hibridación.

Emisiones

6 El análisis por computadora produce una lectura de salida para su interpretación.

- Gen en la célula tratada que aumentó su actividad comparada con la célula de control
- Gen en la célula tratada que disminuyó su actividad, comparada con la célula de control
- Gen activo en células tratadas y no tratadas
- Gen inactivo o desactivado en células tratadas y no tratadas

FIGURA 15-12 Análisis de ADN mediante microarreglos

das para hacer una copia complementaria de un ARNm específico y luego fue sometida al proceso de amplificación mediante RCP.

Entonces los investigadores aíslan moléculas de ARNm maduro de dos poblaciones de células, por ejemplo, células del hígado tratadas con un medicamento recién desarrollado y células del hígado de control que no han sido tratadas con el medicamento. Con frecuencia, las células del hígado son probadas porque el hígado produce muchas enzimas que metabolizan moléculas ajenas, incluyendo las moléculas del medicamento. Los medicamentos que el hígado no puede metabolizar, o metaboliza muy débilmente, pueden ser muy tóxicos para emplearse.

Los investigadores utilizan las moléculas de ARNm aislado para preparar moléculas de ADNc para cada población celular, las que entonces son marcadas con diferentes colores fluorescentes. Por ejemplo, las moléculas de ADNc de células tratadas podrían ser marcadas en rojo y las moléculas de ADNc de células no tratadas en verde. Los científicos adicionan las dos poblaciones de ADNc al arreglo, y algunos de los ADNc subsecuentemente hibridaban (forma pares de bases con) el ADNc en el arreglo.

Después de lavar el arreglo para eliminar el ADNc que no fue hibridado, los investigadores escanean el arreglo con láseres para identificar fluorescencia roja y verde en donde ocurrió la hibridación. El análisis por computadora de la proporción de fluorescencia roja a verde en cada celdilla del arreglo produce una lectura de salida en colores que los científicos pueden analizar. Por ejemplo, un investigador médico podría comparar el patrón general de actividad génica en células tratadas con un medicamento experimental con el de células expuestas a medicamentos conocidas y toxinas. Si el patrón de actividad génica para las células tratadas coincide con el de células tratadas con una toxina que daña el hígado, entonces probablemente el medicamento no irá a ensayos clínicos.

Los microarreglos de ADN permiten a los investigadores comparar las actividades de miles de genes en tipos celulares de varias muestras de tejidos y en células normales o enfermas. Debido a que el cáncer y otras enfermedades exhiben patrones alterados de expresión génica, los microarreglos de ADN tienen el potencial de identificar genes causantes de la enfermedad o las proteínas que ellos codifican, las cuales entonces pueden ser combatidas mediante medicamentos terapéuticos.

El siguiente es un ejemplo de aplicación El linfoma B difuso de células grandes es un cáncer de los glóbulos blancos que tiene diferentes subtipos. En 2002, los investigadores utilizaron microarreglos para identificar 17 genes que son activos en varias combinaciones para cada subtipo. Empleando microarreglos de ADN, los científicos determinaron qué combinación de esos 17 genes es activa en cada subtipo de esta forma de cáncer. Con base en el conocimiento de qué subtipo canceroso tiene un paciente, los médicos pueden elegir el tratamiento que probablemente será el más efectivo para ese paciente. El examen de patrones de actividad génica con microarreglos de ADN también ayuda a los investigadores médicos a identificar cuáles pacientes posiblemente permanecerán libres de cáncer después del tratamiento y cuáles quizás reincidirán.

El Proyecto Genoma Humano motivó estudios de secuenciación del genoma para otras especies

Como ayuda en el análisis del genoma humano, los investigadores recurrieron a la genómica comparativa secuenciando y mapeando estudios simultáneos con genomas de ratones y ratas. Los ratones y las ratas fueron obvias elecciones para secuenciación de ADN porque han sido estudiados por casi un siglo y se conoce mucho sobre su biología. Las ratas y los ratones son suficientemente diferentes de los humanos, de manera que cualesquiera secuencias de ADN conservadas (es decir, idénticas) encontradas en roedores y humanos muy probablemente tienen importancia funcional.

Además, los ratones son lo suficientemente similares a los humanos en forma tal que ambos comparten muchos rasgos fisiológicos, incluyendo algunas de las mismas enfermedades. Para demostrar la similitud compartida entre los genomas del ratón y de humanos, un consorcio de científicos publicó un estudio en 2002 donde se compara el cromosoma 16 del ratón con el cromosoma humano 21. Sólo 14 de los 731 genes conocidos en este cromosoma del ratón no tuvieron contraparte humana; los restantes 717 genes aparecieron en una forma u otra en el genoma humano.

La comparación de las secuencias de ADN y de la organización cromosómica de genes relacionados de diferentes especies es una poderosa herramienta para identificar los elementos esenciales de sus funciones. Si un gen humano tiene una función desconocida, con frecuencia los investigadores deducen claves sobre su participación al estudiar el gen equivalente en otras especies, como un ratón o una rata.

Los investigadores también han secuenciado los genomas de otros vertebrados, con organismos modelo como el pez cebra y el pez globo. Durante muchos años los biólogos han utilizado el pez cebra como un modelo de desarrollo en vertebrados porque sus etapas embrionarias son transparentes y por lo tanto convenientes de examinar. El pez globo tiene el más pequeño genoma conocido de todos los vertebrados. Al comparar los genomas humano y del pez globo, los investigadores han identificado secuencias compartidas que no han cambiado en varios cientos de millones de años. Esas secuencias han resistido las fuerzas selectivas de la evolución, entonces pueden ser genes o elementos regulatorios que dirigen el desarrollo en vertebrados y que son esenciales en todos ellos.

El análisis del genoma de organismos comercialmente importantes, como el salmón, pollos, cerdos, y arroz, también es prioritario. Por ejemplo, los científicos han publicado el genoma del arroz, el genoma del parásito que causa la malaria, y el genoma del parásito que causa la enfermedad del sueño o tripanosomiasis africana.

Uno de los más significativos esfuerzos de secuenciación del genoma, desde una perspectiva evolutiva, está enfocado en los primates no humanos como el chimpancé (cuyos datos de secuencia fueron publicados en 2005). La comparación de las secuencias de ADN de humanos y de nuestros más cercanos parientes vivos está ayudando a que los biólogos entiendan los cambios genéticos que han ocurrido durante la evolución humana, incluyendo qué genes gobiernan las capacidades mentales y lingüísticas.

Han surgido varios campos científicos: bioinformática, farmacogenética y proteómica

Ya se mencionó que la cantidad de datos genómicos ahora disponible requiere ser evaluada mediante poderosas computadoras. La disciplina conocida como **bioinformática**, o *computación biológica*, incluye el almacenamiento, búsqueda, y comparación de nucleótidos o secuencias de aminoácidos dentro de una misma especie y entre diferentes especies. La bioinformática utiliza avanzadas computadoras y sofisticado software para almacenar, manejar, y analizar grandes cantidades de datos generados por secuenciación y otras tecnologías. Por ejemplo, conforme los investigadores determinan nuevas secuencias de ADN, programas computacionales automatizados pueden escanear las secuencias buscando patrones normalmente encontrados en los genes. Mediante la comparación de las bases de datos de secuencias de ADN de diferentes organismos, la bioinformática ha permitido ahondar en los conocimientos sobre identificación génica, función génica, y relaciones evolutivas.

La nueva ciencia de la medicina basada en el genoma individual, conocida como **farmacogenética**, estudia cómo la variación genética entre pacientes afecta la acción de los medicamentos en los individuos. El objetivo de la farmacogenética es personalizar los medicamentos para adecuarlas a la composición genética del individuo. Actualmente, un médico no conoce de antemano si un medicamento particular beneficiará al paciente o le causará severos efectos laterales. Los genes de un individuo, en especial aquellos que codifican para enzimas que metabo-

lizan medicamentos, en gran medida determinan la respuesta de la persona a un medicamento específico. La farmacogenética toma en cuenta las sutiles diferencias genéticas entre individuos. Dentro de 5 a 10 años, será rutinario que los pacientes tomen pruebas de control genético antes de que el médico prescriba un medicamento.

La farmacogenética, como otros campos en la genética humana, presenta difíciles cuestiones éticas. La prueba genética, que será parte de nuestra vida diaria, en farmacogenética toca asuntos de privacidad, prejuicios genéticos, y potencial discriminación. En el capítulo 16 se consideran esos temas. La prueba genética individualizada puede provocar que la gente se preocupe innecesariamente sobre una enfermedad genética para la cual nunca presentará síntomas. La mayor parte de las enfermedades comunes resultan de una compleja interacción entre múltiples genes y factores no genéticos, o ambientales. (Recuerde del capítulo 11 que el ambiente es un importante factor que influye en la expresión génica). En humanos, los factores ambientales saludables incluyen una dieta apropiada, ejercicio adecuado, y no fumar.

El estudio de todas las proteínas expresadas por una célula en un tiempo dado se conoce como **proteómica**. Por ejemplo, los científicos han identificado todas las proteínas elaboradas por un tipo dado de célula, pero el proceso es mucho más complicado que secuenciar el genoma humano. Algunos genes, por ejemplo, codifican varias proteínas diferentes. (Vea la figura 14-14 para un ejemplo de empalme alternativo). También, cada célula somática en el cuerpo humano tiene en esencia el mismo genoma, pero células en distintos tejidos varían grandemente en los tipos de proteínas que ellas producen (recuerde el análisis inicial de microarreglos de ADN). Los patrones de expresión de proteínas no sólo varían en diferentes tejidos sino también en distintas etapas durante el desarrollo de una sola célula.

Los científicos quieren entender el papel de cada proteína en una célula, la forma en que interactúan las diversas proteínas, la estructura 3-D de cada proteína, el arreglo espacial de las proteínas en el citosol celular y orgánulos, y los perfiles proteínicos en células enfermas. Esos objetivos impulsan el avance del conocimiento biológico pero también prometen logros en medicina. Si los científicos conocen la configuración de una proteína asociada con un tipo de cáncer u otra enfermedad, entonces pueden desarrollar medicamentos que se unen a los sitios activos sobre esa proteína, apagando su actividad. Actualmente, la industria farmacéutica tiene medicamentos que desactivan alrededor de 500 proteínas en la célula. Sin embargo, los investigadores estiman que la proteómica puede producir de 10,000 a 20,000 adicionales proteínas objetivo.

Repaso

- ¿En qué se distinguen las genómicas estructural, funcional y comparativa?
- ¿Qué es un microarreglo de ADN?
- ¿Qué es la farmacogenética?, ¿la proteómica?

15.4 APLICACIONES DE TECNOLOGÍAS DEL ADN

OBJETIVO DE APRENDIZAJE

10 Describir al menos una aplicación importante de la tecnología del ADN recombinante en cada uno de los siguientes campos: medicina, impronta de ADN y organismos transgénicos.

La tecnología de ADN recombinante ha proporcionado un nuevo conjunto único de herramientas para examinar cuestiones fundamentales sobre las células y la aplicación de nuevos métodos para abordar problemas en muchos otros campos. En algunas áreas, la producción de proteínas y organismos con modificaciones genéticas ha empezado a tener considerable impacto en nuestras vidas. Su más fuerte impacto ha sido en medicina.

La tecnología del ADN ha revolucionado la medicina

En creciente número de casos, los médicos efectúan **pruebas genéticas** para determinar si un individuo tiene una mutación genética particular asociada con desórdenes como la enfermedad de Huntington, hemofilia, fibrosis quística, la enfermedad de Tay-Sachs, cáncer de mama, y anemia falciforme. La **terapia génica**, el uso de ADN específico para tratar una enfermedad genética corrigiendo el problema genético, es otra aplicación de la tecnología del ADN que actualmente está en su infancia. Debido a que las pruebas genéticas y la terapia génica se enfocan casi exclusivamente en humanos, entonces esas aplicaciones de la tecnología del ADN se analizarán en el capítulo 16. Aquí se tratarán las aplicaciones de la tecnología del ADN en la elaboración de productos medicinales.

La *insulina* humana producida por la *E. coli* se convirtió en una de las primeras proteínas modificadas genéticamente aprobadas para uso en humanos. Antes del empleo de técnicas de ADN recombinante para generar bacterias alteradas genéticamente capaces de producir la hormona, la insulina se obtenía de manera exclusiva de otros animales. Muchos pacientes diabéticos se hicieron alérgicos a la insulina de origen animal porque su secuencia de aminoácidos difería ligeramente de aquella en la insulina humana. La capacidad de producir la hormona humana mediante métodos del ADN recombinante ha resultado en significativos beneficios médicos para diabéticos dependientes de insulina.

La *hormona del crecimiento* (*HC*) modificada genéticamente en humanos, está disponible para niños que la necesitan para superar deficiencias de crecimiento, específicamente enanismo hipofisario (vea el capítulo 49). En el pasado, la HC humano se podía obtener únicamente de los cadáveres. Sólo pequeñas cantidades estaban disponibles, y la evidencia sugirió que algunas de las preparaciones de cadáveres humanos estaban contaminadas con agentes infecciosos similares a aquellos que causan la encefalopatía espongiforme bovina, o enfermedad de las vacas locas (que se analiza en el capítulo 24).

La lista de productos con base en la modificación molecular aumenta de manera continua. Por ejemplo, el *activador tisular del plasminógeno* (*ATP*), una proteína que previene o disuelve coágulos sanguíneos, se utiliza para tratar enfermedades cardiovasculares. Si se administra un poco después de un infarto cardiaco, el ATP reduce el riesgo de un infarto subsecuente. *El factor de crecimiento tisular beta (FCT-β)* promueve el crecimiento de vasos sanguíneos y de la piel, y se emplea en la curación de heridas y quemaduras. Los investigadores también utilizan FCT-β en ingeniería tisular, una tecnología en desarrollo para cubrir la apremiante necesidad de tejidos humanos, y eventualmente, órganos para trasplantes haciéndolos crecer en cultivos celulares.

La administración de alimentos y medicamentos (FDA), EUA, ha aprobado los productos fabricados mediante ingeniería tisular como los injertos de piel, para individuos que han sufrido severas quemaduras, y los injertos de cartílagos para reparar articulaciones. Los científicos han investigado el desarrollo y uso de células cardiacas de células ME; dichas células se podrían emplear para reparar el corazón después de un infarto. También se están adelantando trabajos para elaborar órganos como vejigas y corazones.

La hemofilia A se trata con el *factor humano de coagulación VIII*. Antes del desarrollo de las técnicas del ADN recombinante, el factor VIII estaba disponible sólo de sangre humana o de derivados animales, con el riesgo de transmitir agentes infecciosos, como el VIH. La *Dornasa Alfa*

(*DNasa*) mejora la función respiratoria (ayuda a licuar la delgada mucosidad pegajosa) en las personas con fibrosis quística.

La tecnología del ADN recombinante se utiliza cada vez más para producir vacunas que dan seguridad e inmunidad efectiva contra enfermedades infecciosas en humanos y animales. Una manera de desarrollar una vacuna recombinante es clonar un gen para una proteína de superficie producida por el agente causante de la enfermedad, o patógeno; entonces el investigador introduce el gen en un vector no causante de la enfermedad o no patógeno. La vacuna, cuando la vacuna es aplicada al anfitrión humano o animal, estimula una respuesta inmune a la proteína de superficie expuesta. Como resultado, si el patógeno porta esa proteína de superficie específica, entonces el sistema inmunológico ya está listo para desactivarlo y destruirlo. Algunos ejemplos de vacunas recombinantes antivirales para humanos incluyen las vacunas para la influenza A, la hepatitis B, y la polio.

Las vacunas recombinantes también están siendo desarrolladas contra ciertas enfermedades de origen bacteriano y cánceres humanos. Por ejemplo, en 2006 la FDA aprobó una vacuna recombinante contra varios tipos del virus del papiloma humano (VPH). La vacuna, que se administra a mujeres entre 9 y 26 años de edad, protege contra el 70% de los cánceres cervicales causados por VPH.

La impronta de ADN tiene numerosas aplicaciones

El análisis de los fragmentos de ADN extraídos de un individuo, que es único para ese individuo, se conoce como **impronta de ADN**. La impronta de ADN tiene múltiples aplicaciones en humanos y en otros organismos, como en los siguientes ejemplos:

1. Análisis de la evidencia encontrada en escenas de crímenes (análisis forense) (**FIGURA 15-13**)
2. Identificación de cuerpos de víctimas de desastres.
3. Proporcionar parentesco en perros para registros de pedigrí.
4. Identificar líneas celulares cancerosas humanas.
5. Estudiar especies en peligro de extinción en la biología de conservación.
6. Rastrear alimentos contaminados.
7. Estudiar la ascendencia genética de poblaciones humanas.
8. Aclarar disputas de parentesco.
9. Exonerar a prisioneros injustamente convictos de un crimen.

Históricamente, la impronta de ADN se basó en las riflips (ya analizadas). Actualmente, muchas técnicas para la impronta de ADN se apoyan en la amplificación RCP, digestión de ADN con enzimas de restricción, e hibridación de Southern para detectar marcadores moleculares. Los más útiles marcadores moleculares son altamente polimórficos dentro de la población humana (recuerde el análisis anterior de *polimorfismo*). Las **repeticiones cortas en tándem** (RCT) son marcadores moleculares que corresponden a secuencias cortas de ADN repetitivo, hasta 200 bases de nucleótidos con un simple patrón de repetición como GTGTGTGTGT o CAGCAGCAGCAG. Como varían en longitud de un individuo a otro, las RCT son altamente polimórficas. Esta característica las hace útiles en la identificación de individuos con un alto grado de certeza.

Si se comparan suficientes marcadores, la posibilidad de que dos personas tomadas aleatoriamente de una población general tengan perfiles idénticos de ADN puede ser tan baja como uno en varios miles de millones. El FBI utiliza un conjunto de RCT de 13 diferentes marcadores para establecer un único perfil de ADN para un individuo. Este perfil distingue a esa persona de cualquier otro individuo en los Estados Unidos, excepto en gemelos idénticos.

Recuerde que la célula, también presenta ADN mitocondrial. Mientras que en cada célula hay dos copias de ADN nuclear, una en cada uno de los cromosomas homólogos, el ADN mitocondrial puede alcanzar unas 100,000 copias por célula. Por lo tanto, el ADN mitocondrial es la molécula elegida para la impronta de ADN cuando las muestras biológicas se han deteriorado o han sido dañadas, por ejemplo, al identificar los restos humanos exhumados.

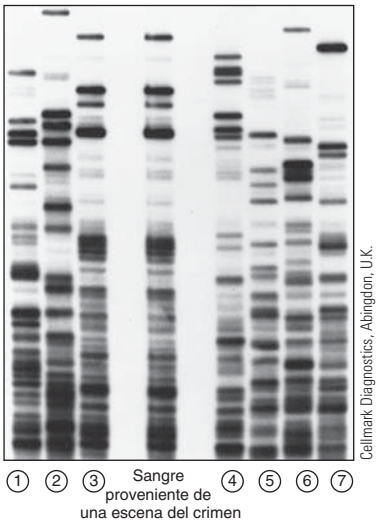


FIGURA 15-13 ***Animada*** **Registro de ADN**
La impronta de ADN del centro de la figura corresponde a la víctima en la escena de un crimen, junto a ella se observan los perfiles de ADN de siete sospechosos. ¿Podría señalar al sospechoso cuyo perfil de ADN se acople con el perfil encontrado en la sangre de la escena del crimen?

La impronta de ADN ha revolucionado la ley ejecutiva. En 1990, el FBI estableció el Sistema Indexado de ADN Combinado (CODIS), que consiste en bases de datos de ADN de todos los 50 estados. Un perfil de ADN de un sospechoso desconocido se puede comparar con los perfiles de ADN de delincuentes convictos en la base de datos, que con frecuencia contribuyen en la identificación del sospechoso. El ADN del sospechoso desconocido puede provenir de sangre, semen, huesos, dientes, cabello, saliva, orina, o heces dejados en la escena del crimen. Minúsculas cantidades de ADN humano se han extraído de colillas de cigarro, saliva en sobres o en estampillas postales, caspa, huellas, navajas de afeitar, gomas de mascar, relojes de pulsera, cerumen, restos bajo las uñas, y cepillos dentales.

Si se aplica en forma apropiada, la impronta de ADN permite identificar al culpable y exonerar al inocente. Cientos de individuos convictos han ganado nuevos juicios y han sido subsecuentemente liberados de la prisión con base en la correlación de perfiles de ADN con la evidencia física de la escena del crimen. Hay una limitación porque normalmente las muestras de ADN son pequeñas y se pueden haber degradado. Obviamente, se debe tener gran cuidado para evitar la contaminación de las muestras. Esto es crucial de manera especial si la técnica RCP se emplea para amplificar el ADN.

Los organismos transgénicos tienen ADN ajeno incorporado en sus células

Las plantas y animales que tienen incorporados genes ajenos se conocen como **organismos transgénicos**. Los investigadores utilizan variados enfoques para insertar genes ajenos en células vegetales o animales. Con frecuencia emplean virus como vectores, aunque también se han aplicado otros métodos, como la inyección directa de ADN en las células.

Los animales transgénicos son valiosos en investigación

Normalmente, los animales transgénicos se producen inyectando el ADN de un gen particular en el núcleo de un óvulo fertilizado o de células ME. Entonces el investigador implanta los óvulos en el útero de una hembra donde continúan su desarrollo. De manera alternativa, el científico inyecta células ME modificadas genéticamente en *blastocistos* aislados, una etapa inicial en el desarrollo embrionario, y después los implanta en una madre adoptiva.

Inyectar ADN en las células no es la única forma de producir animales transgénicos. Los investigadores pueden utilizar virus como vectores de ADN recombinante. Los virus de ARN llamados **retrovirus** hacen copias de ADN de sí mismos mediante transcripción inversa. Algunas veces las copias de ADN quedan integradas en los cromosomas anfitriones, en donde se replican junto con el ADN anfitrión.

Los animales transgénicos aportan valiosas aplicaciones en un amplio rango de áreas de investigación, como la regulación de la expresión génica, función del sistema inmunológico, enfermedades genéticas, enfermedades virales, y genes implicados en el desarrollo de cáncer. El ratón de laboratorio es un organismo modelo particularmente importante para esos estudios.

En un estudio clásico sobre el control de la expresión génica, en 1983 el genetista Ralph L. Brinster (Universidad de Pennsylvania) produjo ratones transgénicos que portaban un gen para la hormona del crecimiento de rata (vea la figura 17-18). Brinster y sus colaboradores quisieron entender los controles que permiten expresarse a ciertos genes en algunos tejidos pero no en otros. Normalmente, la glándula pituitaria de un ratón produce pequeñas cantidades de HC, y esos investigadores razonaron que los otros tejidos también podrían ser capaces de producir la hormona. Primero aislaron el gen HC de una biblioteca del ADN genómico de la rata. Lo combinaron con la región promotora de un gen de ratón que normalmente produce metalotioneína, una proteína que está activa en el hígado y cuya síntesis es estimulada por la presencia de cantidades tóxicas de metales pesados como el zinc. Los investigadores utilizaron secuencias reguladoras de metalotioneína como un interruptor para encender o apagar a voluntad la producción de HC de rata. Después de inyectar el gen modificado en las células embrionarias de ratón, implantaron los embriones en el útero de un ratón hembra y lo dejaron desarrollarse.

Debido a la dificultad en la manipulación de los embriones sin dañarlos, el trasplante de genes sólo fue exitoso en un pequeño porcentaje de los animales. Cuando ese ratón transgénico fue expuesto a pequeñas cantidades de zinc, produjo grandes cantidades de hormona del crecimiento porque el hígado es un órgano mucho más grande que la glándula pituitaria. Este ratón creció rápidamente, y el ratón, que se desarrolló de un embrión que había recibido dos copias del gen HC, creció a más del doble que el tamaño normal (**FIGURA 15-14**). Como se podría esperar, este ratón con frecuencia transmite su incrementada capacidad de crecimiento a sus descendientes.

Los animales transgénicos pueden producir proteínas modificadas genéticamente

Ciertas cepas de animales transgénicos producen leche que contiene proteínas ajenas, de importancia terapéutica o comercial. Por ejemplo, los investigadores han introducido en ovejas el gen para activador tisular del plasminógeno (ATP) de la proteína humana. La producción de ganado y aves transgénicos (como cerdos, ovejas, vacas, cabras, aves) que secretan proteínas ajenas con valor medicinal, en su leche o sangre se conoce informalmente como "pharming", una combinación del inglés "pharmaceuticals" productos farmacéuticos) y "farming" (cría o cultivos en granjas) (**FIGURA 15-15**).

Una fusión de los métodos básicos de la agricultura con los de la biotecnología. En el pharming, los genes recombinantes se fusionan con las secuencias reguladoras de los genes que codifican las proteínas de la leche, y por lo tanto estos genes se activan sólo en los tejidos mamíferos implicados en la producción de leche. Las ventajas de obtener un medicamento con las proteínas de la leche son que potencialmente se

R. L. Brinster, University of Pennsylvania Medical School

FIGURA 15-14 Ratón transgénico

El ratón de la derecha es normal, mientras que el ratón de la izquierda es un animal transgénico que expresa la hormona del crecimiento de rata en grandes cantidades.

Pentti Vänskä, Helsingin Sanomat International Edition

FIGURA 15-15 Vacas transgénicas "pharm"

Esas vacas contienen un gen humano que codifica la lactoferrina, una proteína que se encuentra en la leche de madres humanas y en secreciones como lágrimas, saliva, bilis, y fluidos pancreáticos. La lactoferrina es una de las líneas de defensa del sistema inmunitario contra organismos causantes de enfermedades. Las vacas secretan lactoferrina humana en su leche.

puede producir en grandes cantidades y se puede obtener simplemente ordeñando al animal. Después esta proteína se puede aislar y purificar de la leche. La introducción del gen no perjudica a los animales, y como normalmente los descendientes del animal transgénico producen la proteína recombinante, se establecen las cepas transgénicas.

Las plantas transgénicas son cada vez más importantes en agricultura

La gente ha cultivado selectivamente plantas durante miles de años. El éxito de estos esfuerzos depende de los rasgos deseables en la variedad de la planta seleccionada o en plantas silvestres o domesticadas cercanamente relacionadas cuyos rasgos sean transferidos mediante cruces híbridos. Con frecuencia, las variedades locales o especies cercanamente relacionadas de plantas cultivadas tienen rasgos, como resistencia a las enfermedades, que los agricultores podrían introducir en forma ventajosa en variedades más útiles para las necesidades humanas modernas. Si los genes son introducidos en plantas de cepas o especies con las cuales ordinariamente no se cruzan, entonces se incrementan en gran medida las posibilidades de una mejora.

El sistema de vectores más ampliamente utilizado para introducir genes recombinantes en muchos tipos de células vegetales es la bacteria *Agrobacterium tumefaciens*. Normalmente, esta bacteria produce tumores en los vegetales (conocidos como "agallas" o "tumores del cuello") debido a la introducción de un plásmido, llamado el *plásmido Ti*, en las células de su anfitrión; *Ti* se debe a "inductor de tumores". El plásmido Ti induce el crecimiento anormal forzando a las células vegetales para que produzcan elevados niveles de la hormona del crecimiento vegetal llamada *citoquinina* (que se analiza en el capítulo 38).

Los genetistas "desarman" al plásmido Ti para evitar la formación de tumores y lo emplean como un vector para insertar genes en las células vegetales. Las células en las que se introduce el plásmido alterado son esencialmente normales excepto por los genes insertados. Los genes colocados de esta forma en el genoma vegetal se pueden transmitir sexualmente, mediante semillas, a la siguiente generación, pero también se pueden propagar de manera asexual, por ejemplo, haciendo cortes.

Sin embargo, no todas las plantas aceptan con facilidad el ADN, particularmente los granos de cereales que son una gran fuente alimenticia de los humanos. Un ú enfoque ha sido el desarrollo de una "escopeta" genética. Los investigadores recubren los fragmentos de ADN con partículas microscópicas de oro o tungsteno y después los disparan a las células vegetales, penetrando en las paredes celulares. Algunas de las células retienen el ADN, que las transforma. Entonces esas células se pueden cultivar y emplear para regenerar una planta completa (vea la figura 17-2). Los genetistas han utilizado exitosamente este enfoque para transferir un gen resistente a una enfermedad bacteriana en el arroz cultivado, a partir de uno de sus parientes silvestres.

Una complicación adicional de la modificación genética en plantas es que cerca de 120 genes vegetales están en el ADN de los cloroplastos; los otros 3000 genes que las plantas requieren para funcionar están en el núcleo. Los cloroplastos son esenciales en la fotosíntesis, que es la base para la productividad vegetal. Debido a que un gran potencial agrícola depende del mejoramiento en la productividad de la fotosíntesis, entonces es muy deseable el desarrollo de métodos para cambiar la parte del ADN vegetal dentro del cloroplasto. Actualmente, docenas de laboratorios están estudiando métodos de ingeniería de cloroplastos, no obstante que el progreso ha sido lento. En 2001, los fisiólogos de plantas australianos reportaron que habían alterado la **rubisco**, la enzima para fijar carbono, clave en la fotosíntesis (vea el capítulo 9), cambiando uno de los genes en el genoma del cloroplasto.

Estados Unidos es el principal productor mundial de cultivos transgénicos, también conocidos como **cultivos modificados genéticamente (MG)**. En 2007, los agricultores norteamericanos plantaron 57.7 hectáreas (143 millones de acres) de cultivos MG. Globalmente, 51% de cultivos de soya, 31% de maíz, 13% de algodón, y 5% de canola son cultivos MG.

Aplicaciones selectas de plantas transgénicas Los genetistas agrícolas están desarrollando plantas MG que son resistentes a plagas, enfermedades virales y a hongos, calor, frío, herbicidas, terrenos salados o ácidos, y sequías. Por ejemplo, los árboles de papaya modificados genéticamente, que son resistentes al virus de la mancha anular, han crecido en Hawai por más de 10 años. Una variedad de maíz que ha sido modificada genéticamente para ser resistente a sequías está siendo probada en campos experimentales (**FIGURA 15-16**).

Cortesía de the Monsanto Corporation

(a) Observe la mala producción en plantas de maíz no modificadas genéticamente empleadas como control.

(b) Plantas de maíz modificadas genéticamente resistentes a sequías son mucho mejores que las plantas no modificadas de maíz.

FIGURA 15-16 ***Animada*** **Campo de prueba de maíz transgénico resistente a sequías**

El maíz también ha sido modificado genéticamente para contener el gen *Bt*, un gen bacteriano que codifica una proteína con propiedades insecticidas; *Bt* se debe al nombre científico de la bacteria, *Bacillus thuringiensis*. El maíz *Bt*, introducido a Estados Unidos en 1996, no necesita rociados periódicos de insecticidas químicos para controlar el parásito conocido como perforador del maíz europeo, la plaga de maíz más dañina en Estados Unidos y Canadá.

La tecnología del ADN también tiene el potencial para desarrollar cultivos que sean más nutritivos. Por ejemplo, en la década de 1990 los genetistas modificaron arroz para producir altas cantidades de β-caroteno, que el cuerpo humano utiliza para elaborar vitamina A. En países en desarrollo, la deficiencia de vitamina A es causa de ceguera irreversible en los niños. La deficiencia de vitamina A también hace a los niños más susceptibles al sarampión y a otras enfermedades infecciosas. Como el arroz es la dieta básica en muchos países con deficiencia de vitamina A, un más amplio uso de arroz MG con β-caroteno podría ayudar a prevenir la ceguera en muchos niños del mundo. Sin embargo, el arroz MG aún no está aprobado para consumo humano.

Como algunos animales transgénicos, potencialmente ciertas plantas transgénicas pueden ser "pharmed" para producir grandes cantidades de proteínas importantes médicamente. Se incluyen ejemplos como los anticuerpos contra el virus herpes y una vacuna específica para el paciente del linfoma, un tipo de cáncer.

Algunas personas están preocupadas sobre los efectos a la salud por consumir alimentos derivados de cultivos MG y piensan que estos alimentos deberían ser restringidos. Por ejemplo, la crítica dice que algunos consumidores pueden presentar alergias a los alimentos. Los científicos también reconocen esta preocupación y rutinariamente controlan nuevos cultivos MG para alergicidad. Además, existe una controversia en curso si los alimentos MG deberían llevar una etiqueta distintiva. La FDA y la mayoría de los científicos piensan que esta marcación sería contraproducente porque incrementaría la ansiedad del público sobre una tecnología que es tan segura como los tradicionales métodos de cría. En 1996, la Corte de Apelaciones de Estados Unidos sostuvo la posición de la FDA de la no necesidad de marcar los productos transgénicos.

Repaso

- ¿Cuáles son las ventajas médicas significativas, para los diabéticos, de la producción de insulina humana mediante métodos de ADN recombinante?
- ¿Qué son las repeticiones cortas en tándem (RCT), y por qué son tan útiles en la impronta de ADN?
- ¿Por qué la inactivación del gen y la mutagénesis controlada en ratones tienen potenciales beneficios para humanos?

15.5 LA TECNOLOGÍA DEL ADN HA ORIGINADO PREOCUPACIONES POR LA SEGURIDAD

OBJETIVO DE APRENDIZAJE

11 Describir al menos dos asuntos de seguridad asociados con la tecnología del ADN recombinante y explicar cómo esos asuntos están siendo considerados.

Cuando la tecnología del ADN recombinante fue introducida a principios de la década de 1970, muchos científicos consideraron que se podría emplear para fines incorrectos tan significativos como los posibles beneficios. Fue muy preocupante la posibilidad de que un organismo con efectos ambientales indeseables pudiera ser producido accidentalmente. Los investigadores temieron que nuevas cepas de bacterias u otros organismos, con las cuales el mundo no tuviera experiencia, se salieran de control. Los científicos que desarrollaron los métodos del ADN recombinante insistieron en ser muy estrictos en éstos para que así la nueva tecnología fuera segura.

Los experimentos en miles de laboratorios universitarios e industriales, durante más de 35 años, han mostrado que las manipulaciones del ADN recombinante pueden efectuarse con seguridad. Los genetistas han producido cepas de *E. coli* que no pueden sobrevivir fuera del laboratorio. Los investigadores realizan experimentos que podrían presentar inusuales riesgos en instalaciones diseñadas para mantener organismos patógenos; esta precaución garantiza que los científicos pueden trabajar con ellos de manera segura. Hasta la fecha, ninguna evidencia sugiere que accidentalmente los investigadores hayan clonado genes peligrosos o hayan liberado al ambiente organismos dañinos. Sin embargo, continúa latente la preocupación de alguna maliciosa manipulación *intencional* de genes peligrosos.

Una vez establecida la seguridad de los experimentos, los científicos han relajado muchas de las estrictas medidas para emplear ADN recombinante. Sin embargo, aún persisten severas restricciones en ciertas áreas de la investigación del ADN recombinante, ya que en éstas existen conocidos peligros o preguntas aún sin respuesta, acerca de los posibles efectos ambientales.

Esas restricciones son más evidentes en la investigación que propone introducir organismos transgénicos en el campo, como cepas agrícolas de plantas cuyas semillas o polen podrían difundirse de manera descontrolada. Ahora una gran actividad de investigación se enfoca a determinar los efectos generados por la introducción de organismos transgénicos en un ambiente natural. Pruebas cuidadosamente realizadas han demostrado que los organismos transgénicos no son peligrosos para el ambiente simplemente porque sean transgénicos.

Sin embargo, es importante asumir los riesgos de cada nuevo organismo recombinante. Los científicos determinan si el organismo tiene características que bajo ciertas condiciones pudieran volverlo peligroso para el ambiente. Por ejemplo, si los genetistas han diseñado un cultivo transgénico para resistir a un herbicida, ¿dicho gen podría ser transferido, mediante polen o por alguna otra ruta, a los parientes silvestres del vegetal, generando así "superhierbas" resistentes al herbicida? En 2003, los ecologistas de la Universidad de Tennessee, Knoxville, anunciaron el cruce de plantas oleaginosas transgénicas que contiene el gen *Bt* con su pariente silvestre, que es una hierba. Cruzaron otra vez los híbridos resultantes con el pariente silvestre y después probaron su habilidad para competir con otras hierbas en un campo de trigo. El vegetal transgénico fue un mal competidor y tuvo menos efecto sobre la producción de trigo que sus parientes silvestres en un campo de control. Esos resultados, aunque alentadores, se deben interpretar con cuidado. Los científicos deben evaluar individualmente a cada cultivo transgénico para ver si existe un flujo de genes a parientes silvestres, y si es así, indagar qué efectos podrían resultar.

Otras preocupaciones están relacionadas con las plantas modificadas para producir pesticidas, como la toxina *Bt*. No es seguro el futuro de la toxina *Bt* en cultivos transgénicos porque los bajos niveles del insecticida potencialmente podrían proporcionar condiciones ideales para selección de individuos resistentes en la población de insectos. Parece que ciertos insectos pueden evolucionar con una resistencia genética a la toxina *Bt* presente en plantas transgénicas, de la misma manera en que ellas evolucionan con una resistencia genética a los insecticidas químicos.

Otra preocupación es que especies, que no son plagas, podrían ser perjudicadas. Por ejemplo, la gente pone mucha atención al hecho de

que las larvas de la mariposa monarca criadas en el laboratorio se dañan si son alimentadas con polen de plantas de maíz *Bt*. Sin embargo, estudios más recientes sugieren que las larvas de la monarca viviendo en un ambiente natural no consumen suficiente polen para causar daño.

Además, la evidencia indica que el daño a especies que no son plagas por la dispersión de pesticidas es mucho mayor que cualquier daño debido a cultivos transgénicos.

También existen las preocupaciones ambientales hacia los animales transgénicos. Varios países están en el proceso de desarrollar peces transgénicos de rápido crecimiento, normalmente mediante la inserción de un gen codificante para una hormona del crecimiento. El salmón transgénico del Atlántico, por ejemplo, crece seis veces más rápido que el salmón no transgénico para consumo humano. El pez transgénico no creció más grande que el otro pez, pero sí lo hizo más rápido. Los beneficios de tal pez mejorado genéticamente incluyen una reducida presión sobre las pesquerías naturales y menos contaminación de las granjas piscícolas. Sin embargo, si un pez transgénico escapa de una granja piscícola, ¿qué efectos se podrían tener sobre los parientes naturales? Para estudiar esta cuestión, los investigadores sólo están desarrollando salmón transgénico de hembra no reproductora.

Para resumir, la tecnología del ADN en la agricultura ofrece muchos beneficios potenciales, incluyendo altas producciones al resistir enfermedades, alimentos más nutritivos, y uso reducido de pesticidas químicos. Sin embargo, al igual que otros tipos de tecnología, la modificación molecular tiene algunos riesgos, como el riego de que plantas y animales modificados genéticamente pudieran transferir sus genes ajenos a parientes naturales, causando problemas ambientales desconocidos. La ciencia de **evaluación de riesgos**, que utiliza métodos estadísticos para cuantificar los riesgos tal que puedan ser comparados y confrontados, ayudará a que la sociedad decida si ignora, reduce, o elimina los riesgos específicos de organismos modificados molecularmente.

Repaso

- ¿Cuáles son algunas de las preocupaciones ambientales respecto a organismos transgénicos? ¿Qué tipos de información necesita la sociedad para determinar si son válidas dichas preocupaciones?

RESUMEN: ENFOQUE EN LOS OBJETIVOS DE APRENDIZAJE

15.1 *(página 324)*

1 Explicar cómo funciona una enzima de restricción típica para cortar las moléculas de ADN y dar ejemplos de las aplicaciones de estas enzimas en la tecnología del ADN recombinante.

- La **tecnología del ADN recombinante** aísla y amplifica secuencias de ADN específicas, incorporándolas en un **vector** de moléculas de ADN. Entonces los investigadores **clonan** —propagan y amplifican—, el ADN recombinante resultante en organismos como la *E. coli*.
- Los investigadores utilizan **enzimas de restricción** para cortar ADN en fragmentos específicos. Cada tipo de enzima de restricción reconoce y corta una secuencia de bases del ADN altamente específica. Muchas enzimas de restricción realizan un corte escalonado en las secuencias de ADN para producir una cadena simple complementaria de extremos pegajosos.

  CENGAGENOW™ **Aprenda más acerca de enzimas de restricción, haciendo clic sobre la figura en CengageNOW.**

- Con frecuencia los genetistas construyen moléculas de ADN recombinantes permitiendo que los extremos de un fragmento de ADN y los de un vector (ambos cortados con la misma enzima de restricción), se asocien mediante un emparejamiento de bases complementarias. Entonces la **ADN ligasa** une las cadenas de ADN covalentemente para formar una molécula de ADN recombinante estable.

  CENGAGENOW™ **Aprenda más acerca de la formación del ADN recombinante, haciendo clic sobre la figura en CengageNOW.**

2 Distinguir entre una biblioteca de ADN genómico, una biblioteca cromosómica, y una biblioteca de ADN complementario (ADNc); explicar por qué se podría clonar el mismo gen eucariota de ambas bibliotecas, de ADN genómico y de ADNc.

- Una **biblioteca de ADN genómico** contiene miles de fragmentos de ADN que representan el ADN total de un organismo. Una **biblioteca cromosómica** contiene todos los fragmentos de ADN de un cromosoma específico. Cada fragmento de ADN de una biblioteca de ADN genómico o de una biblioteca cromosómica se almacena en una específica cepa bacteriana.
- Una **biblioteca de ADNc** se produce empleando **transcriptasa inversa** para elaborar copias de ARNm maduro aislado de células eucariotas. Estas copias, conocidas como **ADN complementario (ADNc)**, entonces son incorporadas en vectores de ADN recombinante.

  CENGAGENOW™ **Conozca más acerca de la formación del ADNc, haciendo clic sobre la figura en CengageNOW**

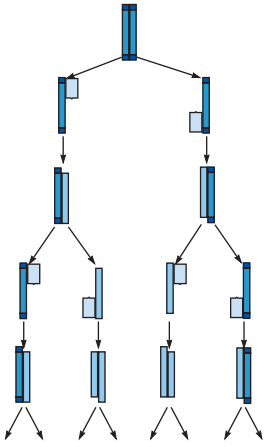
- Los genes presentes en las bibliotecas de ADN genómico o cromosómicas de eucariotas contienen **intrones**, regiones no codificantes de proteína. Esos genes se pueden amplificar en bacterias, pero la proteína no es apropiadamente expresada. Ya que los intrones han sido eliminados de las moléculas de ARNm maduro, entonces los genes eucariotas en bibliotecas de ADNc se pueden expresar en bacterias para elaborar productos proteínicos funcionales.

3 Explicar cómo se utiliza una sonda o fragmento de ADN.

- Los investigadores emplean una secuencia de ADN radiactivo como una **sonda de ADN** para supervisar a miles de moléculas de ADN recombinante en células bacterianas y así encontrar la colonia que contiene el ADN de interés.

  CENGAGENOW™ **Observe el proceso de empleo de una sonda de ADN para localizar células bacterianas con una específica molécula de ADN recombinante, haciendo clic sobre la figura en CengageNOW.**

4 Describir cómo se utiliza la reacción en cadena de la polimerasa para amplificar el ADN in vitro.



- La **reacción en cadena de la polimerasa (RCP)** es ampliamente utilizada, automatizada, en la técnica in vitro en la cual los investigadores emplean cebadores específicos para inactivar una secuencia de ADN particular y después clonarla utilizando una polimerasa de ADN resistente al calor.
- Mediante la RCP, los científicos amplifican y analizan minúsculas muestras de ADN tomadas de varios sitios, desde escenas del crimen hasta restos arqueológicos.

  CENGAGENOW™ **Observe la amplificación de ADN mediante RCP, haciendo clic sobre la figura en CengageNOW.**

15.2 *(página 331)*

5 Distinguir entre las técnicas de transferencia de ADN, ARN y las de transferencia de proteínas.

- La técnica de **transferencia Southern** identifica fragmentos de ADN clasificándolos mediante electroforesis en gel y después transfiriéndolos a una membrana de nitrocelulosa o nylon. Entonces una sonda es **hibridada** por emparejamiento de bases complementarias para unir el ADN a la membrana, y la banda o bandas de ADN son identificadas empleando autorradiografía o luminiscencia química.
- Cuando las moléculas de ARN que son separadas por electroforesis se transfieren a una membrana, el resultado es una **transferencia Northern**.
- Una **transferencia Western** consiste en proteínas o polipéptidos previamente separados mediante electroforesis en gel.

6 Describir el método de terminación de la cadena para secuenciación de ADN.

- La **secuenciación de ADN** aporta información sobre la estructura de un gen y la probable secuencia de aminoácidos de sus proteínas codificadas.
- La secuenciación de ADN automatizada está basada en el **método de terminación de la cadena**, que utiliza didesoxinucleótidos, cada uno etiquetado con un distinto colorante fluorescente, para terminar la elongación durante la replicación de ADN. La electroforesis en gel separa los fragmentos resultantes, y un láser identifica la secuencia nucleótida.

CENGAGENOW™ **Aprenda más acerca de la secuenciación automatizada de ADN, haciendo clic sobre la figura en CengageNOW.**

15.3 *(página 335)*

7 Describir tres importantes áreas de investigación en genómica.

- **Genómica** es el campo emergente de la biología que estudia la secuencia de ADN completa del **genoma** de un organismo. La genómica estructural se refiere al mapeo y secuenciación del genoma. La genómica funcional estudia las funciones de genes y secuencias no génicas en genomas. La genómica comparativa implica la comparación de genomas de diferentes especies para un mayor entendimiento de sus relaciones evolutivas.

8 Explicar cómo funciona un microarreglo de ADN y dar un ejemplo de su investigación y potencial médico.

- Muchas pruebas diagnósticas implican **microarreglos de ADN**, en los cuales cientos de distintas moléculas de ADN son colocadas en un portaobjetos o en un chip. Los microarreglos de ADN permiten que los investigadores comparen las actividades de miles de genes en células normales y enfermas provenientes de muestras de tejidos. Como el cáncer y otras enfermedades exhiben patrones alterados de expresión génica, los microarreglos de ADN tienen el potencial de identificar a los genes causantes de enfermedades o a las proteínas que ellos codifican, las cuales entonces pueden ser desactivadas mediante medicamentos terapéuticos.

9 Definir *farmacogenética* y *proteómica*.

- La **farmacogenética**, la nueva ciencia de la medicina basada en los genes individuales, toma en cuenta las sutiles diferencias genéticas entre individuos y personaliza medicamentos a la medida de la estructura genética del paciente.
- La **proteómica** es el estudio de todas las proteínas codificadas para el genoma humano y las producidas en las células y tejidos de la persona. Los científicos quieren identificar todas las proteínas elaboradas por un tipo de célula dado, pero el proceso es mucho más complicado que secuenciar el genoma humano.

15.4 *(página 339)*

10 Describir al menos una aplicación importante de la tecnología del ADN recombinante en cada uno de los siguientes campos: medicina, impronta de ADN, y organismos transgénicos.

- Las bacterias modificadas genéticamente producen importantes productos proteínicos humanos, incluyendo insulina, hormona del crecimiento, activador tisular del plasminógeno (ATP), factor de crecimiento tisular beta (FCT-β), factor de coagulación VIII, y dornasa alfa (DNasa).
- La **impronta de ADN** es el registro del ADN de un individuo. Se basa en una variedad de **repeticiones cortas en tándem (RCT)**, marcadores moleculares que son altamente **polimórficos** dentro de la población humana. La impronta de ADN tiene aplicaciones en áreas como la legislación, asuntos de disputas de parentesco, y rastreo de alimentos contaminados.

CENGAGENOW™ **Resuelva un caso de asesinato utilizando el registro de ADN, haciendo clic sobre la figura en CengageNOW.**

- Los **organismos transgénicos** tienen ADN ajeno incorporado en su material genético. El ganado transgénico produce proteínas ajenas en su leche. Las plantas transgénicas tienen gran potencial en agricultura.

15.5 *(página 343)*

11 Describir al menos dos asuntos de seguridad asociados con la tecnología del ADN recombinante y explicar cómo esos asuntos están siendo considerados.

- Algunas personas están preocupadas por la seguridad respecto a organismos modificados molecularmente. Para atender a estas preocupaciones, los científicos efectúan la tecnología del ADN recombinante bajo medidas específicas de seguridad.
- La introducción de plantas y animales transgénicos en el ambiente natural, donde se propagan de manera descontrolada, es una preocupación vigente.

EVALÚE SU COMPRENSIÓN

1. Un plásmido (a) puede ser utilizado como un vector de ADN (b) es un tipo de bacteriófago (c) es un tipo de ADNc (d) es un retrovirus (e) b y c
2. Las moléculas de ADN complementario con extremos pegajosos se asocian por (a) enlaces covalentes (b) enlaces de hidrógeno (c) enlaces iónicos (d) enlaces de disulfuro (e) acoplamientos de fosfodiéster
3. El ADN humano y un plásmido particular tienen sitios que son cortados por las enzimas de restricción *Hin*dIII y *Eco*RI. Para elaborar el ADN recombinante, los científicos deberían (a) cortar el plásmido con *Eco*RI y el ADN humano con *Hin*dIII (b) emplear *Eco*RI para cortar el plásmido y el ADN humano (c) utilizar *Hin*dIII para cortar el plásmido y el ADN humano (d) a o b (e) b o c
4. ¿Qué técnica replica rápidamente fragmentos de ADN específicos sin clonación en las células? (a) electroforesis en gel (b) bibliotecas de ADNc (c) sonda de ADN (d) polimorfismo de longitud de fragmentos de restricción (e) reacción en cadena de la polimerasa, RCP
5. La técnica RCP utiliza (a) ADN polimerasa resistente al calor (b) transcriptasa inversa (c) ADN ligasa (d) enzimas de restricción (e) b y c
6. Un clon de ADNc contiene (a) intrones (b) exones (c) anticodones (d) a y b (e) b y c
7. Los didesoxinucleótidos ddATP, ddTTP, ddGTP y ddCTP son importantes en la secuenciación de ADN porque ellos (a) causan la prematura terminación de una cadena de ADN creciente (b) son empleados como cebadores (c) hacen que los fragmentos de ADN que los contienen migren más lentamente a través de un gel de secuenciación (d) no son afectados por elevadas temperaturas (e) tienen más energía que los desoxinucleótidos
8. En la técnica de la mancha Southern, _____ es/son transferidos de un gel a una membrana de nitrocelulosa o nylon. (a) proteína (b) ARN (c) ADN (d) colonias bacterianas (e) transcriptasa inversa

9. La electroforesis en gel separa ácidos nucleicos con base en las diferencias en (a) longitud (peso molecular) (b) carga (c) secuencia nucleótida (d) proporciones relativas de adenina y guanina (e) proporciones relativas de timina y citosina

10. Una biblioteca de ADN genómico (a) representa a todos los ADN en un cromosoma específico (b) se construye empleando transcriptasa inversa (c) se almacena en una colección de bacterias recombinantes (d) es una copia ADN de ARNm maduros (e) permite a los investigadores amplificar una minúscula muestra de ADN

11. El factor beta de crecimiento tisular (a) es una sonda de ADN para plásmidos recombinantes (b) es un producto de la tecnología del ADN empleada en ingeniería tisular (c) es necesaria para elaborar una biblioteca de ADNc (d) no puede ser sintetizada sin un ADN polimerasa resistente al calor (e) es aislada por la técnica de transferencia Southern

12. Esos marcadores moleculares altamente polimórficos son útiles en el registro de ADN: (a) vectores de clonación cósmidos (b) secuencias de ADN clonadas (c) secuencias de ADN palindrómicas (d) repeticiones cortas en tándem (e) ADN complementarios

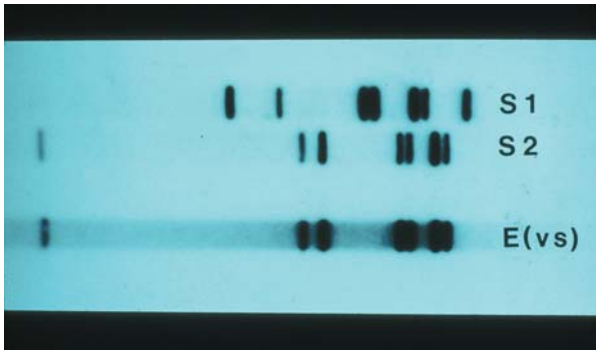
PENSAMIENTO CRÍTICO

1. ¿Cuáles son algunos de los problemas que podrían surgir si se intentara producir una proteína eucariota en una bacteria? ¿Cómo podrían emplearse plantas o animales transgénicos para ayudar a resolver algunos de esos problemas?

2. ¿Sería posible la modificación molecular sin conocer la genética de bacterias? Explique.

3. ¿Cómo se relaciona la proteómica con la genómica funcional?

4. **ANÁLISIS DE DATOS.** El análisis PLFR se efectuó en sangre de una escena del crimen y en la de dos sospechosos. El ADN de la escena del crimen está marcado como E(vs). ¿Cuál sospechoso es probablemente culpable? ¿Cuál sospechoso es definitivamente inocente?



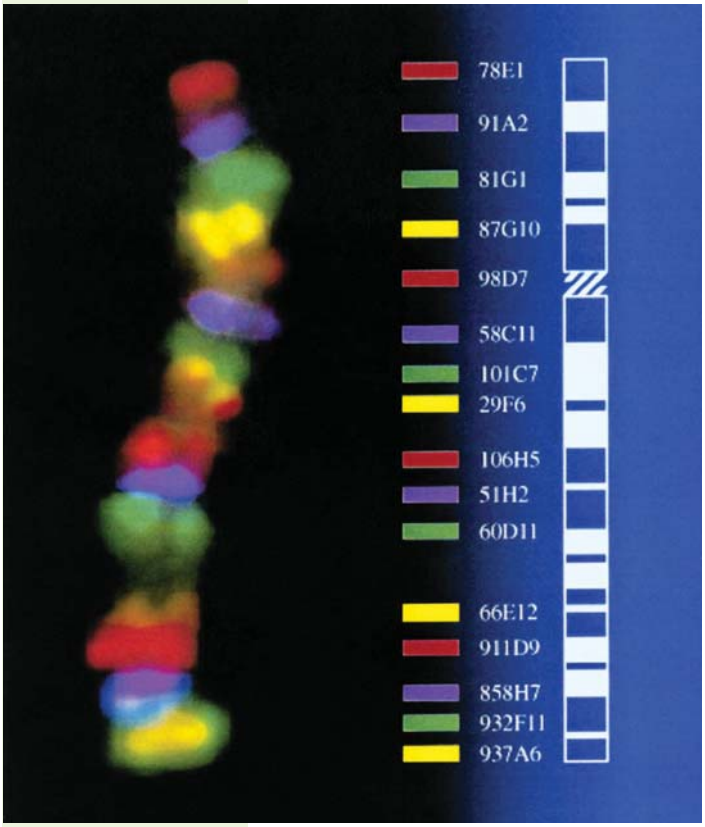
Leonard Lessin/Peter Arnold, Inc.

5. **VÍNCULO CON LA EVOLUCIÓN.** La tecnología del ADN, como la producción de animales transgénicos, es posible gracias a que una amplia variedad de organismos diferentes tienen esencialmente sistemas genéticos idénticos (ADN ⟶ ARN ⟶ proteína). ¿Cuál es el significado evolutivo de la universalidad de los sistemas genéticos en organismos tan diversos como bacterias y cerdos?

6. **CIENCIA, TECNOLOGÍA Y SOCIEDAD.** ¿Cuáles son algunas de las formas en que podrían afectarle personalmente las recientes tecnologías del ADN?

CENGAGENOW™ **Preguntas adicionales están disponibles en CengageNOW en www.cengage.com/login.**

16 Genética humana y el genoma humano



®Regents of the University of California 2005/Dr. Uli Weier/Photo Researchers, Inc.

Mapeo cromosómico rápido. Esta MO fluorescente del cromosoma humano 10 (*izquierda*) es el resultado de la unión de sondas fluorescentes de diferentes colores a secuencias específicas de ADN. (Los loci y sus respectivas claves están a la *derecha*). Esta técnica permite a los investigadores determinar de manera eficiente los reordenamientos del cromosoma relacionados con ciertas anomalías cromosómicas.

CONCEPTOS CLAVE

16.1 El análisis de la genealogía y del cariotipo son métodos convencionales para estudiar la genética humana; los aspectos moleculares del genoma humano, incluyendo el estudio de asociación de genoma completo y la genómica comparativa, son cada vez más utilizados actualmente.

16.2 Las anomalías cromosómicas, como las aneuploidías —presencia o ausencia de un solo cromosoma— pueden causar enfermedades graves.

16.3 Las mutaciones en genes individuales pueden producir desórdenes genéticos.

16.4 Los investigadores están desarrollando métodos de terapia génica que podrían corregir ciertos desórdenes genéticos.

16.5 Las pruebas genéticas y las asesorías por un genetista ayudan a los individuos a tomar decisiones sobre su descendencia.

16.6 Ciertos avances de la genética humana plantean cuestiones éticas.

Los principios de la genética se aplican a todos los organismos, incluyendo seres humanos. Sin embargo, existen importantes diferencias que separan la investigación genética en seres humanos de la investigación genética de otros organismos. Para estudiar la herencia en otras especies, los genetistas pueden llevar a cabo cruzamientos controlados entre los individuos y producir muchas crías en condiciones cuidadosamente controladas. Por supuesto, la creación de cruzamientos experimentales en humanos es ilegal y no ética.

Una diferencia importante entre la investigación genética en seres humanos y otros organismos es que los organismos modelo utilizados en la investigación genética de especies no humanas, en general producen mucha descendencia y sus tiempos de generación entre los períodos reproductivos son cortos. En cambio, la mayoría de las familias humanas son pequeñas, y transcurren de 20 a 30 años o más entre generaciones sucesivas.

A pesar de las dificultades inherentes en el estudio de la herencia humana, la **genética humana**, la ciencia de la variación heredada en los seres humanos, está progresando rápidamente (vea la figura). Los investigadores realizan estudios de la población de familias numerosas. Además, el interés médico sobre las enfermedades genéticas humanas ha promovido la ampliación del conocimiento de la genética humana. Los estudios genéticos

de otros organismos han proporcionado inapreciables conocimientos: muchas interrogantes de la herencia humana se han podido explicar utilizando organismos modelo, como bacterias, levaduras, gusanos, moscas de la fruta, y ratones.

Recientemente, el **genoma humano**, que representa la totalidad de la información genética de las células humanas, se ha mapeado y secuenciado. En la **secuenciación del ADN**, los investigadores identifican el orden de los nucleótidos en el ADN para comprender la base genética de las similitudes y las diferencias humanas.

Este capítulo se inicia con la descripción de los métodos de investigación de la genética humana incluyendo nuevas áreas que se han ido desarrollando como un resultado del Proyecto Genoma Humano. Después se analizan diferentes desórdenes genéticos humanos. Se explora el uso de la terapia génica en algunos de estos desórdenes, así como la aplicación de pruebas, análisis, y consejería genética en familias de riesgo. El capítulo concluye con un análisis de los problemas éticos relacionados con la genética humana.

16.1 ESTUDIO DE LA GENÉTICA HUMANA

OBJETIVOS DE APRENDIZAJE

1. Distinguir entre cariotipo y análisis genealógico (linaje).
2. Analizar las implicaciones del Proyecto Genoma Humano.
3. Analizar el estudio de la fibrosis quística, con base en el ratón como organismo modelo.

Los genetistas humanos utilizan diversos métodos que les permiten identificar defectos y hacer inferencias acerca de la manera en que se hereda un rasgo. Se considerarán tres de estos métodos: la identificación de los cromosomas por cariotipo; el análisis de los patrones de herencia familiares utilizando genealogía o linajes; y la secuenciación del ADN junto al mapeo de genes como resultado del proyecto del genoma humano. Con frecuencia, los investigadores estudian la herencia humana de un modo más efectivo combinando éstos y otros métodos.

Los cromosomas humanos se estudian mediante el cariotipo

Al igual que Mendel y sus plantas de guisantes, los investigadores que trabajan con organismos más simples han descubierto muchos de los principios básicos de la genética. En estos organismos, con frecuencia es posible establecer datos genéticos como el número y la estructura de los cromosomas específicos. Algunos organismos modelo utilizados en genética, como la mosca de fruta *Drosophila melanogaster*, tienen muy pocos cromosomas; en cuyo caso son sólo cuatro pares. En las glándulas salivales de las larvas de *Drosophila,* los cromosomas son suficientemente grandes como para que sus detalles estructurales se puedan observar con facilidad. (Observe el detalle que se muestra en la micrografía óptica de los cromosomas de la *Drosophila* en la figura 2-3). Este organismo, por lo tanto, ha proporcionado oportunidades únicas para correlacionar ciertos cambios fenotípicos heredados con alteraciones en la estructura cromosómica.

El número normal de cromosomas en la especie humana es de 46:44 **autosomas** (22 pares) y 2 cromosomas sexuales (1 par). Un **cariotipo** (del griego, significa "núcleo") es la composición cromosómica de un individuo, incluye tanto el número de cromosomas como su estructura. Hasta la mitad de la década de 1950, cuando los biólogos adoptaron los métodos modernos de cariotipo, el número de cromosomas aceptado para la especie humana era de 48, con base en un estudio de cromosomas humanos publicado en 1923. La dificultad en separar los cromosomas para que pudieran contarse con precisión fue la razón por la que los investigadores contaron 48 cromosomas humanos.

En 1952, el biólogo celular T. C. Hsu de la Universidad de Texas trató por error, algunas células con una solución salina hipotónica; esto provocó que las células se hincharan y los cromosomas se esparcieran, facilitando de este modo el recuento de los mismos. Se crearon también otras técnicas, y en 1956 los investigadores Joe Hin Tjio y Albert Levan, trabajando en Suecia, informaron que los seres humanos tienen 46 cromosomas, no 48. Otros investigadores comprobaron posteriormente esta información. La historia del número de cromosomas humanos es un ejemplo valioso de la naturaleza "autocorrectora" de la ciencia (aunque estas correcciones puedan tardar un tiempo). La reevaluación de hechos e ideas establecidos, usando con frecuencia técnicas mejoradas o nuevos métodos, es una parte esencial del proceso científico.

Los cromosomas humanos son visibles sólo en las células en división (vea el capítulo 10), y es difícil obtener células en forma directa del cuerpo humano, durante este proceso. En general, los investigadores utilizan muestras de sangre porque se puede inducir la división de los glóbulos blancos en un medio de cultivo, al tratarlos con ciertos compuestos químicos. Otras fuentes de células en proceso de división incluyen la piel y, para estudios cromosómicos prenatales, vellosidades coriónicas o células fetales vertidas en el líquido amniótico (que se analizan posteriormente en el capítulo).

Para analizar el cariotipo, los biólogos cultivan células humanas en proceso de división y las tratan después con el medicamento *colchicina*, que bloquea las células en la metafase mitótica o en la profase tardía, momentos en que los cromosomas están más fuertemente condensados. A continuación, los investigadores ponen las células en una solución hipotónica; las células se hinchan y los cromosomas se esparcen de manera que son fácilmente observables. Los investigadores realizan un aplanamiento celular cubriendo con el portaobjetos y tiñen los cromosomas para revelar el patrón de bandas, que es único en cada par homólogo. Después de escanear la imagen en una computadora, los pares homólogos se identifican y se juntan (**FIGURA 16-1**).

Por convención, los genetistas identifican los cromosomas con base en la longitud; posición del centrómero; patrón de bandas, que se obtiene al teñir los cromosomas con colorantes que producen bandas alternas oscuras y claras de diferente amplitud; y otras características como los *satélites,* pequeñas protuberancias de material cromosómico en las puntas de algunos cromosomas. En el cariotipo, los cromosomas somáticos excepto el 21, que es más pequeño que el cromosoma 22, se nombran y alinean en orden decreciente de tamaño. El cromosoma humano más grande (el cromosoma 1) es aproximadamente cinco veces más largo que el cromosoma más pequeño (el cromosoma 21), pero las diferencias de tamaño entre los cromosomas de tamaños intermedios son leves. Los cromosomas sexuales X y Y de un varón normal son homólogos sólo en sus puntas; las mujeres normales tienen dos cromosomas X y ningún cromosoma Y. Las diferencias respecto al cariotipo normal, es decir, desviaciones en el número o estructura cromosómica, se asocian con ciertos desórdenes como el síndrome de Down (que se analiza posteriormente en el capítulo).

Otra manera de distinguir los cromosomas en el cariotipo es por **hibridación in situ por fluorescencia (HISF)**. Para esto, el genetista realiza la tinción fluorescente de la cadena de ADN complementaria de un cromosoma específico. El ADN cromosómico se desnaturaliza, es decir, se separan las dos cadenas, de manera que la cadena teñida pueda unirse a éste. Se utiliza un marcador diferente para cada cromosoma, que "colo-

rea" cada uno con un color diferente (vea el cariotipo en la figura 16-1). Un cromosoma que presente varios colores (*no se incluye la muestra*) indica su rompimiento y fusión con otros cromosomas, una anomalía asociada con ciertas enfermedades genéticas y muchos tipos de cáncer.

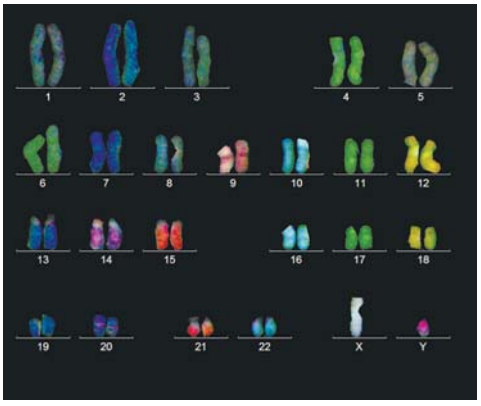
MÉTODO DE INVESTIGACIÓN

¿Por qué se utiliza? Los investigadores utilizan los cariotipos para visualizar anomalías cromosómicas individuales.

¿Cómo se hace esto? Los cariotipos se preparan comúnmente a partir de cultivos de leucocitos. Los investigadores colocan las células cultivadas en un portaobjetos, derramando los cromosomas fuera de los núcleos rotos. Su observación al microscopio óptico se conecta a una computadora con software de análisis de imágenes, que ayuda a los biólogos en la identificación de los cromosomas homólogos y en su organización por tamaño. Antes de que se utilizaran las computadoras, los investigadores cortaban y pegaban las fotografías de los cromosomas.

SIU/Peter Arnold, Inc.

Estos cromosomas han sido "coloreados" por diferentes tintes fluorescentes que se hibridan con los pares específicos de cromosomas homólogos. La pintura ayuda al investigador a identificar los cromosomas. La imagen corresponde a un cariotipo humano masculino, normal.



© Dr. Thomas Liehr, courtesy of Biology Image Library

FIGURA 16-1 Cariotipo

La genealogía familiar ayuda a identificar ciertas condiciones heredadas

Los primeros estudios de genética humana normalmente estudiaban la distribución en los miembros de una familia de pares de rasgos contrastantes fácilmente identificables. Un "árbol familiar" que muestra los patrones de herencia, es decir, la transmisión de rasgos genéticos en una familia durante varias generaciones, se conoce como genealogía o **linaje**. El análisis genealógico aún se utiliza ampliamente, incluso en el mundo actual de las poderosas técnicas de genética molecular, ya que ayuda a los genetistas moleculares a determinar las interrelaciones exactas de las moléculas de ADN analizadas, provenientes de individuos emparentados. El análisis genealógico es también una herramienta importante para los consejeros genéticos y clínicos. Sin embargo, debido a que las familias humanas tienden a ser pequeñas y puede no estar disponible la información de ciertos miembros de la familia, especialmente parientes fallecidos, el análisis genealógico tiene sus limitaciones.

Los diagramas genealógicos se realizan usando símbolos estandarizados. Examine la **FIGURA 16-2**, que muestra una genealogía para el **albinismo**, la ausencia del pigmento melanina en la piel, pelo y ojos. Cada fila horizontal representa una generación diferente, con la generación más antigua (número romano I) en la parte superior y la generación más reciente en la parte inferior. Dentro de una generación dada, los individuos se numeran normalmente de forma consecutiva, de izquierda a derecha, utilizando números arábigos. Una línea horizontal conecta los progenitores, y una línea vertical une los padres con sus hijos. Por ejemplo, los individuos II-3 y II-4 son los padres de cuatro descendientes (III-1, III-2, III-3 y III-4). Observe que los individuos en una generación determinada pueden no estar genéticamente relacionados. Por ejemplo II-1, II-2 y II-3 no están relacionados con II-4 y II-5. Dentro de un grupo de hermanos, el mayor está a la izquierda, y el menor a la derecha.

El alelo del albinismo no es dominante, si lo fuera, por lo menos una de las mujeres progenitoras del nivel III-2 habría sido albina. Esta genealogía se explica sólo si el albinismo se hereda como un alelo recesivo autosómico (no se transporta en un cromosoma sexual). En tales casos, dos progenitores fenotípicamente normales podrían producir una descendencia albina porque son heterocigotos y cada uno podría transmitir un alelo recesivo.

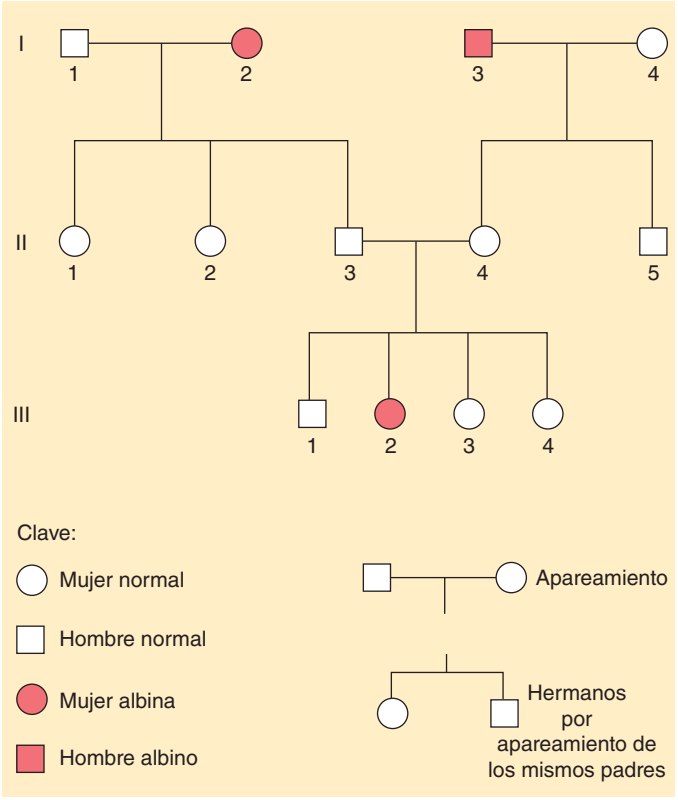
El estudio de las genealogías permite a los genetistas humanos predecir cómo se heredan los rasgos fenotípicos que están determinados por el genotipo de un único locus. Se han descrito aproximadamente unos 10,000 rasgos en humanos. Los tres tipos de herencia de un único locus, que se identifican con mayor frecuencia en el análisis genealógico son: la herencia autosómica dominante, la herencia autosómica recesiva y la herencia ligada al cromosoma X recesiva. Posteriormente en el capítulo se definen y analizan algunos ejemplos de estos tipos de herencia.

En el Proyecto Genoma Humano se secuenció el ADN de todos los cromosomas humanos

Los científicos participantes en el **Proyecto del Genoma Humano** secuenciaron el ADN de todo el genoma nuclear humano, el cual incluye alrededor de 2.9 miles de millones de pares de bases. (El genoma mitocondrial humano fue secuenciado en 1981). Este resultado de carácter internacional, se basó en el ADN de 6 a 10 individuos anónimos, y fue esencialmente completado en 2001 por cientos de investigadores que trabajaron en dos equipos independientes, el Consorcio Internacional de Secuenciación del Genoma Humano, financiado por el gobierno y la empresa Celera Genomics, con capital privado. La finalización del Proyecto Genoma Humano en 2003 fue un hecho significativo en la genética (**TABLA 16-1**).

©Mark Eveleigh/Alamy

(a) Una niña albina de la población indígena de los Kunas juega con sus amigos. El albinismo es común entre los Kunas que viven en las islas San Blas, Panamá.



(b) Al estudiar los antecedentes familiares, un investigador puede determinar el mecanismo genético de un rasgo heredado. En este ejemplo, III-2 representa una niña albina con dos padres fenotípicamente normales, II-3 y II-4.

FIGURA 16-2 ***Animada*** **Una genealogía para el albinismo**

Los científicos esperan identificar finalmente la localización de todos los genes en el ADN secuenciado. En 2001, el National Human Genome Research Institute (NHGRI) estimó que había de 35,000 a 45,000 genes codificantes de proteínas en el genoma humano, pero a fines de la década estas cifras bajaron al rango de 20,000 a 25,000.

TABLA 16-1 **Hechos relevantes seleccionados en genética**

Año	Avance científico
1866	Mendel propuso la existencia de factores hereditarios conocidos ahora como genes
1871	Los ácidos nucleicos fueron descubiertos
1879	Los cromosomas fueron identificados y se observaron durante la división celular
1929	Se caracterizó la naturaleza química de los nucleótidos
1953	Se determinó la estructura del doble hélice del ADN
1960s	Se explicó el código genético (cómo las proteínas están hechas de ADN)
1972	La primera molécula de ADN recombinante fue producida
1977	Comenzó la secuenciación del ADN
1986	Se logró la secuenciación automatizada del ADN
1995	Se completó la secuencia del primer genoma procariota (bacteria *Haemophilus influenzae*)
1996	Se completó la secuencia del primer genoma eucariota (levadura *Saccharomyces cerevisiae*)
1998	Se completó la primera secuencia del genoma de un eucariota multicelular (el gusano nematodo *Caenorhabditis elegans*)
2001	Se publicó el borrador de la secuencia completa del genoma humano; se descubrió que el 95% del genoma no codifica proteínas.
2003	Se completó la secuencia del ADN del genoma humano

La identificación de genes representa un extraordinario reto. ¿Cómo identificaría un gen en una secuencia de ADN si no sabe nada sobre él? El genoma humano es extremadamente complejo. Incluye el contenido en ADN tanto del núcleo como de las mitocondrias. Sin embargo, el ADN nuclear representa casi toda la información genética del genoma humano. Como en los genomas de otros organismos eucariotas, parte (en humanos, sólo un 2%) del genoma humano especifica la síntesis de polipéptidos, mientras que otros segmentos sólo codifican productos ARN.

La mayor parte del genoma humano se compone de elementos reguladores no codificantes, secuencias repetitivas (copias múltiples) de ADN, y segmentos de genes cuyas funciones se desconocen. En ocasiones los genes se traslapan unos con otros, y en otros casos un único gen codifica múltiples proteínas. Relacionar los genes específicos con los ARN y las proteínas que codifican y determinar las funciones que desempeñan en el cuerpo humano son algunas líneas de investigación en genética humana que actualmente están abordando los científicos.

Por ejemplo, la secuencia de ADN del cromosoma humano 22 se escaneó con programas computarizados para identificar elementos marcadores asociados típicamente con genes, como por ejemplo los promotores. Usando este método, los investigadores identificaron 545 genes. Muchos de estos genes son genes "potenciales" en el sentido que aún no se han aislado sus ARN mensajeros (ARNm) ni sus productos proteínicos. Otros genes se identificaron gracias a que codifican proteínas similares a otras identificadas previamente en los seres humanos o en otros organismos. A pesar de

las dificultades, los científicos están realizando progresos, y los estudios de mapeo les ayudarán a entender las relaciones físicas y funcionales entre genes y grupos de genes con base en su ordenamiento en los cromosomas.

Ahora que se ha secuenciado el genoma humano, los investigadores estarán ocupados durante muchas décadas analizando la creciente compilación de datos moleculares humanos. Además de identificar los genes, los científicos quieren entender cuál es la función de cada gen, cómo interacciona cada gen con otros genes, y cómo se regula la expresión de cada gen en los diferentes tejidos. Finalmente, se identificarán todas las miles de proteínas producidas en las células humanas, se determinará su estructura 3-D, y se evaluarán sus propiedades y funciones.

Los estudios de asociación del genoma completo demuestran la complejidad genética de las principales enfermedades humanas

Los investigadores también quieren estudiar las variaciones en la secuencia del genoma humano para aclarar las diferencias que podrían estar relacionadas con la susceptibilidad a ciertas enfermedades. Las potenciales aplicaciones médicas del Proyecto Genoma Humano son extraordinariamente prometedoras. Los genes en el cromosoma humano 22, por ejemplo, están asociados con al menos 27 enfermedades que se sabe que tienen un componente genético. Los genes causantes de muchas de estas enfermedades no se han identificado todavía. Por ejemplo, un gen implicado en la esquizofrenia está fuertemente ligado al cromosoma 22, pero los científicos no conocen su localización exacta ni su función.

Los **estudios de asociación del genoma completo (AGC)** comparan el genoma de individuos con una enfermedad en particular con el de individuos sanos, sin esa enfermedad. Por ejemplo, en 2007, los investigadores escanearon los genomas de más de 16,000 personas británicas comparando los patrones genéticos de personas sanas con los de las personas con una de las siete enfermedades comunes: desorden bipolar, enfermedad arterial coronaria, enfermedad de Crohn, hipertensión, artritis reumatoide, diabetes tipo 1 y diabetes tipo 2. Estos fenotipos de la enfermedad muestran patrones de herencia complejos, con muchos genes diferentes que contribuyen a la susceptibilidad. En este estudio en particular, los científicos encontraron 24 variaciones asociadas con un riesgo aumentado de una o más de estas enfermedades. Las funciones de la mayoría de estas variaciones AGC aún no se han determinado, pero al conocer su ubicación en los cromosomas particulares, será más fácil que los investigadores estudien la genética de muchas enfermedades humanas comunes.

La genómica comparativa ha revelado varios centenares de segmentos de ADN idénticos en los genomas humano y de ratón

Se sabe que aproximadamente 500 segmentos de ADN mayores de 200 pares de bases están 100% conservados (es decir, son idénticos) en los genomas humano y de ratón. Este extraordinario grado de conservación tiene importantes implicaciones evolutivas, ya que significa que estos segmentos no han mutado durante los cerca de 75 millones de años transcurridos desde que los ratones y los seres humanos compartieron un ancestro común. Durante este tiempo, otros fragmentos de ADN experimentaron considerables mutaciones y selecciones, lo que permitió a los ratones y a los seres humanos divergir a sus estados actuales. A pesar de que todavía no se han determinado las funciones de estos elementos sin cambios, está claro que tienen una función vital. (Si no fueran esenciales en su forma actual, habrían experimentado mutaciones y selecciones). Muchos segmentos altamente conservados parecen contener elementos no codificantes de proteínas que podrían regular la expresión de otros genes.

Los investigadores utilizan los ratones como organismos modelo para estudiar enfermedades genéticas humanas

Muchas preguntas relacionadas con enfermedades genéticas humanas son difíciles de responder ya que causan problemas éticos relacionados con el uso de seres humanos como sujetos de prueba. Sin embargo, la investigación de cualquier enfermedad se ve muy facilitada si se utiliza un modelo animal para la experimentación. Un buen ejemplo es la *fibrosis quística,* una enfermedad genética causada por la mutación de un solo gen heredado como un alelo recesivo. En 1994, los investigadores utilizaron la **recombinación homóloga de genes** para producir cepas de ratones que eran ya sea homocigóticas o heterocigóticas para la fibrosis quística.

El alelo que causa la fibrosis quística es una forma mutante de un locus implicado en el control del agua corporal y del balance electrolítico. Los genetistas han clonado este gen y han encontrado que codifica una proteína, la *proteína CFTR,* que sirve como un canal iónico de cloro en la membrana plasmática. (CFTR, se establece como, *regulador de la conductancia transmembrana de la fibrosis quística*). Este canal iónico transporta iones cloruro fuera de las células de la mucosa del tracto digestivo y del sistema respiratorio. Cuando los iones cloruro salen de las células, el agua los sigue por ósmosis. Por lo tanto, las secreciones normales de estas células son relativamente acuosas. Debido a que las células de los individuos con fibrosis quística carecen de los canales cloruro normales, las secreciones de estos individuos tienen un bajo contenido en agua y su sudor es muy salado. Las células de los individuos heterocigotos sólo tienen la mitad del número normal de canales iónicos CFTR funcionales, pero son suficientes para mantener la fluidez normal de sus secreciones.

Algunos investigadores se están concentrando ahora en comprender el mecanismo por el que se activa o desactiva el canal CFTR en ratones. Esperan utilizar esta información para diseñar fármacos que potencien el transporte de cloruro a través de los canales CFTR. Estos fármacos presentan el potencial para tratar la fibrosis quística en los seres humanos activando los canales mutantes.

Repaso

- ¿Qué tipos de información puede proporcionar un cariotipo humano?
- ¿Qué es un análisis genealógico?
- Mencione dos posibles beneficios que los científicos podrían esperar, con base en la profundización en el estudio del genoma humano?
- ¿Cómo se utiliza un organismo modelo como el ratón para superar algunas de las dificultades que se presentan en el estudio de una enfermedad genética humana?

16.2 ANOMALÍAS EN EL NÚMERO Y LA ESTRUCTURA CROMOSÓMICOS

OBJETIVOS DE APRENDIZAJE

4 Explicar cómo la no disyunción en la meiosis es responsable de anomalías cromosómicas como el síndrome de Down, el síndrome de Klinefelter y el síndrome de Turner.

5 Distinguir entre las siguientes anomalías estructurales en los cromosomas: translocaciones, deleciones y sitios frágiles.

La **poliploidía**, presencia de múltiples juegos de cromosomas, es común en plantas pero rara en animales. Puede surgir de errores en la separación de los cromosomas durante la meiosis o de la fecundación de un óvulo por más de un espermatozoide. Cuando ocurre en todas las células

del cuerpo, la poliploidía es letal en los seres humanos y muchos otros animales. Por ejemplo, algunos embriones humanos abortados espontáneamente al inicio del embarazo presentan *triploidía (3n).*

Las anomalías causadas por la presencia de un único cromosoma extra o la ausencia de un cromosoma, llamadas **aneuploidías**, son más comunes que la poliploidía. La **disomía** es el estado normal: dos de cada tipo de cromosoma en la célula o individuo. En la **trisomía**, una célula o individuo tiene dos copias de cada cromosoma excepto por uno, el cual tiene tres copias; el número de cromosomas trisómicos se designa por $2n + 1$. En la **monosomía**, un individuo carece de un miembro de un par de cromosomas; el número de cromosomas monosómicos se designa por $2n - 1$. La **TABLA 16-2** resume algunos desórdenes producidos por aneuploidías.

Las aneuploidías surgen por lo común como resultado de una división meiótica (o, raramente, mitótica) anómala en la que algún cromosoma no se separa en la anafase. Este fenómeno, denominado **no disyunción**, puede ocurrir con autosomas o con los cromosomas sexuales. En la meiosis, la no disyunción cromosómica se puede producir durante la primera o la segunda división meiótica (o ambas). Por ejemplo, dos cromosomas X que no se separan, ya sea en la primera o en la segunda división meiótica, pueden entrar en forma conjunta en el núcleo del óvulo. Alternativamente, los dos cromosomas X unidos pueden ir a un *cuerpo polar,* dejando el óvulo sin cromosoma X. (Recuerde del capítulo 10 que un cuerpo polar es una célula haploide no funcional producida durante la ovogénesis, vea también la figura 50-11).

La no disyunción de un par XY durante la primera división meiótica en el hombre puede dar lugar a la formación de un espermatozoide tanto con un cromosoma X como uno Y, o a un espermatozoide con ninguno de los dos cromosomas (**FIGURA 16-3**). De un modo análogo, la no disyunción en la segunda división meiótica puede producir espermatozoides con dos X o dos Y. Cuando un gameto anómalo se une con uno normal, el cigoto resultante tiene una anomalía cromosómica que estará presente en cada una de las células del cuerpo.

La no disyunción meiótica da como resultado un número de cromosomas anómalo en el estado de desarrollo del cigoto, de manera que todas las células del individuo tienen un número de cromosomas anómalo. En cambio, la no disyunción durante la división mitótica ocurre en algún punto posterior del desarrollo y da lugar al establecimiento de un clon de células anómalas en un individuo que por lo demás es normal. Esta mezcla de células con un número de cromosomas diferente puede o no afectar tejidos somáticos (del cuerpo) o de la línea germinal (reproductivos).

Diferentes números de cromosomas son comunes en muchas células cancerosas, en particular en las de tumores sólidos. Sin embargo, aún no está claro si la aneuploidía es una causa o una consecuencia del cáncer.

Se observan anomalías cromosómicas reconocibles en menos del 1% de los nacimientos vivos, pero existen pruebas sustanciales que sugieren que la tasa es mucho mayor en la concepción. Al menos el 17% de los embarazos detectados a las ocho semanas terminará en un aborto espontáneo. Aproximadamente la mitad de estos embriones abortados espontáneamente tiene anomalías cromosómicas importantes, incluyendo trisomías autosómicas (como la trisomía 21), triploidía, tetraploidía, y síndrome de Turner (X0), en el que 0 se refiere a la ausencia de un segundo cromosoma sexual. Las monosomías autosómicas son en extremo raras, posiblemente porque inducen un aborto espontáneo muy pronto en el embarazo, antes incluso de que la mujer se dé cuenta de que está embarazada. Algunos investigadores hacen estimaciones sorprendentemente altas (50% o más) de la tasa de pérdida de embriones muy prematuros. Las anomalías cromosómicas quizás inducen muchos de estos abortos espontáneos.

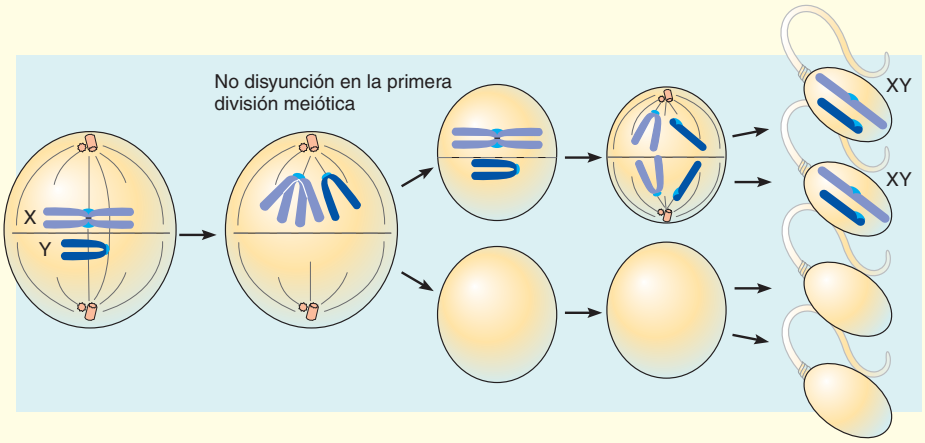
El síndrome de Down está causado normalmente por la trisomía 21

El síndrome de Down es una de las anomalías cromosómicas más comunes en los seres humanos. (El término *síndrome* se refiere a un conjunto de síntomas que se presentan normalmente de forma conjunta en un desorden particular). Se llamó así en honor a J. Langdon Down, el médico británico que, en 1866, describió por primera vez la condición. Los individuos afectados presentan anomalías en la cara, párpados, lengua, manos, y otras partes del cuerpo y son normalmente retrasados mental y físicamente (**FIGURA 16-4a**). Son también inusualmente susceptibles a ciertas enfermedades, como la leucemia y la enfermedad de Alzheimer.

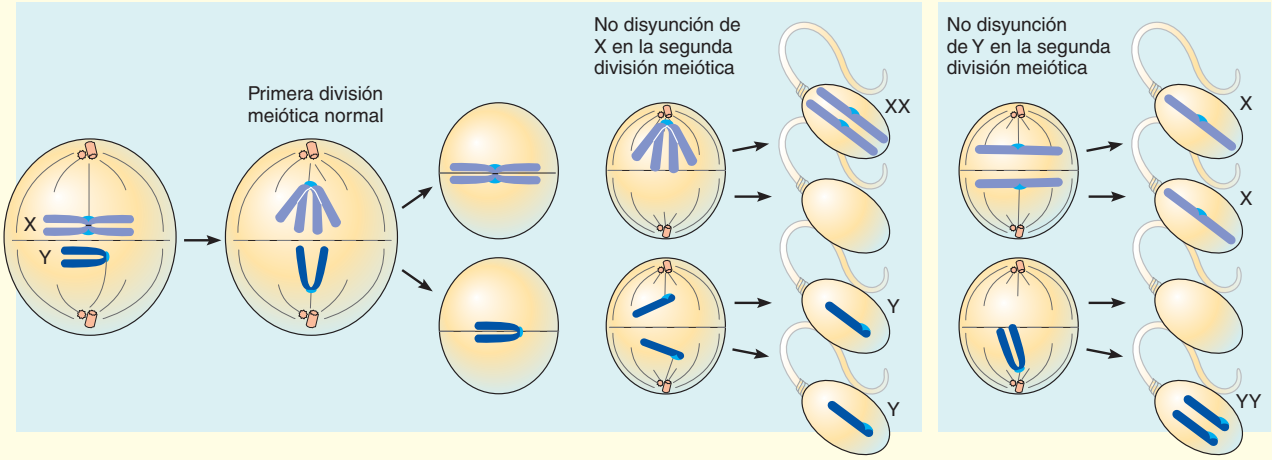
TABLA 16-2 Anomalías cromosómicas: desórdenes producidos por aneuploidías

Cariotipo	Nombre común	Descripción clínica
Trisomía 13	Síndrome de Patau	Múltiples defectos, con muerte por lo general a los 3 meses de edad
Trisomía 18	Síndrome de Edwards	Deformidades del oído, defectos del corazón, espasticidad, y otros daños, muerte por lo general a la edad de 1 año, pero algunos sobreviven mucho más tiempo
Trisomía 21	Síndrome de Down	En general la frecuencia es de aproximadamente 1 por cada 800 nacidos vivos. La mayoría de las concepciones que implican alguna trisomía ocurren en madres mayores (35+ años), pero la translocación resultante en el equivalente de la trisomía no está relacionada con la edad. La trisomía 21 se caracteriza por un pliegue de piel por encima del ojo, diversos grados de retraso mental, baja estatura, sobresale la lengua arrugada, pliegue palmar transversal, deformidades cardiacas, y un mayor riesgo de leucemia y de la enfermedad de Alzheimer.
X0	Síndrome de Turner	Baja estatura, cuello unido por una telilla o membrana, a veces, retraso mental leve; ovarios degenerados en la vida embrionaria tardía, dando lugar a las características sexuales rudimentarias, el género es femenino, no hay corpúsculos de Barr
XXY	Síndrome de Klinefelter	Hombre con la lenta degeneración de testículos, senos agrandados, un corpúsculo de Barr por celda
XYY	Cariotipo XYY	Muchos hombres no tienen síntomas inusuales, mientras que otros son inusualmente altos, con fuerte acné, y una cierta tendencia al retraso mental leve
XXX	Triple-X	A pesar de tres cromosomas X, por lo general hembras fértiles, con una inteligencia normal, dos cuerpos de Barr por celda

PUNTO CLAVE La aneuploidía puede ocurrir por la no disyunción meiótica, la segregación anómala de cromosomas durante la meiosis.



(a) La no disyunción en la primera división meiótica da como resultado dos espermatozoides XY y dos espermatozoides sin X ni Y.



(b) La no disyunción de la segunda división meiótica da como resultado un espermatozoide con dos cromosomas X, dos con un cromosoma X cada uno, y uno sin cromosomas sexuales (*cuadro de la derecha*).

FIGURA 16-3 No disyunción meiótica

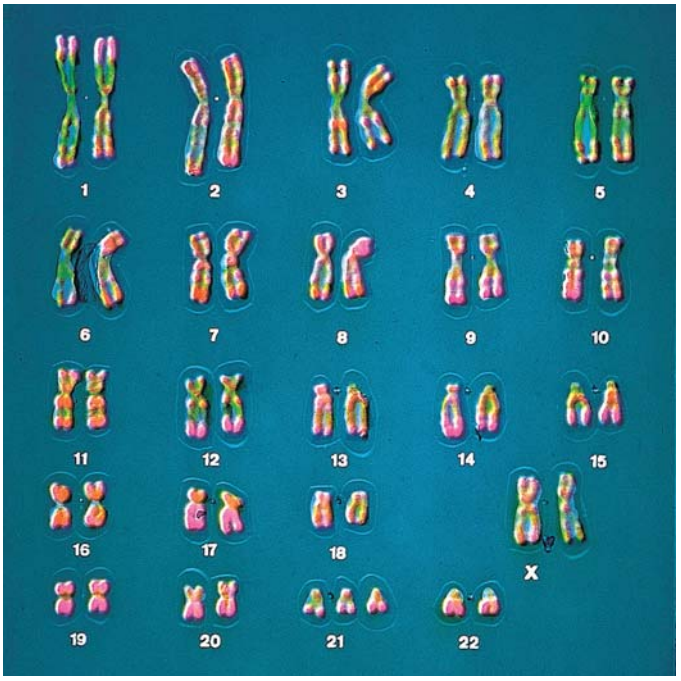
En estos ejemplos de no disyunción de los cromosomas sexuales en el hombre humano, sólo se muestran los cromosomas X (*morado*) y Y (*azul*) en un espermatozoide con dos cromosomas Y. (Las posiciones de los cromosomas metafásicos se han modificado para ahorrar espacio).

Estudios genéticos han revelado que la mayoría de las personas con síndrome de Down tienen 47 cromosomas debido a una *trisomía autosómica:* esta condición se conoce como **trisomía 21** (**FIGURA 16-4b**). La no disyunción durante la meiosis es responsable de la presencia de un cromosoma extra. Aunque no falta información genética en estos individuos, la copia extra de los genes del cromosoma 21 da lugar a algún tipo de desequilibrio genético que causa un desarrollo físico y mental anómalo. El síndrome de Down es bastante variable en su expresión, con algunos individuos afectados mucho más severamente que otros. Los investigadores están usando tecnologías de ADN para precisar los genes del cromosoma 21 que afectan al desarrollo mental, así como posibles *oncogenes* (genes causantes de cáncer) y genes que podrían estar implicados en la enfermedad de Alzheimer. (Al igual que muchas condiciones humanas, el cáncer y la enfermedad de Alzheimer presentan tanto un componente genético como ambiental).

El síndrome de Down ocurre en todos los grupos étnicos en aproximadamente 1 de cada 800 nacimientos vivos. Su incidencia aumenta marcadamente con la edad materna. La aparición del síndrome de Down no se ve afectada por la edad del padre (aunque otras enfermedades sí, incluyendo la esquizofrenia y la acondroplasia, la forma más común de enanismo). El síndrome de Down es 68 veces más probable en la descendencia de madres con 45 años que en la descendencia de madres con 20 años. Sin embargo, la mayoría de los niños con síndrome de Down en Estados Unidos nacen de madres más jóvenes de 35 años, en parte porque éstas superan en número a las madres de mayor edad, y en parte porque aproximadamente un 90% de las madres mayores a las que se les

Richard Hutchings/Photo Researchers, Inc.

(a) Este niño con síndrome de Down está trabajando en un experimento de ciencia en su clase de jardín de niños. Algunas personas con síndrome de Down aprenden a leer y escribir.



CNRI/Science Photo Library/Photo Researchers, Inc.

(b) Observe la presencia de un cromosoma 21 extra en este cariotipo coloreado de una mujer con síndrome de Down.

FIGURA 16-4 Síndrome de Down

realizan pruebas prenatales interrumpen el embarazo si se diagnostica síndrome de Down.

La relación entre la mayor incidencia del síndrome de Down y la edad materna se ha estudiado durante décadas, pero no hay una explicación. Los científicos han propuesto varias hipótesis para explicar el efecto de la edad materna, pero ninguna tiene un fundamento inequívoco. Una explicación es que las mujeres mayores han mantenido los óvulos en meiosis suspendida durante demasiado tiempo, lo que daría lugar al deterioro del aparato del huso meiótico. (Una mujer nace con todos los óvulos que tendrá; estos ovocitos permanecen en la profase I de la meiosis hasta la ovulación). Otra posibilidad es que un útero envejecido rechace menos frecuentemente un feto anómalo.

La mayoría de las aneuploidías de cromosomas sexuales son menos severas que las aneuploidías autosómicas

Las aneuploidías de cromosomas sexuales se toleran relativamente bien (vea la tabla 16-2). Esto es cierto, al menos en parte, gracias al mecanismo de **compensación de dosis**: las células de mamíferos compensan el material extra del cromosoma X inactivando un cromosoma X. El X inactivo se puede observar como un **corpúsculo de Barr**, una región teñida oscura, que se trata de cromatina condensada situada al lado de la envoltura nuclear de un núcleo interfásico (vea la figura 11-16). Los investigadores han utilizado la presencia de un corpúsculo de Barr en las células de las mujeres normales (y su ausencia en las de los hombres) como una prueba inicial para determinar si un individuo es genéticamente una mujer o un hombre. Sin embargo, como se verá pronto en el contexto de las aneuploidías de cromosomas sexuales, la prueba del corpúsculo de Barr tiene sus limitaciones.

Los individuos con el **síndrome de Klinefelter** son hombres con 47 cromosomas, incluyendo dos X y un Y. Presentan testículos pequeños, producen poco o nada de esperma, y son por lo tanto estériles. La hipótesis que el cromosoma Y es el principal determinante del fenotipo masculino se ha sostenido por el hecho que al menos un gen en el cromosoma Y actúa como un interruptor genético, dirigiendo el desarrollo masculino. Los hombres con síndrome de Klinefelter tienden a ser inusualmente altos y presentan un desarrollo mamario similar al de las mujeres. Aproximadamente la mitad muestra cierto retraso mental, pero muchos viven vidas relativamente normales. Sin embargo, cada una de sus células tiene un corpúsculo de Barr. De acuerdo con esta prueba, se clasificarían en forma errónea como mujeres. Aproximadamente 1 de cada 1000 niños nacidos vivos tiene el síndrome de Klinefelter.

La composición de cromosomas sexuales en el **síndrome de Turner**, en el que un individuo tiene un único cromosoma sexual, un cromosoma X, se designa por X0. Ya que carecen del efecto determinante masculino del cromosoma Y, los individuos con el síndrome de Turner se desarrollan como mujeres. Sin embargo, las estructuras genitales internas y externas están subdesarrolladas, y son estériles. Aparentemente se necesita un segundo cromosoma X para el desarrollo normal de los ovarios en un embrión hembra. El examen de las células de estos individuos no revela corpúsculos de Barr, ya que no hay cromosoma X extra a desactivar. Utilizando los estándares de la prueba del corpúsculo de Barr, estos individuos se clasificarían erróneamente como hombres. Aproximadamente 1 de cada 2500 niñas nacidas vivas tiene el síndrome de Turner.

La gente con un cromosoma X más dos cromosomas Y son fenotípicamente hombres, y son fértiles. Otras características de estos individuos (altos, con frecuencia con acné severo) difícilmente se clasifican como síndrome; de ahí que se designe como **cariotipo XYY**. Hace algunos años, varios estudios ampliamente publicitados sugirieron que los hombres con esta condición presentaban una mayor probabilidad de

manifestar tendencias criminales y por lo tanto de ser encarcelados. Sin embargo, estos estudios fueron descartados porque se basaban en un número muy bajo de hombres XYY, y carecían de un estudio control adecuado de hombres XY. La opinión predominante en la genética médica actual es que en la población general hay muchos hombres XYY no diagnosticados que no presentan comportamientos criminales o inusualmente agresivos y que es muy poco probable que sean encarcelados.

Las anomalías en la estructura cromosómica causan ciertos desórdenes

Las anomalías cromosómicas no sólo están causadas por cambios en el número cromosómico sino también por distintos cambios en la estructura de uno o más cromosomas. El rompimiento y unión de partes de cromosomas da como resultado cuatro cambios estructurales dentro o entre cromosomas: duplicaciones, inversiones, deleciones y translocaciones (**FIGURA 16-5**). Los rompimientos en los cromosomas son el resultado de errores durante la replicación o la recombinación. En una **duplicación**, un segmento del cromosoma está repetido una o más veces; estas repeticiones aparecen con frecuencia dispuestas en tándem unas respecto a las otras. La orientación de un segmento cromosómico se altera en una **inversión**. En una **deleción**, el rompimiento causa la pérdida de parte de un cromosoma, junto con los genes de ese segmento. Una deleción puede ocurrir en el extremo de un cromosoma o en una parte interna del cromosoma. En algunos casos de **translocación**, un fragmento cromosómico se rompe y se une a un cromosoma no homólogo. En una **translocación recíproca**, dos cromosomas no homólogos intercambian segmentos.

A continuación se consideran tres ejemplos simples de cambios estructurales en uno o más cromosomas que resultan en fenotipos anómalos: translocaciones, deleciones, y *sitios frágiles,* que son lugares del cromosoma susceptibles a romperse.

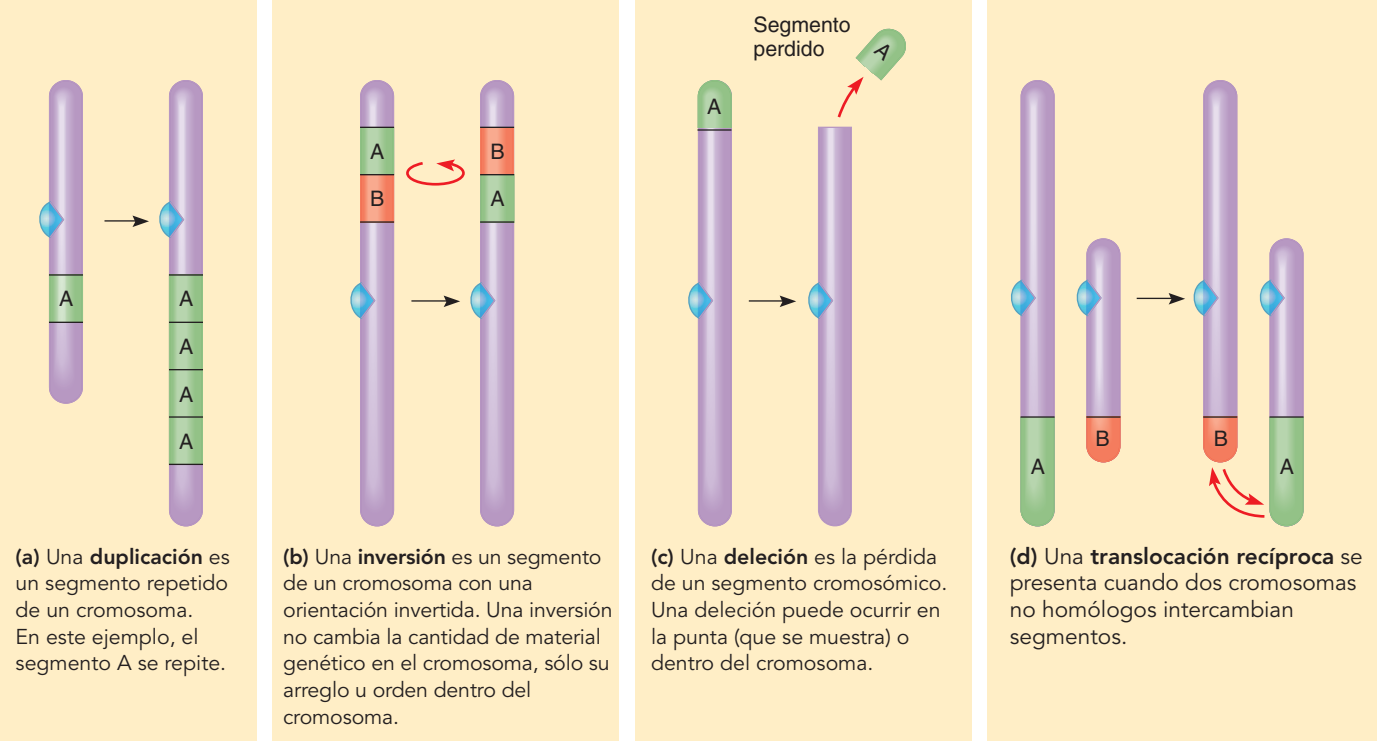
La translocación es la unión de una parte de un cromosoma a otro cromosoma

Las consecuencias de las translocaciones varían considerablemente. Incluyen deleciones, en las que faltan algunos genes, y duplicaciones, en las que hay copias extra de ciertos genes. En aproximadamente 4% de los individuos con síndrome de Down, sólo están presentes 46 cromosomas, pero uno es anómalo. El brazo largo del cromosoma 21 se ha translocado al brazo largo de otro cromosoma, normalmente al cromosoma 14. Los individuos con **síndrome de Down por translocación** tienen un cromosoma 14, un cromosoma 14/21 combinado, y dos copias normales del cromosoma 21. Todo o parte del material genético del cromosoma 21 está por lo tanto presente por triplicado. Cuando se estudian los cariotipos de los padres en estos casos, los genetistas por lo común encuentran que ya sea la madre o el padre tiene sólo 45 cromosomas, aunque ella o él son por lo general normales fenotípicamente. El progenitor con 45 cromosomas tiene un cromosoma 14, un cromosoma 14/21 combinado, y un cromosoma 21; aunque el cariotipo es anómalo, no hay material genético extra. Al contrario de lo que ocurre en la trisomía 21, el síndrome de Down por translocación puede encontrarse en las familias, y su incidencia no está relacionada con la edad materna.

Una deleción es la pérdida de parte de un cromosoma

A veces los cromosomas se rompen y no se vuelven a unir. Estos rompimientos resultan en deleciones que pueden oscilar desde unos pocos pares de bases hasta un brazo cromosómico completo. Como se puede suponer, las grandes deleciones son generalmente mortales, mientras que las pequeñas deleciones pueden no tener efecto o pueden causar desórdenes humanos reconocibles.

Un desorden causado por deleción (1 de cada 50,000 nacimientos vivos) es el **síndrome del cri du chat (maullido de gato)**, en el que



(a) Una **duplicación** es un segmento repetido de un cromosoma. En este ejemplo, el segmento A se repite.

(b) Una **inversión** es un segmento de un cromosoma con una orientación invertida. Una inversión no cambia la cantidad de material genético en el cromosoma, sólo su arreglo u orden dentro del cromosoma.

(c) Una **deleción** es la pérdida de un segmento cromosómico. Una deleción puede ocurrir en la punta (que se muestra) o dentro del cromosoma.

(d) Una **translocación recíproca** se presenta cuando dos cromosomas no homólogos intercambian segmentos.

FIGURA 16-5 ***Animada*** **Anormalidades comunes de la estructura de los cromosomas**

parte del brazo corto del cromosoma 5 está delecionado. Como en la mayoría de las deleciones, el punto exacto de rompimiento en el cromosoma 5 varía de un individuo a otro; algunos casos del cri du chat implican una pequeña pérdida, mientras que otros implican una deleción de pares de bases más sustancial. Los niños nacidos con el síndrome de cri du chat tienen típicamente una cabeza pequeña con facciones alteradas descritas como "cara de luna" y un llanto distintivo que suena como un gatito maullando. (El nombre "cri du chat" significa literalmente "maullido de gato" en francés). Los individuos afectados normalmente sobreviven a la infancia pero presentan un retraso mental severo.

Los sitios frágiles son puntos débiles en lugares específicos de las cromátidas

Un **sitio frágil** es un lugar donde parte de una cromátida aparece unida al resto del cromosoma por una fina hebra de ADN. Los sitios frágiles se presentan en una localización específica en ambas cromátidas de un cromosoma. Se han identificado en el cromosoma X así como en ciertos autosomas. La localización de un sitio frágil es la misma en todas las células de un individuo, así como en las células de otros miembros de la familia. Los científicos presentan evidencias crecientes de que las células cancerosas pueden tener rompimientos en estos sitios frágiles. Se desconoce hasta el momento si el cáncer desestabiliza los sitios frágiles, dando lugar al rompimiento, o si los sitios frágiles en sí mismos contienen genes que contribuyen al cáncer.

En el **síndrome del cromosoma X frágil**, también conocido como **síndrome de Martin-Bell**, un sitio frágil ocurre cerca de la punta del cromosoma X, donde el gen frágil X contiene un triplete de nucleótidos CGG que se repite de 200 a más de 1000 veces (**FIGURA 16-6**). En un cromosoma normal, CGG se repite hasta 50 veces.

El síndrome del cromosoma X frágil es la causa más común de retraso mental heredado. Los efectos del síndrome del cromosoma X frágil, que son más pronunciados en los hombres que en las mujeres, van desde desórdenes con un leve déficit en el aprendizaje y en la atención hasta retraso mental severo e hiperactividad. De acuerdo con la National Fragile X Foundation, aproximadamente el 80% de los niños y el 35% de las niñas con síndrome del cromosoma X frágil son al menos un poco retrasados mentalmente. Las mujeres con síndrome del cromosoma X frágil son normalmente heterocigóticas (ya que el otro cromosoma es normal) y es por lo tanto más probable que tengan una inteligencia normal.

El descubrimiento del gen X frágil en 1991 y el desarrollo, en 1994, del primer modelo de cromosoma X frágil en ratón ha proporcionado a los investigadores la manera de desarrollar y probar tratamientos potenciales, incluyendo la terapia génica. A nivel microscópico, las células nerviosas de individuos con el síndrome del cromosoma X frágil presentan dendritas mal formadas (la parte de la célula nerviosa que recibe impulsos nerviosos de las otras células nerviosas). A nivel molecular, las repeticiones de tripletas asociadas con el síndrome del cromosoma X frágil interrumpen el funcionamiento de un gen que codifica cierta proteína, denominada *proteína del retraso mental X frágil* (FMRP). En las células normales, FMRP se une a docenas de moléculas de ARNm diferentes (exactamente por qué se unen aún no se entiende), pero en las células de individuos con el síndrome del cromosoma X frágil el alelo mutado no produce FMRP funcional.

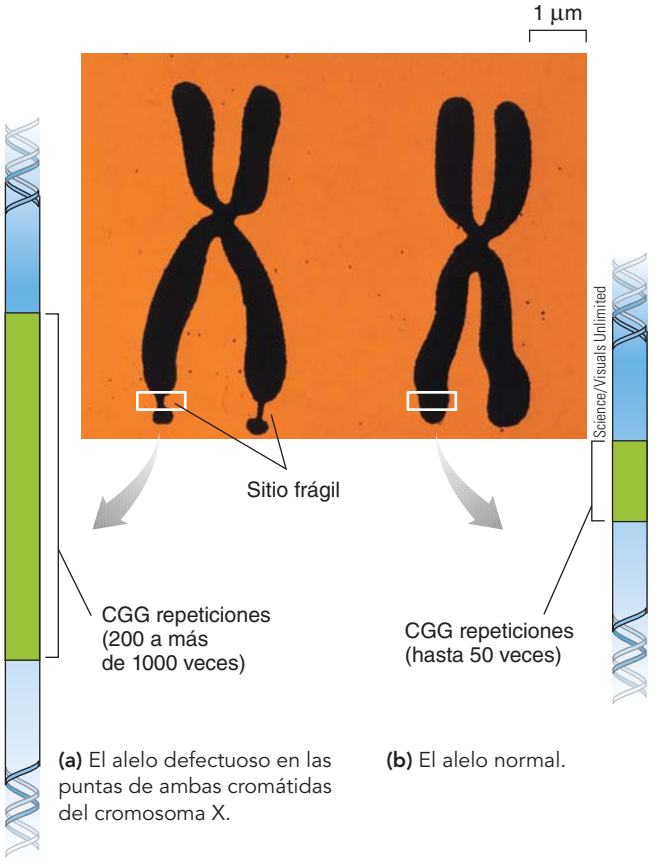


FIGURA 16-6 El síndrome X frágil
Esta MEB coloreada muestra un cromosoma X con un sitio frágil y un cromosoma X normal.

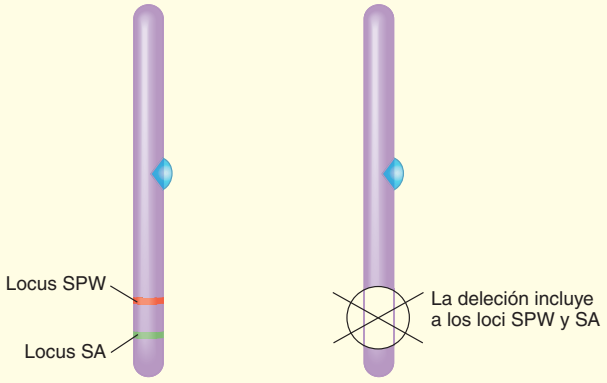
La impronta genómica está determinada por si la herencia es del progenitor macho o hembra

Algunos rasgos son el resultado de la **impronta genómica** o **parental**, en que la expresión de un gen en una etapa dada de tejido o de desarrollo se basa en su origen parental, es decir, si el individuo hereda el gen del progenitor macho o hembra. Para algunos genes impresos, el alelo heredado del padre está siempre reprimido (no se expresa); para otros genes impresos, el alelo heredado de la madre siempre está reprimido. Así, los genomas materno y paterno tienen diferentes impresiones que resultan en la expresión génica diferencial en el embrión. Como se analizó en el capítulo 14, la **herencia epigenética** se refiere a cambios en la forma en que se expresa un gen sin ninguna modificación de la codificación de las bases de ADN. La herencia epigenética puede causar cierta impronta genómica.

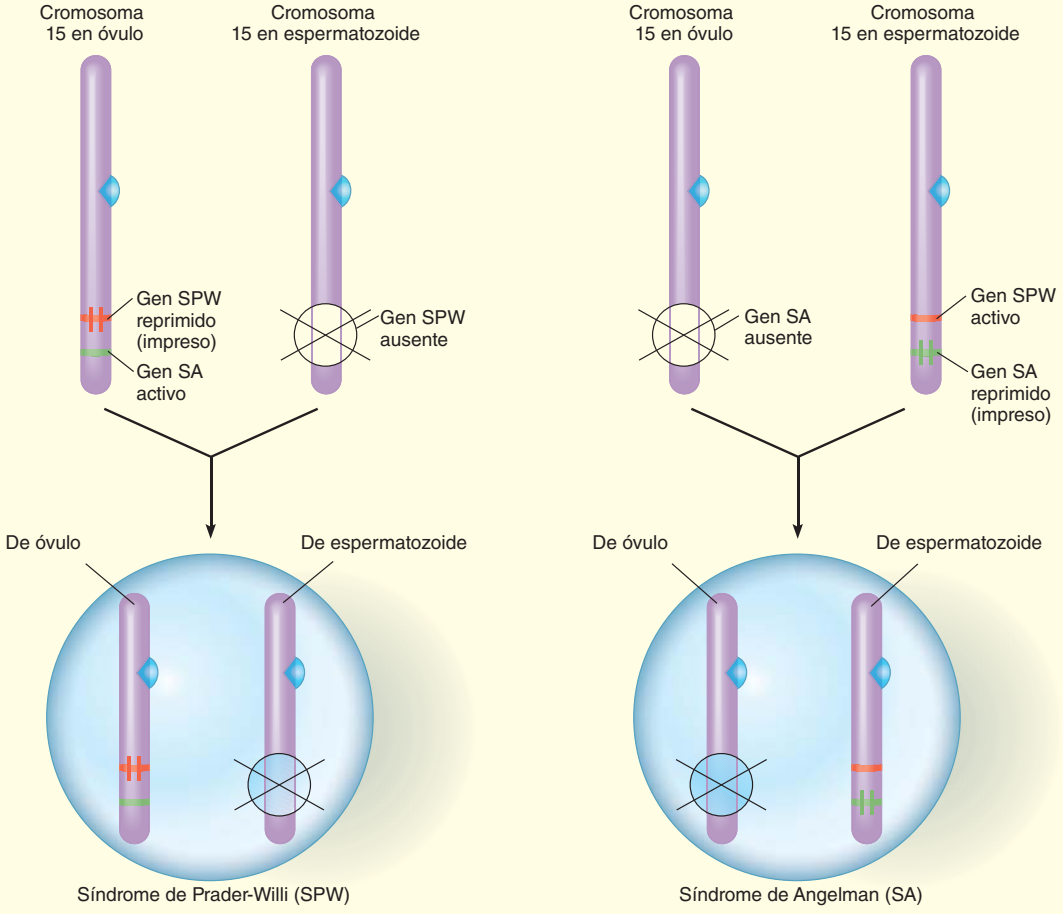
Dos trastornos genéticos raros proporcionan una fascinante demostración de la impronta genómica. En el *síndrome de Prader-Willi* (*SPW*), los individuos se convierten en obesos y comedores compulsivos, también son de baja estatura y de ligera a moderadamente retrasados. En el *síndrome de Angelman* (*SA*), los individuos afectados son hiperactivos, tienen retraso mental, son incapaces de hablar, y sufren de convulsiones. Una pequeña *deleción* de varios loci de la misma región del cromosoma 15 causa tanto SPW como SA (**FIGURA 16-7a**). Uno de estos loci eliminados es responsable de SPW, otro de SA.

El análisis genealógico ha demostrado que cuando la persona hereda la deleción del padre, se produce el SPW, en tanto que cuando la persona hereda la deleción de la madre, ocurre el SA. Este patrón de herencia sugiere que el gen normal del SPW se expresa sólo en el cromosoma paterno y el gen normal SA se expresa sólo en el cromosoma materno. El SPW se produce porque el gen SPW reprimido (impreso)

PUNTO CLAVE Se han encontrado muchos ejemplos de la impronta genómica en mamíferos, y sin duda serán descubiertos más.



(a) La proximidad homóloga del cromosoma 15 se muestra (*izquierda*) cerca de los genes SPW y SA y (*derecha*) del sitio de deleción que incluye a los loci SPW y SA.



(b) Esta persona tiene el síndrome de Prader-Willi, porque el esperma contribuyó con un cromosoma 15 en el que se había delecionado el gen SPW. El cromosoma con los genes SPW reprimido (impreso) del óvulo no puede compensar la deleción.

(c) Esta persona tiene el síndrome de Angelman debido a que el óvulo contribuyó con un cromosoma 15 en el que el gen SA se había delecionado. El cromosoma con el gen reprimido (impreso) del espermatozoide no puede compensar la deleción.

FIGURA 16-7 Impronta genómico y el desarrollo del síndrome de Prader-Willi (SPW) y del síndrome de Angelman (SA)

El gen SPW está activo en el gameto masculino y reprimido (impreso) en el gameto femenino. A la inversa, el gen SA está activo en el gameto femenino y reprimido (impreso) en el gameto masculino.

de la madre no puede compensar el gen SPW ausente en el cromosoma paterno (**FIGURA 16-7b**). Del mismo modo, el SA ocurre porque el gen reprimido (impreso) del padre no puede compensar la ausencia del gen SA en el cromosoma materno (**FIGURA 16-7c**).

Repaso

- ¿Cuáles son las anomalías cromosómicas específicas en el síndrome de Down, el síndrome de Klinefelter y el síndrome de Turner?
- ¿Cuál es la anomalía cromosómica en el síndrome de cri du chat?
- ¿Cuál es la anomalía cromosómica en el síndrome de X frágil?

16.3 ENFERMEDADES GENÉTICAS CAUSADAS POR MUTACIONES DE GENES INDIVIDUALES

OBJETIVO DE APRENDIZAJE

6 Establecer si la herencia de cada uno de los siguientes defectos genéticos es autosómica recesiva, autosómica dominante, o recesiva ligada al cromosoma X: fenilcetonuria (PKU), anemia falciforme, fibrosis quística, enfermedad de Tay-Sachs, enfermedad de Huntington y hemofilia A.

Anteriormente, se describieron varios desórdenes humanos que implican anomalías cromosómicas. Sin embargo, centenares de desórdenes humanos se relacionan con defectos en enzimas que son causados por mutaciones de un único gen. La *fenilcetonuria* (*PKU*) y la *alcaptonuria* (estudiadas en el capítulo 13) son ejemplos de estos desórdenes, a los que a veces se les llama errores **innatos del metabolismo**, un desorden metabólico causado por la mutación de un gen que codifica una enzima necesaria en una vía bioquímica. Tanto la PKU como la alcaptonuria implican el bloqueo del metabolismo de aminoácidos específicos.

Muchas enfermedades genéticas se heredan como rasgos autosómicos recesivos

Muchas enfermedades genéticas humanas presentan un patrón de herencia autosómico recesivo y por lo tanto sólo se manifiestan en el estado homocigótico. ¿Por qué son recesivos estos rasgos? La mayoría de las mutaciones recesivas resultan en un alelo mutante que codifica un producto que no es funcional (ya sea porque no hay suficiente producto génico, o porque el producto génico es defectuoso). En el estado heterocigótico, hay una copia funcional del gen y una copia mutada no funcional. La copia normal del gen generalmente produce suficiente proteína como para satisfacer las necesidades de la célula. En los individuos homocigotos recesivos, *ambos* alelos del gen no son funcionales, y no se satisfacen las necesidades celulares. En consecuencia, la persona manifiesta los síntomas de la enfermedad.

La fenilcetonuria resultado de la deficiencia de una enzima

La **fenilcetonuria (PKU)**, que es más común en individuos que descienden de europeos occidentales, es una enfermedad recesiva autosómica causada por un defecto en el metabolismo de aminoácidos. Afecta a 1 de cada 10,000 nacidos vivos en Norteamérica. Los individuos homocigotos recesivos carecen de una enzima que convierte el aminoácido fenilalanina en otro aminoácido, la tirosina. Estos individuos presentan niveles elevados de fenilalanina, ácido fenilpirúvico, y compuestos similares.

La fenilalanina acumulada se convierte en fenilcetonas, que dañan el sistema nervioso central, incluyendo el cerebro, en niños. El resultado final en los casos no tratados es un retraso mental severo. Un niño con PKU es normalmente sano cuando nace porque su madre, que es heterocigótica, degrada el exceso de fenilalanina de ambos, ella y su feto. Sin embargo, durante la infancia y la niñez temprana, la acumulación de productos tóxicos causa finalmente un daño irreversible en el sistema nervioso central.

A principios de la década de 1950, los niños con PKU se identificaban tempranamente y se les ponía una dieta baja en fenilalanina, aliviando en forma espectacular sus síntomas. Es difícil adherirse a la dieta porque no contiene carne, pescado, productos lácteos, pan, o nueces. Además, los individuos con PKU no deberían consumir el sustituto del azúcar aspartame, que se incluye en muchas bebidas y alimentos de dieta, porque contiene fenilalanina. Se han desarrollado pruebas bioquímicas para la PKU, y en Estados Unidos se exige el análisis de los recién nacidos con una simple prueba de sangre. Gracias a estos programas de análisis de todos los recién nacidos y a la disponibilidad de un tratamiento efectivo, miles de niños a los que se les ha diagnosticado la PKU no han desarrollado retraso mental severo. La mayoría debe continuar la dieta hasta al menos la adolescencia. Los médicos recomiendan ahora que los pacientes cumplan la dieta durante toda la vida, porque algunos adultos que han dejado la dieta baja en fenilalanina experimentan ciertos problemas mentales, como dificultades de concentración y pérdida de memoria a corto plazo.

Irónicamente, hoy en día el éxito en el tratamiento de la PKU en la infancia presenta un nuevo reto. Si una mujer homocigótica que ha interrumpido la dieta especial se queda embarazada, los elevados niveles de fenilalanina en su sangre pueden dañar el cerebro del feto, a pesar incluso de que este feto sea heterocigótico. Por lo tanto, la madre debería reanudar la dieta, preferiblemente antes de quedar embarazada. Este procedimiento es por lo común (aunque no siempre) exitoso para prevenir los efectos de la **PKU materna**. Es especialmente importante en las mujeres que sean conscientes de la PKU materna y que reciban consejo y tratamiento médicos apropiados durante el embarazo.

La anemia falciforme es el resultado de un defecto de la hemoglobina

La **anemia falciforme** es un rasgo autosómico recesivo. La enfermedad es más común en personas descendientes de africanos (aproximadamente 1 de cada 500 afroamericanos), y aproximadamente 1 de cada 12 afroamericanos son heterocigotos. Bajo condiciones con poco oxígeno, los eritrocitos de un individuo con anemia falciforme presentan una forma de hoz, o media luna, mientras que los eritrocitos normales son discos bicóncavos.

La mutación que causa la anemia falciforme fue identificada por primera vez en 1957. Las células falciformes contienen moléculas de hemoglobina anómalas, que tienen el aminoácido valina en lugar de ácido glutámico en la posición 6 (el sexto aminoácido desde el extremo aminoterminal) de la cadena de β-globina (vea la figura 3-22a). La sustitución del ácido glutámico por valina provoca que las moléculas de hemoglobina se peguen unas a otras formando estructuras fibrilares que cambian la forma de algunos eritrocitos. Esta forma falciforme se presenta en las venas después de que se libera el oxígeno de la hemoglobina. Las células sanguíneas anómalas falciformes ralentizan el flujo sanguíneo y bloquean los vasos sanguíneos pequeños (**FIGURA 16-8**), lo que da como resultado daños en los tejidos debidos a la falta de oxígeno y a los

nutrientes esenciales, y episodios de dolor. Debido a que los eritrocitos falciformes presentan un ciclo vital más corto que el de los eritrocitos normales, muchos individuos afectados presentan una anemia severa.

Los tratamientos para la anemia falciforme incluyen medidas para aliviar el dolor, transfusiones y, más recientemente, medicamentos como la hidroxiurea, que activan un gen para la producción de hemoglobina fetal normal (este gen normalmente no se expresa después del nacimiento). La presencia de hemoglobina fetal normal en los eritrocitos diluye la hemoglobina de las células falciformes, minimizando por lo tanto los episodios de dolor y reduciendo la necesidad de transfusiones sanguíneas. Los efectos de la hidroxiurea a largo plazo se desconocen hasta el momento, pero se cree que pueden inducir la formación de tumores.

Las investigaciones en curso están dirigidas al desarrollo de terapias génicas para la anemia falciforme. El desarrollo de un modelo de ratones para estudiar la anemia falciforme ha permitido a los investigadores probar la terapia génica. Los primeros tratamientos de terapia génica en ratones utilizaron retrovirus de ratón como un **vector**, un portador que transfiere la información genética. Sin embargo, el retrovirus no transportaba de forma efectiva el gen normal de la hemoglobina hasta la médula ósea, donde las células madre producen nuevas células sanguíneas. En 2001, los investigadores curaron la anemia falciforme en ratones utilizando un VIH modificado como vector. Sin embargo, antes de que este tratamiento se pueda probar en humanos, los investigadores deben demostrar que el vector VIH es seguro. Los trasplantes de médula ósea son también un tratamiento prometedor para los individuos gravemente enfermos.

La razón por la que el alelo falciforme se presenta con una mayor frecuencia en regiones de África y Asia está bien establecida. Los individuos que son heterocigotos (Hb^AHb^S) y que transportan alelos tanto para la hemoglobina normal (Hb^A) como para la hemoglobina falciforme (Hb^S), son más resistentes al parásito de la malaria, *Plasmodium falciparum*, que causa una forma de malaria severa y con frecuencia mortal. El parásito de la malaria, que pasa parte de su ciclo vital en el interior de los eritrocitos, no crece en presencia de hemoglobina falciforme. (Un individuo heterocigoto para la anemia falciforme produce hemoglobina normal y falciforme). Las regiones de África donde se produce la malaria *falciparum* se correlacionan bien con las áreas en las que la frecuencia del alelo falciforme es más común en la población humana. Por lo tanto, los individuos Hb^AHb^S, que presentan una copia del alelo falciforme mutante, tienen una ventaja selectiva sobre los individuos homocigotos, tanto Hb^AHb^A (que pueden morir por malaria) como Hb^SHb^S (que pueden morir por la anemia falciforme). Este fenómeno, que se conoce como **ventaja heterocigota**, se analiza con más amplitud en el capítulo 19 (vea la figura 19-7).

La fibrosis quística se produce por un transporte iónico defectuoso

La **fibrosis quística** es el desorden autosómico recesivo más común en los niños descendientes de europeos (1 de cada 2500 nacimientos). Aproximadamente 1 de cada 25 individuos en Estados Unidos es portador heterocigoto del alelo de la fibrosis quística mutante. Este desorden se caracteriza por secreciones anómalas. Su efecto más severo se produce en el sistema respiratorio, donde mucosidad anómalamente viscosa obstruye las vías aéreas. Los cilios que recubren los bronquios no pueden eliminar fácilmente la mucosidad, que se convierte en un medio de cultivo para bacterias peligrosas. Estas bacterias o sus toxinas atacan los tejidos circundantes, conduciendo a neumonías recurrentes y otras complicaciones. La fuerte mucosidad se produce también en otras partes del cuerpo, causando problemas digestivos y otros efectos.

Como se analizó anteriormente, el gen responsable de la fibrosis quística codifica la CFTR, que es la proteína que regula el transporte de iones cloruro a través de las membranas celulares. La proteína defectuosa, encontrada en las membranas plasmáticas de las células epiteliales que forran los conductos de los pulmones, intestinos, páncreas, hígado, glándulas sudoríparas y órganos reproductores, resulta en la producción de una mucosidad inusualmente espesa que a la larga provoca daños en los tejidos. Aunque existen muchas formas de fibrosis quística que varían algo en la severidad de los síntomas, la enfermedad es casi siempre muy grave.

Se utilizan antibióticos para controlar las infecciones bacterianas, y se requiere una terapia física diaria para eliminar la mucosidad del sistema respiratorio (**FIGURA 16-9**). El tratamiento con *Dornase Alpha* (DNasa), enzima producida mediante tecnología de ADN recombinante, ayuda a deshacer la mucosidad. Sin tratamiento, se produce la muerte durante la infancia. Con tratamiento, la esperanza de vida media para los individuos con fibrosis quística es de aproximadamente 38 años. Debido a las serias limitaciones de los tratamientos disponibles, se están desarrollando terapias génicas para la fibrosis quística.

El alelo mutante de la fibrosis quística más severo predomina en el norte de Europa, y otro alelo mutante, algo menos grave, es más prevalente en el sur de Europa. Se supone que estos alelos mutantes son mutaciones independientes que se han mantenido por selección natural. Algunas pruebas experimentales apoyan la hi-

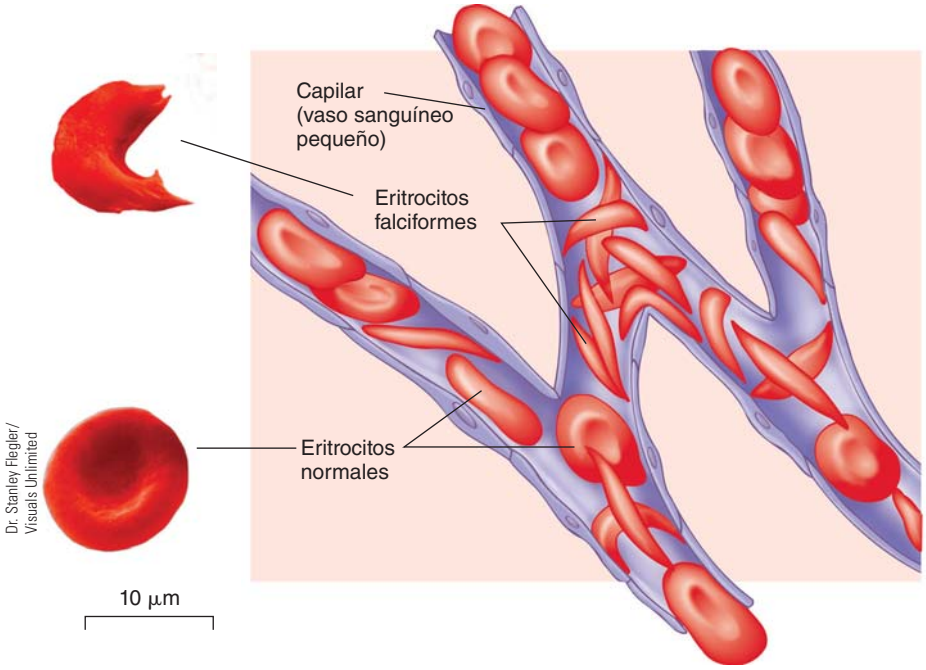


FIGURA 16-8 Células de anemia falciforme

Los eritrocitos falciformes no pasan tan fácilmente a través de los vasos sanguíneos pequeños como los eritrocitos normales. Las células falciformes pueden causar obstrucciones que impiden que el oxígeno llegue a los tejidos.

Hattie Young/Photo Researchers, Inc.

FIGURA 16-9 Tratamiento de la fibrosis quística
Uno de los tratamientos tradicionales para la fibrosis quística es la percusión del tórax, o suave golpeteo en el pecho, para despejar la mucosidad de las vías respiratorias obstruidas en los pulmones. Esta técnica se suele hacer después de la terapia con nebulizador, lo que afloja la mucosa.

pótesis de que los individuos heterocigotos presentan una menor probabilidad de morir por una enfermedad infecciosa que cause diarrea severa, como el cólera, otro posible ejemplo de ventaja heterocigota.

La enfermedad de Tay-Sachs es resultado de un metabolismo lipídico anómalo en el cerebro

La enfermedad de Tay-Sachs es una enfermedad recesiva autosómica que afecta al sistema nervioso central y da como resultado ceguera y retraso mental grave. Los síntomas empiezan durante el primer año de vida y dan como resultado la muerte antes de los cinco años de edad. Debido a la ausencia de una enzima, no se degrada adecuadamente un lípido de membrana normal en las células cerebrales y se acumula en organelos intracelulares denominados *lisosomas* (se analizan en el capítulo 4). Los lisosomas se hinchan y causan el mal funcionamiento de las células nerviosas. Aunque se están realizando investigaciones, por el momento no se dispone de un tratamiento para la enfermedad de Tay-Sachs. Sin embargo, en 1997 se informó de una estrategia de tratamiento efectivo en un modelo de ratones: la administración oral de un inhibidor reducía la síntesis del lípido que se acumula en los lisosomas. Este tratamiento ofrece una esperanza a futuros avances para tratar más eficientemente la enfermedad de Tay-Sachs en los seres humanos.

El alelo anómalo es especialmente común en Estados Unidos entre los judíos cuyos antepasados provenían del este y el centro de Europa (judíos askenazíes). En cambio, los judíos cuyos antepasados eran de la región mediterránea (judíos sefardíes) presentan una frecuencia del alelo mucho menor.

Algunas enfermedades genéticas se heredan como rasgos autosómicos dominantes

La **enfermedad de Huntington (HD)**, llamada así en honor de George Huntington, el médico estadounidense que la describió por primera vez en 1872, es causada por un raro alelo autosómico dominante que afecta el sistema nervioso central. La enfermedad causa un deterioro físico y mental severo, espasmos musculares incontrolables, y cambios de personalidad; finalmente se produce la muerte. No se ha encontrado ningún tratamiento efectivo. Cada hijo de un individuo afectado tiene 50% de probabilidades de estar también afectado (y, si está afectado, de pasar el alelo anómalo a su descendencia). Normalmente se esperaría que un alelo dominante con tales efectos devastadores aparezca sólo como una nueva mutación y que no sea transmitido a generaciones futuras. Debido a que los síntomas de la HD no se presentan hasta relativamente tarde en la vida (la mayoría de las personas no desarrolla la enfermedad hasta los cuarenta años), una persona afectada puede tener niños antes de que se desarrolle la enfermedad (**FIGURA 16-10**). En América del Norte, se produce la HD en 1 de cada 20,000 nacimientos vivos.

El gen responsable de la HD se localiza en el extremo corto del cromosoma 4. La mutación es un triplete nucleotídico (CAG) que se repite muchas veces; en el alelo normal CAG se repite de 6 a 35 veces, mientras que en el alelo mutante CAG se repite de 40 a más de 150 veces. Debido a que CAG codifica el aminoácido glutamina, la proteína resultante, denominada "huntingtina", tiene una larga cadena de glutaminas. El número de repeticiones del triplete parece influir en la edad y la severidad con las que se manifiesta la enfermedad; un mayor número de repeticiones se correlaciona con la aparición de la enfermedad a una edad más temprana y con una mayor severidad.

Gran parte de la investigación se centra ahora en cómo la mutación se relaciona con la neurodegeneración en el cerebro. Un modelo de ratones de la HD está proporcionando pistas muy valiosas sobre el desarrollo de la enfermedad. Utilizando este modelo, los investigadores han demostrado que la versión defectuosa de la huntingtina se une a enzimas denominadas *acetiltransferasas* en las células cerebrales, blo-

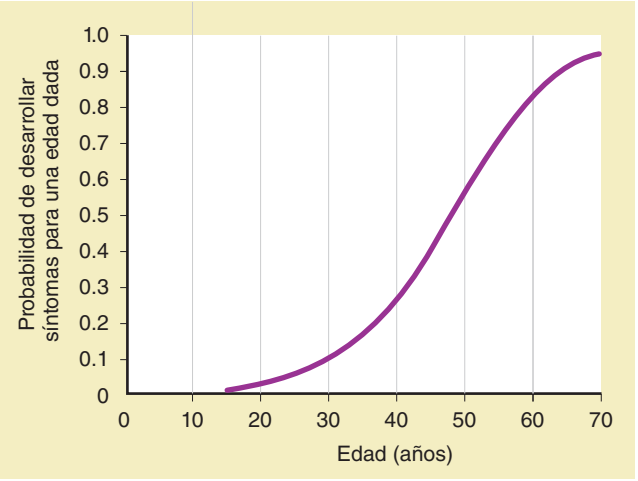


FIGURA 16-10 Edad de aparición de la enfermedad de Huntington
La gráfica muestra la probabilidad acumulada de que un individuo portador de un alelo de la enfermedad de Huntington desarrollará los síntomas a una edad determinada. (Adaptado de Harper, P. S., *Genetic Counseling*, 5a. ed., Butterworth Heinemann, Oxford, 1998).

queando su acción. Las acetiltransferasas están implicadas en la activación de los genes para que se expresen, por lo que en las células cerebrales de los individuos con HD, no se puede producir gran parte de la transcripción normal. Una vez que los neurólogos entiendan mejor el mecanismo de acción de la HD en las células nerviosas, cabe la posibilidad de encontrar tratamientos efectivos para lentificar la progresión de la enfermedad.

La clonación del alelo *HD* fue la base para las pruebas que permiten a los individuos en riesgo, saber presintomáticamente si portan el alelo. La decisión de realizarse una prueba para una enfermedad genética es comprensiblemente muy personal. La información es, por supuesto, invaluable para aquellos que deben decidir si tener o no hijos. Sin embargo, alguien que da positivo para el alelo *HD* debe vivir entonces con la práctica certeza que finalmente padecerá la devastadora e incurable enfermedad. Los investigadores esperan que la información obtenida de los individuos afectados que deciden ser identificados antes de la aparición de los síntomas pueda finalmente contribuir a la creación de tratamientos efectivos.

Algunas enfermedades genéticas se heredan como rasgos recesivos ligados al cromosoma X

Hace tiempo se hacía referencia a la **hemofilia A** como una enfermedad de la realeza debido a la elevada incidencia entre los descendientes masculinos de la reina Victoria, pero se encuentra también en muchos genealogías no reales. Causada por la ausencia de una proteína coaguladora de la sangre denominada factor VIII, la **hemofilia A** se caracteriza por un sangrado interno severo en la cabeza, articulaciones, y otras áreas como consecuencia de aunque sea sólo una pequeña herida. El modo de herencia es recesivo ligado al cromosoma X. Así, los individuos afectados son casi exclusivamente hombres, que han heredado de su madre, portadora heterocigótica, el alelo anómalo en el cromosoma X. (Para que una mujer esté afectada por un rasgo ligado al cromosoma X, debería heredar el alelo defectuoso de ambos progenitores, mientras que un hombre afectado sólo necesita heredar un alelo defectuoso de su madre).

Los tratamientos de la hemofilia A consisten en transfusiones de sangre y la administración del factor de coagulación VIII (el producto génico faltante) inyectado. Desafortunadamente, estos tratamientos son costosos. Durante la década de 1980, muchas preparaciones de factor de coagulación VIII obtenidas a partir de plasma humano estaban, sin que se supiera, contaminadas con el VIH, y muchos hombres con hemofilia murieron subsecuentemente de SIDA. Desde 1992, está disponible el factor de coagulación VIII libre de virus procedente tanto de plasma humano como de tecnología de ADN recombinante.

Los genetistas están empezando a identificar genes ligados al cromosoma X que afectan a la inteligencia

El cromosoma X contiene un número desproporcionado de más de 200 genes identificados hasta el momento que afectan capacidades cognitivas, por ejemplo, mediante la codificación de proteínas requeridas por el cerebro para funcionar de forma normal. No es sorprendente que muchos tipos de alteraciones mentales estén ligados a defectos en genes del cromosoma X. Para ilustrarlo, el cromosoma X humano contiene menos del 4% del genoma humano, pero el 10% de los genes cuyos defectos se sabe que causan alguna forma de retraso mental se encuentran en el cromosoma X. Debido a que los hombres sólo tienen un cromosoma X, más chicos que chicas tienen alguna forma de discapacidad mental, un hecho que se había observado durante más de un siglo.

Repaso

- ¿Cuál(es) de las siguientes enfermedades genéticas presenta(n) una herencia autosómica recesiva: fenulcetonuria, enfermedad de Huntington, enfermedad de Tay-Sachs?
- ¿Cuál(es) de las siguientes enfermedades genéticas presenta(n) una herencia autosómica dominante: anemia falciforme, hemofilia A, enfermedad de Huntington?
- ¿Cuál(es) de las siguientes enfermedades genéticas presenta(n) una herencia recesiva ligada al cromosoma X: hemofilia A, fibrosis quística, enfermedad de Tay-Sachs?

16.4 TERAPIA GÉNICA

OBJETIVO DE APRENDIZAJE

7 Analizar brevemente el proceso de terapia génica, incluidos algunos de sus retos técnicos.

Debido a que las enfermedades genéticas graves son difíciles de tratar, los científicos han soñado con poner en práctica tratamientos curativos reales. En la actualidad, los avances en genética están haciendo estos sueños prácticamente realidad. Una estrategia es la **terapia génica**, que tiene como objetivo compensar un alelo defectuoso mutante agregando un alelo normal, terapéutica de alelos (y su proteína expresada) a ciertas células. La razón es que aunque un alelo particular pueda estar presente en todas las células, se expresa sólo en algunas. La expresión del alelo normal únicamente en las células requeridas puede ser suficiente para dar lugar al fenotipo normal (**FIGURA 16-11**).

Este método presenta varios problemas técnicos. Las soluciones a estos problemas se deben adaptar a la naturaleza del gen en sí mismo, así como a su producto y a los tipos celulares en los que se expresa. Primero se clona el gen y el ADN se introduce en las células adecuadas.

Una de las técnicas más exitosas consiste en empaquetar el alelo normal en un vector viral, un virus que transporta el alelo normal al interior de las células blanco que contienen actualmente un alelo mutante. De manera ideal el virus debería infectar un alto porcentaje de las células. Más importante aún, el virus no debería ser dañino, especialmente a largo plazo. Los primeros ensayos de terapia génica utilizaron un adenovirus, que causa el resfriado común. Sin embargo, algunas personas tenían una fuerte reacción inmune al virus, las pruebas actuales utilizan un adenovirus asociado que no causa efectos secundarios.

Hasta la fecha, la terapia génica ha tenido una tasa de éxito superior al 90% en la restauración de los sistemas inmunológicos de 30 niños con *inmunodeficiencia combinada grave* (IDCG). (IDCG es un grupo de desórdenes hereditarios que comprometen gravemente el sistema inmunitario). Esta tasa de éxito es significativamente mejor que la tasa de éxito de 50% de la terapia que implica mayores trasplantes de médula ósea.

Aunque deben superarse muchos obstáculos, se están desarrollando o se están probando en ensayos clínicos humanos terapias génicas para algunas otras enfermedades genéticas. Los científicos actualmente están abordando algunos de los problemas únicos de cada enfermedad.

Los programas de terapia génica se examinan cuidadosamente

Hasta hace poco, los importantes avances técnicos hicieron que el número de estudios clínicos de terapia génica crecieran de forma importante. Sin embargo, la muerte de un joven en un ensayo de terapia génica en 1999, y cinco casos más recientes de cáncer (leucemia) en niños, uno

MÉTODO DE INVESTIGACIÓN

¿Por qué se utiliza? Los ratones son un sistema modelo para el desarrollo de la terapia génica, el uso de genes normales para corregir o aliviar los síntomas de una enfermedad genética causada por copias defectuosas de un gen particular. Este procedimiento se realiza en seres humanos para ciertos tipos de enfermedades genéticas.

¿Cómo se hace esto?

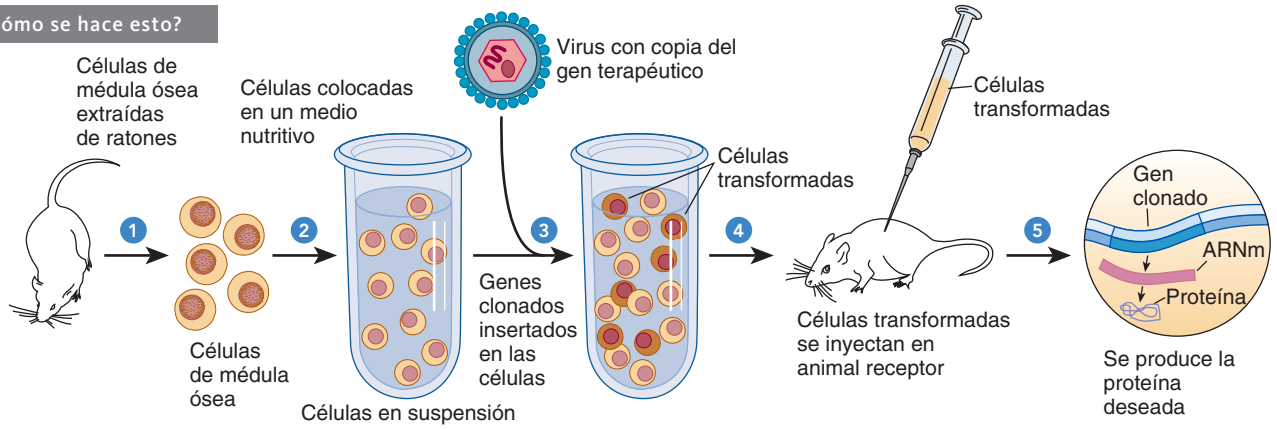


FIGURA 16-11 Terapia génica en las células de médula ósea de un ratón

de los cuales murió, dieron lugar a la suspensión de muchos ensayos, esperando los resultados de investigaciones sobre riesgos para la salud. La principal preocupación de seguridad en estos estudios es la toxicidad potencial de los vectores virales. El vector utilizado en el joven que murió era un adenovirus, un virus necesario en grandes dosis para transferir suficientes copias del alelo normal para una terapia efectiva. Desafortunadamente, las altas dosis virales estimularon una fuerte respuesta inmunitaria mortal en el cuerpo del paciente. Los niños que desarrollaron leucemia se estaban tratando para la IDCG. El vector en estos casos era un retrovirus que se insertó y activó un oncogén que puede causar una leucemia infantil.

Realizar ensayos clínicos en humanos tiene siempre riesgos inherentes. Los investigadores seleccionan cuidadosamente los pacientes y explican minuciosamente los beneficios y riesgos potenciales, hasta donde conocen, así el paciente o, en el caso de los niños, los padres, puedan dar un consentimiento informado al procedimiento. Sin embargo, los problemas que ha habido en los ensayos de terapia génica en los últimos años mantienen ocupados a los investigadores desarrollando alternativas más seguras para los vectores virales.

Repaso

- ¿Cómo se utilizan los virus en la terapia génica humana?
- ¿Por qué los vectores virales son un problema potencial en la terapia génica humana?

16.5 PRUEBAS GENÉTICAS Y CONSEJERÍA

OBJETIVOS DE APRENDIZAJE

8 Establecer las ventajas y desventajas relativas de la amniocentesis, el muestreo de vellosidades coriónicas y el diagnóstico genético preimplantacional en el diagnóstico prenatal de anomalías genéticas humanas.

9 Distinguir entre programas de análisis genético en recién nacidos y en adultos y analizar el alcance y las implicaciones de la consejería genética.

En los últimos años los genetistas han tenido muchos avances en la detección de desórdenes genéticos en individuos, incluyendo el diagnóstico prenatal y la evaluación genética. Con estos avances las parejas con riesgo de tener hijos con enfermedades genéticas reciben una mayor información. Ayudar a las parejas a entender y manejar la información disponible actualmente es parte del área en rápida expansión de la consejería genética.

El diagnóstico prenatal detecta anomalías cromosómicas y defectos génicos

Los profesionales de la salud logran cada vez más diagnosticar enfermedades genéticas en la etapa prenatal. En la técnica diagnóstica llamada **amniocentesis**, un médico obtiene una muestra del *líquido amniótico* que rodea al feto insertando una aguja, a través del abdomen de la mujer embarazada, en el útero, y después en el saco amniótico que rodea el feto. Se extrae de la cavidad amniótica algo de líquido amniótico en una jeringa (**FIGURA 16-12**). El feto está normalmente a salvo de heridas con la aguja gracias a la **ecografía** que ayuda a determinar la posición del feto, la placenta, y la aguja. (La figura 51-18 muestra un ultrasonido de un feto humano). Sin embargo, existe una probabilidad del 0.5%, o 1 de cada 200, de que la amniocentesis induzca un aborto.

El líquido amniótico contiene células vivas desprendidas del cuerpo del feto y por lo tanto genéticamente idénticas a las células del feto. Después de cultivar las células durante unas 2 semanas en el laboratorio, los técnicos realizan el cariotipo dividiendo las células para detectar anomalías cromosómicas. Se han inventado también otras pruebas de ADN para identificar la mayoría de las anomalías cromosómicas. La amniocentesis, que se realiza desde la década de 1960, se ofrece de forma rutinaria a las mujeres embarazadas mayores de 35 años porque sus fetos tienen un riesgo mayor del normal de presentar el síndrome de Down.

PUNTO CLAVE **En la amniocentesis, se realiza un muestreo del líquido que rodea al feto en desarrollo, por lo general durante la semana 16 de embarazo, para detectar desórdenes genéticos y de desarrollo.**

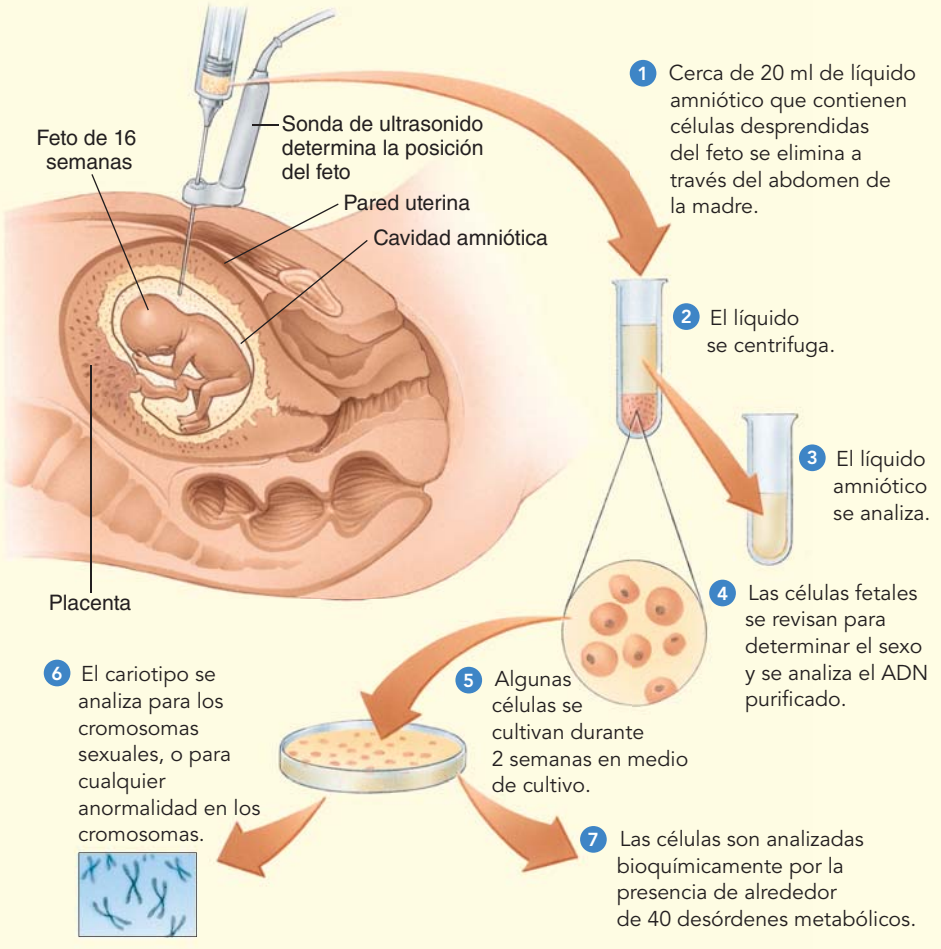


FIGURA 16-12 ***Animada*** **Amniocentesis**
Ciertas enfermedades genéticas y otras condiciones anómalas son diagnosticadas en la etapa prenatal con amniocentesis.

Los investigadores han creado otras pruebas prenatales para detectar muchos desórdenes genéticos con un patrón de herencia simple, pero estos desórdenes son suficientemente raros como para que los médicos pidan la realización de las pruebas sólo si se sospecha de un problema particular. Las deficiencias enzimáticas pueden encontrarse con frecuencia incubando las células recuperadas del líquido amniótico con el sustrato apropiado y midiendo el producto; esta técnica ha sido útil en el diagnóstico prenatal de enfermedades como la de Tay-Sachs. Las pruebas para algunas otras enfermedades, incluyendo la anemia falciforme, la enfermedad de Huntington, y la fibrosis quística, implican la identificación directa del alelo mutante en el ADN del individuo.

La amniocentesis es también útil para descubrir una condición conocida como *espina bífida,* en la que la médula espinal no se cierra en forma adecuada durante el desarrollo. Este defecto de nacimiento, una malformación relativamente común (de manera aproximada en 1 de cada 300 nacimientos), se asocia con niveles anómalamente elevados de una proteína que se encuentra de forma normal, *α-fetoproteína,* en el líquido amniótico. Parte de esta proteína cruza la placenta hasta la sangre de la madre, a la que se le realiza la prueba de *α-fetoproteína en suero materno* (AFPSM) para detectar defectos en la médula espinal. Si se encuentra un nivel de AFPSM elevado, el médico realiza pruebas diagnósticas, como ecografías y amniocentesis. (De manera interesante, niveles anómalamente *bajos* de la AFPSM se asocian con el síndrome de Down y otras trisomías).

Un problema de la amniocentesis es que la mayoría de las condiciones que descubre no se pueden prevenir ni curar, y los resultados por lo general no se obtienen hasta bien entrado el segundo trimestre, cuando termina el embarazo es médica y psicológicamente más difícil que al inicio del embarazo. Por lo tanto, los investigadores han creado pruebas que dan resultados más pronto en el embarazo. El **muestreo de vellosidades coriónicas (MVC)** implica extraer y estudiar células que constituyen la contribución del feto a la placenta (**FIGURA 16-13**). El MVC, que se ha realizado en Estados Unidos desde alrededor de 1983, se asocia con un riesgo de infección o aborto un poco mayor que la amniocentesis, pero su ventaja es que los resultados se obtienen antes en el embarazo que con la amniocentesis, normalmente dentro del primer trimestre.

Un proceso relativamente nuevo de análisis de embriones, conocido como **diagnóstico genético preimplantacional (DGP)**, está disponible para parejas portadoras de alelos para la enfermedad de Tay-Sachs, hemofilia, anemia falciforme, y docenas de otras condiciones genéticas heredadas. La concepción es por **fertilización in vitro (FIV)**, en la que se extraen los gametos, los óvulos se fecundan en una placa en el laboratorio, y el embrión resultante se implanta entonces en el útero para el desarrollo (vea *Preguntas acerca de: Orígenes nuevos,* en el capítulo 50). Antes de la implantación, el médico analiza los embriones para una o más enfermedades genéticas antes de colocar un embrión sano en el útero de la mujer. El DGP difiere de la amniocentesis y del MVC en que la prueba se realiza *antes* de que la mujer esté embarazada, con lo cual se elimina la decisión de interrumpir o no el embarazo en el caso de que el embrión tenga una anomalía genética. Sin embargo, el DGP no es tan preciso como la amniocentesis o el MVC, y es más caro. Por otra parte, en ocasiones el DGP es motivo de controversia, debido a que algunas parejas lo utilizan para escoger el sexo de su descendencia, y no para encontrar posibles enfermedades genéticas.

PUNTO CLAVE La biopsia de corion o muestreo de vellosidades coriónicas (MVC), permite observar las células del embrión, por lo general durante la octava o la novena semana de embarazo, para descubrir desórdenes genéticos.

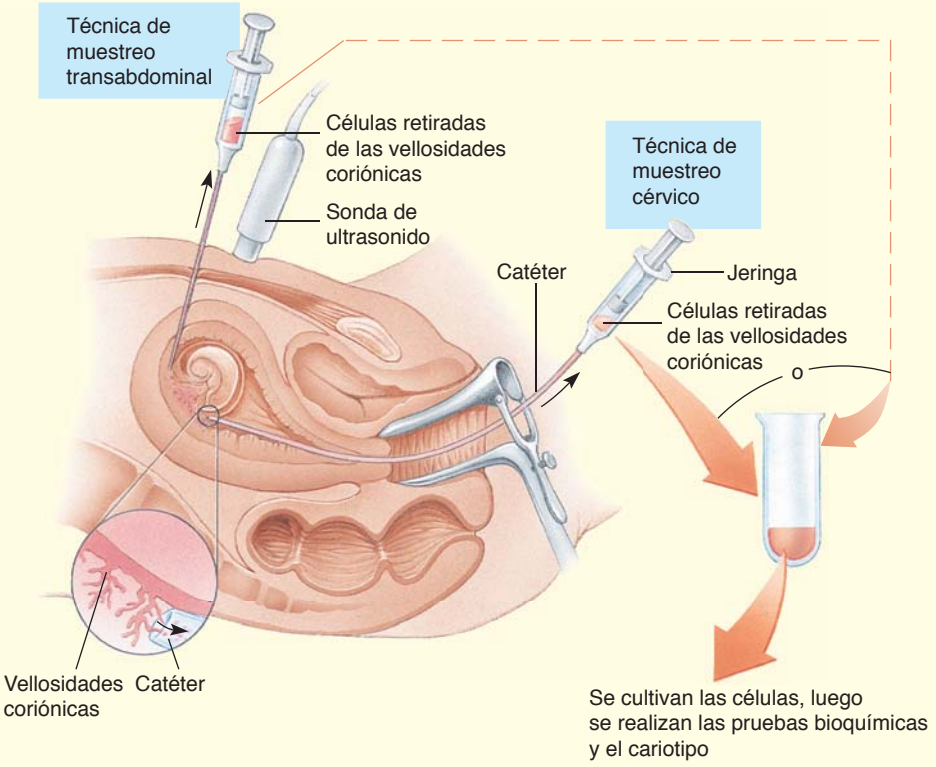


FIGURA 16-13 Muestreo de vellosidades coriónicas (MVC)
Esta prueba permite el diagnóstico precoz de algunas anormalidades genéticas. Las muestras se pueden obtener mediante la inserción de una aguja a través de la pared uterina o de la abertura cervical.

Aunque el uso de la amniocentesis, el MVC, y el DGP pueden ayudar a los médicos a diagnosticar ciertos desórdenes genéticos con un elevado grado de precisión, las pruebas no son infalibles, y muchos desórdenes no se pueden diagnosticar. Por lo tanto, la ausencia de un resultado anómalo no es garantía de un embarazo normal.

El cribado genético para buscar genotipos o cariotipos

El cribado genético es una búsqueda sistemática a través de una población, de aquellos individuos con un genotipo o cariotipo que podría causar una enfermedad genética grave en ellos mismos o en su descendencia. Hay dos tipos principales de cribado genético, para recién nacidos y para adultos, y cada uno tiene una finalidad diferente. Los recién nacidos se analizan en un primer paso de la medicina preventiva, y a los adultos para ayudarlos a tomar decisiones reproductivas informadas.

Los recién nacidos se analizan para descubrir y tratar enfermedades genéticas antes de la aparición de síntomas graves. El análisis de rutina infantil para la PKU empezó en 1962 en Massachusetts. Las leyes en los 50 estados de Estados Unidos, así como en muchos otros países, normalmente requieren del análisis de la PKU. La anemia falciforme se trata más de manera más efectiva con un diagnóstico temprano. El análisis de anemia falciforme en los recién nacidos reduce la mortalidad infantil en aproximadamente 15% gracias a que los médicos pueden suministrar dosis diarias de antibióticos, previniendo por lo tanto infecciones bacterianas comunes en los recién nacidos con la enfermedad. El número de desórdenes genéticos que pueden analizarse en los recién nacidos está aumentando rápidamente, y la Fundación *March of Dimes* en la actualidad recomienda analizar 29 desórdenes en los recién nacidos, la mayoría de los cuales son genéticos.

La evaluación genética de adultos identifica portadores (heterocigotos) de desórdenes genéticos recesivos. Si los dos futuros padres son heterocigotos, se informa a los portadores los riesgos que implica que tengan hijos. Desde la década de 1970, aproximadamente 1 millón de adultos judíos jóvenes en Estados Unidos, Israel, y otros países han sido analizados en forma voluntaria para la enfermedad de Tay-Sachs, y aproximadamente 1 de cada 30 se ha identificado como portador. Los programas de análisis de Tay-Sachs han reducido la incidencia de la enfermedad de Tay-Sachs hasta prácticamente cero.

Los consejeros genéticos educan a la gente respecto a las enfermedades genéticas

Las parejas que están preocupadas por el riesgo de anomalías en sus hijos, ya sea porque tienen hijos con anomalías o un familiar afectado por una enfermedad hereditaria, pueden solicitar **consejería genética** para recibir información médica y genética así como apoyo y recomendaciones. Los genetistas clínicos, disponibles en la mayoría de centros metropolitanos, están normalmente afiliados a colegios de médicos.

Los consejeros genéticos, que han recibido formación en asesoría, medicina, y genética humana, proporcionan a la gente la información que necesitan para tomar decisiones acerca de su descendencia. Ofrecen consejo, con respeto y sensibilidad, en términos del riesgo estimado, es decir, la *probabilidad* de que un descendiente cualquiera herede una condición particular. El consejero utiliza las historias familiares completas tanto del hombre como de la mujer, y un genetista clínico (un médico que se especializa en genética) puede realizar un análisis para detectar portadores heterocigotos de ciertas condiciones.

Cuando una enfermedad implica un único locus génico, las probabilidades normalmente pueden calcularse con facilidad. Por ejemplo, si un futuro padre está afectado con un rasgo que se hereda como un desorden autosómico dominante, como la enfermedad de Huntington, la probabilidad que un hijo tenga la enfermedad es de 0.5, o el 50%. El nacimiento, a partir de padres fenotípicamente normales, de un hijo afectado por un rasgo autosómico recesivo, como el albinismo o la PKU, establece que ambos padres son portadores heterocigotos, y la probabilidad de que cualquier subsiguiente hijo esté afectado es por lo tanto de 0.25 o del

25%. Para una enfermedad heredada a través de un alelo recesivo en el cromosoma X, como la hemofilia A, una mujer normal y un hombre afectado tendrán hijas que serán portadoras e hijos que serán normales. La probabilidad de que el hijo de una madre portadora de un padre normal esté afectado es de 0.5, o el 50%; la probabilidad que su hija sea portadora es también de 0.5, o el 50%.

Es importante que los portadores identificados reciban una consejería genética adecuada. Un consejero genético está preparado no sólo para proporcionar información relacionada con la decisión reproductiva sino también para ayudar a los individuos a comprender su situación y evitar el sentimiento de estigma.

Repaso

- ¿Cuáles son las ventajas y desventajas respecto a la amniocentesis, el muestreo de vellosidades coriónicas, y el diagnóstico genético preimplantacional?
- ¿Cuál es la finalidad de las pruebas genéticas de recién nacidos?
- ¿Cuál es la finalidad de las pruebas genéticas de adultos?

16.6 GENÉTICA HUMANA, SOCIEDAD Y ÉTICA

OBJETIVO DE APRENDIZAJE

10 Analizar las controversias de la discriminación genética.

Existen muchas ideas equivocadas sobre las enfermedades genéticas y sus efectos en la sociedad. Algunas personas piensan de manera equivocada que ciertos individuos o poblaciones son genéticamente no aptos y por lo tanto responsables de muchas de las enfermedades de la sociedad. Por ejemplo, sostienen que el tratamiento médico de personas afectadas por enfermedades genéticas, especialmente el de aquéllas en edad reproductiva, aumenta la frecuencia de alelos anómalos en la población. Sin embargo, estas ideas son incorrectas. Las enfermedades genéticas son tan raras que los tratamientos médicos modernos sólo tendrán un efecto despreciable sobre su incidencia.

Los alelos mutantes recesivos están presentes en *todos* los individuos y en *todos* los grupos étnicos; ninguno está exento. De acuerdo con una estimación, cada uno de nosotros es heterocigoto para varios (de 3 a 15) alelos recesivos muy dañinos, cualquiera de los cuales podría causar una enfermedad debilitante o la muerte en el estado homocigoto. ¿Por qué son entonces las enfermedades genéticas relativamente poco comunes? Cada uno de nosotros tiene varios miles de genes esenciales, cualquiera de los cuales puede mutar. Es muy improbable que el alelo anómalo que porta un individuo esté también presente en la pareja de este individuo. Por supuesto, esta posibilidad es más probable si el alelo dañino es uno relativamente común, como el responsable de la fibrosis quística.

Es más probable que dos personas emparentadas porten los mismos alelos dañinos que dos no emparentadas, ya que los habrían heredado de un antepasado común. Con frecuencia, la detección de una enfermedad genética particular con una frecuencia mayor de lo normal entre la descendencia de **apareamientos consanguíneos**, apareamientos entre individuos relacionados genéticamente, es la primera pista de que la herencia es autosómica recesiva. La descendencia de apareamientos consanguíneos tiene un pequeño pero significativamente incrementado riesgo de padecer una enfermedad genética. En realidad, representan un porcentaje desproporcionadamente alto del total de individuos en la población con desórdenes autosómicos recesivos. Como consecuencia de este costo social, los matrimonios entre parientes próximos, incluyendo los primos hermanos, están prohibidos en aproximadamente la mitad de los estados de Estados Unidos. Sin embargo, los matrimonios consanguíneos son todavía comunes en forma relativa en muchos otros países.

La discriminación genética provoca un acalorado debate

Una de las áreas del diagnóstico médico con un crecimiento más rápido es la de pruebas y análisis genéticos, y el número de pruebas genéticas nuevas que analizan enfermedades como la fibrosis quística, la anemia falciforme, la enfermedad de Huntington, el cáncer de colon, y el cáncer de mama crece cada año. Sin embargo, las pruebas genéticas plantean muchas cuestiones sociales, éticas y legales que la sociedad debe tratar.

Una de las cuestiones más difíciles es si la información genética debería estar disponible para las compañías de seguros médicos y de seguros de vida. Muchas personas piensan que no debería proporcionarse información genética a las compañías de seguros, pero otras, incluyendo empresarios, aseguradores, y muchas organizaciones de personas afectadas por desórdenes genéticos, piensan que esta visión es poco realista. Si la gente utiliza las pruebas genéticas como ayuda para decidir cuándo y de cuánto contratar un seguro, entonces los aseguradores insisten en que ellos también deberían tener acceso a esta información. Los aseguradores dicen que ellos necesitan acceder a los datos genéticos como ayuda para calcular primas equitativas (las compañías de seguros calculan el riesgo medio sobre una población grande). Sin embargo, algunos están preocupados porque los aseguradores podrían utilizar los resultados de las pruebas genéticas para discriminar a las personas con enfermedades genéticas y negarles la cobertura.

Los médicos argumentan que las personas con riesgo de padecer una enfermedad genética particular podrían retrasar la realización de las pruebas por miedo a ser discriminadas por los aseguradores y los empresarios. La **discriminación genética** es la discriminación de un individuo o miembros de una familia a causa de diferencias en ese individuo respecto al genoma "normal". La percepción de discriminación genética existe ya en la sociedad. Un estudio de 1996 encontró que el 25% de 332 personas con historias familiares con uno o más desórdenes genéticos pensaba que se le había negado un seguro de vida, el 22% pensaba que se le había negado un seguro médico, y el 13% pensaba que se le había negado un trabajo por discriminación genética. En una encuesta de 1998 realizada por el National Center for Genetic Resources, el 63% de los encuestados dijo que probablemente o seguramente no se harían una prueba genética si se pudieran revelar los resultados a sus jefes o aseguradores.

Para complicar aún más la cuestión, muchas pruebas genéticas son a veces difíciles de interpretar, en parte por las muchas y complejas interacciones entre los genes y el ambiente. Si una mujer resulta positiva para un alelo que se ha relacionado con el cáncer de mama, por poner un ejemplo, tendrá un riesgo significativo, pero un resultado positivo no significa necesariamente que tendrá cáncer de mama. Estas incertidumbres hacen también difícil decidir qué tipo de intervención médica, desde mamografías frecuentes hasta la extirpación quirúrgica de pechos sanos, es apropiada.

El Programa de Investigación de Implicaciones Éticas, Legales Sociales (ELSI) del Instituto de Investigación del Genoma Humano Nacional, ha manifestado unos principios diseñados para proteger a las personas contra la discriminación genética. En 2008 El **Acta de Información Genética No Discriminatoria (AIGND)** extendió una protección significativa contra la discriminación laboral y la salud. Esta ley prohíbe a los empleadores y a las compañías de seguros discriminar con

base en la información derivada de las pruebas genéticas. Por ejemplo, ni los empleadores ni las compañías de seguros están autorizados a solicitar una prueba genética. Los empleadores no pueden basar sus decisiones de empleo en la información genética. Además, las compañías de seguros no pueden cancelar o negar la cobertura o aumentar el precio de las primas con base en la información genética.

Se deben tratar muchas cuestiones éticas relacionadas con la genética humana

La discriminación genética es sólo un ejemplo de las cuestiones éticas derivadas de nuestro cada vez mayor conocimiento en genética humana. Considere las siguientes cuestiones, relacionadas todas con el amplio tema de los derechos humanos: ¿Cuál es la edad más temprana a la que se debería permitir la realización de pruebas para enfermedades manifiestas en la edad adulta, como la enfermedad de Huntington? ¿Qué efectos emocionales y psicológicos tiene para un individuo el saber que es positivo para una enfermedad genética incurable? ¿Debería realizarse la prueba cuando algunos miembros de la familia quieren y otros no? ¿Deberían poder los padres realizar la prueba a sus hijos menores de edad? ¿Debería permitirse el acceso a los datos genéticos en los casos de pruebas de paternidad o de parentesco? ¿Deberían poder los estados recoger los datos genéticos de sus habitantes? ¿Deberían los administradores escolares o las agencias jurídicas tener acceso a los datos genéticos? Estas preguntas son sólo una muestra de las muchas cuestiones que tanto los expertos en ética como la sociedad deberían considerar ahora y en el futuro. Conforme la genética humana asume un papel cada vez más importante en la sociedad, deben tratarse las cuestiones de la privacidad genética y la confidencialidad de la información genética.

Repaso

- ¿Por qué es incorrecto suponer que ciertos individuos o poblaciones son portadores de la mayoría de los alelos anómalos encontrados en los seres humanos?
- Para que se exprese, una enfermedad genética recesiva debe darse en homocigosis. ¿Qué relación tiene este hecho con los apareamientos consanguíneos?
- ¿Por qué las compañías de seguros médicos y de vida quieren información genética sobre sus clientes?

RESUMEN: ENFOQUE EN LOS OBJETIVOS DE APRENDIZAJE

16.1 *(página 348)*

1 Distinguir entre cariotipo y análisis genealógico.
- Los estudios del **cariotipo** de un individuo, el número y tipos de cromosomas presentes en el núcleo, permiten a los investigadores identificar varias anomalías cromosómicas.
- La **genealogía** es un "árbol familiar" que muestra la transmisión de rasgos genéticos en una familia durante varias generaciones. El análisis genealógico es útil para detectar mutaciones autosómicas dominantes, mutaciones autosómicas recesivas, mutaciones recesivas ligadas al cromosoma X, y defectos debidos a la **impronta genómica**, que es la expresión de un gen con base en su origen parental.

CENGAGENOW™ Aprenda más acerca de linajes, haciendo clic sobre la figura en CengageNOW.

2 Analizar las implicaciones del Proyecto Genoma Humano.
- El **genoma humano** es la información genética total de las células humanas. El **Proyecto Genoma Humano** secuenció el ADN del genoma humano nuclear. Ahora que se ha secuenciado el genoma humano, los investigadores estarán ocupados durante muchas décadas identificando los genes y comprendiendo la función de cada gen, cómo interacciona cada gen con otros genes, y cómo está regulada la expresión de cada gen en los diferentes tejidos. Por ejemplo, los investigadores han empezado a usar los **estudios de asociación del genoma completo (AGC)** para identificar las variaciones genéticas con las enfermedades humanas complejas.

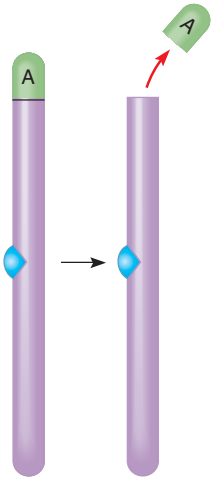
3 Analizar el estudio de la fibrosis quística, con base en el ratón como organismo modelo.
- El uso de modelos animales ayuda mucho a los científicos en la investigación de enfermedades humanas. Los investigadores utilizan la **recombinación homóloga de genes** para producir cepas de ratones homocigotos o heterocigotos para la fibrosis quística. Los resultados de estos estudios pueden dar lugar a fármacos más efectivos para tratar la enfermedad en seres humanos.

16.2 *(página 351)*

4 Explicar cómo la no disyunción en la meiosis es responsable de anomalías cromosómicas como el síndrome de Down, el síndrome de Klinefelter y el síndrome de Turner.
- En la **aneuploidía**, o bien faltan o bien hay copias extra de ciertos cromosomas. Las aneuploidías incluyen **trisomía**, en la que un individuo tiene un cromosoma extra, y **monosomía**, en la que falta un miembro de un par de cromosomas.
- La **trisomía 21**, causante del **síndrome de Down**, y el **síndrome de Klinefelter** (XXY) son ejemplos de trisomía. El **síndrome de Turner** (XO) es un ejemplo de monosomía.
- Las trisomías y las monosomías son causadas por la **no disyunción** meiótica, en la que las cromátidas hermanas o los cromosomas homólogos no se separan adecuadamente durante la meiosis.

CENGAGENOW™ Aprenda más acerca de cariotipos, haciendo clic sobre la figura en CengageNOW.

5 Distinguir entre las siguientes anomalías estructurales en los cromosomas: translocaciones, deleciones y sitios frágiles.
- En la **translocación**, parte de un cromosoma se une a otro. Aproximadamente 4% de los individuos con síndrome de Down tienen una translocación en la que el brazo largo del cromosoma 21 se ha unido al brazo largo de un cromosoma más grande, como el cromosoma 14.
- Una **deleción** puede resultar de rompimientos cromosómicos que no se vuelven a unir. La deleción puede oscilar en tamaño desde unos pocos pares de bases a un brazo cromosómico entero. Un desorden por deleción en los seres humanos es el **síndrome del cri du chat**, en el que parte del cromosoma 5 está delecionado.



- Los **sitios frágiles** se pueden producir en localizaciones específicas en ambas cromátidas de un cromosoma. En el **síndrome del cromosoma X frágil**, se produce un sitio frágil cerca del extremo del cromosoma X, donde un triplete de nucleótidos CGG se repite muchas más veces de lo normal. El síndrome del cromosoma X frágil es la causa más común de retraso mental heredado.

16.3 *(página 358)*

6 Establecer si la herencia de cada uno de los siguientes defectos genéticos es autosómica recesiva, autosómica dominante, o recesiva ligada al cromosoma X: fenilcetonuria (PKU), anemia falciforme, fibrosis quística, enfermedad de Tay-Sachs, enfermedad de Huntington y hemofilia A.

- La mayoría de las enfermedades genéticas humanas que presentan un patrón de herencia simple se transmiten como rasgos autosómicos recesivos. La **fenilcetonuria (PKU)** es un desorden autosómico recesivo en el que la acumulación de fenilcetonas tóxicas dañan el sistema nervioso en desarrollo. La **anemia falciforme** es un desorden autosómíco recesivo en el que se produce hemoglobina (la proteína que transporta el oxígeno en la sangre) anómala. La **fibrosis quística** es un desorden autosómico recesivo en el que se producen secreciones anómalas principalmente en los órganos de los sistemas respiratorio y digestivo. La **enfermedad de Tay-Sachs** es un desorden autosómico recesivo causado por un metabolismo lipídico anómalo en el cerebro.
- La **enfermedad de Huntington** es un patrón de herencia autosómico dominante que da como resultado un deterioro físico y mental, que se inicia normalmente en la edad adulta.
- La **hemofilia A** es un desorden recesivo ligado al cromosoma X que da como resultado un defecto en un componente sanguíneo necesario para la coagulación.

16.4 *(página 361)*

7 Analizar brevemente el proceso de terapia génica, incluidos algunos de sus retos técnicos.

- En la **terapia génica**, se clona el alelo normal y el ADN se introduce en ciertas células del cuerpo, donde su expresión puede ser suficiente para dar lugar al fenotipo normal.
- Un reto técnico en la terapia génica es encontrar un **vector** efectivo y seguro, normalmente un virus, para entregar el gen de interés a las células.

16.5 *(página 362)*

8 Establecer las ventajas y las desventajas relativas de la amniocentesis, el muestreo de vellosidades coriónicas y el diagnóstico genético preimplantacional en el diagnóstico prenatal de anomalías genéticas humanas.

- En la **amniocentesis**, un médico toma una muestra del líquido amniótico que rodea el feto, cultiva las células fetales que se encuentran en el líquido y las analiza en búsqueda de defectos genéticos. La amniocentesis proporciona resultados en el segundo trimestre del embarazo.

CENGAGENOW™ **Aprenda más acerca de la amniocentesis, haciendo clic sobre la figura en CengageNOW.**

- En el **muestreo de vellosidades coriónicas (MVC)**, un médico extrae y estudia algunas de las células fetales a partir de una biopsia de corion. El MVC proporciona resultados en el primer trimestre de embarazo pero está asociado con un riesgo ligeramente mayor de infección y aborto que la amniocentesis.
- Las parejas que conciben por fertilización in vitro pueden optar por un **diagnóstico genético preimplantacional (DGP)**. Un médico analiza los embriones para una o más enfermedades genéticas antes de colocar el embrión sano en el útero de la madre. El DGP no es tan preciso como la amniocentesis o el MVC, y es más costoso.

9 Distinguir entre programas de cribaje genético en recién nacidos y en adultos y analizar el alcance y las implicaciones de la consejería genética.

- El **cribaje genético** identifica individuos que pueden ser portadores de una enfermedad genética grave. El análisis de recién nacidos es el primer paso en medicina preventiva, y el análisis de adultos les ayuda a tomar decisiones reproductivas informadas.
- Las parejas preocupadas por el riesgo de anomalías en sus hijos pueden solicitar **consejería genética**. Un consejero genético proporciona información médica y genética relacionada con decisiones reproductivas y les ayuda a entender su situación y evitar el sentimiento de estigma.

16.6 *(página 365)*

10 Analizar las controversias de la discriminación genética.

- La **discriminación genética** es la discriminación de un individuo o miembros de una familia por diferencias en este individuo respecto al genoma "normal".
- Una de las cuestiones más difíciles al evitar la discriminación genética es si la información genética debería estar disponible para los empresarios y las compañías de seguros médicos y de vida. El **Acta de Información Genética No Discriminatoria (AIGND)** prohíbe a los empresarios y a las compañías de seguros discriminar con base en las pruebas genéticas.

EVALÚE SU COMPRENSIÓN

1. Un diagrama genealógico muestra (a) los apareamientos controlados entre miembros de diferentes cepas genéticamente puras (b) la información genética total de las células humanas (c) una comparación de las secuencias de ADN de los seres humanos y otras especies (d) las sutiles diferencias genéticas entre personas no relacionadas (e) la expresión de los rasgos genéticos en los miembros de dos o más generaciones de una familia

2. ¿Qué patrón de herencia está asociado con un rasgo que (1) normalmente no se expresa en los padres, (2) se expresa en uno de cada cuatro hijos, y (3) se expresa tanto en niños como en niñas? (a) autosómico recesivo (b) autosómico dominante (c) recesivo ligado al cromosoma X (d) dominante ligado al cromosoma X (e) ligado al cromosoma Y

3. Una anomalía en la que hay un cromosoma de más o de menos respecto al número normal de cromosomas se denomina (a) cariotipo (b) sitio frágil (c) aneuploidía (d) trisomía (e) translocación

4. La falla cromosómica para la separación normal durante la división celular se llama (a) sitio frágil (b) error innato del metabolismo (c) protuberancia satélite (d) translocación (e) no disyunción

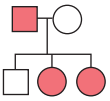
5. La composición cromosómica de un individuo o una célula se denomina (a) cariotipo (b) repetición de tripletes nucleotídicos (c) genealogía (d) microarreglo de ADN (e) translocación

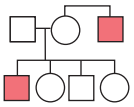
6. Un desorden heredado causado por una enzima defectuosa o ausente se denomina (a) cariotipo (b) trisomía (c) translocación recíproca (d) error innato del metabolismo (e) aneuploidía

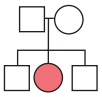
7. En _____, una mutación genética codifica una molécula de hemoglobina anómala que es menos soluble de lo normal y que altera la forma normal de los eritrocitos con una probabilidad mayor de lo normal. (a) síndrome de Down (b) enfermedad de Tay-Sachs (c) anemia falciforme (d) PKU (e) hemofilia A

8. Durante este proceso, se obtiene una muestra del líquido que rodea al feto insertando una aguja a través de las paredes del abdomen y el útero. (a) marcador de ADN (b) muestreo de vellosidades coriónicas (c) ecografía (d) diagnóstico genético preimplantacional (e) amniocentesis

9-11 Examine las siguientes genealogías , y decida cuál es el modo de herencia más probable en cada desorden. (a) autosómico recesivo (b) autosómico dominante (c) recesivo ligado al cromosoma X (d) a, b, o c (e) a o c

9. 

10. 

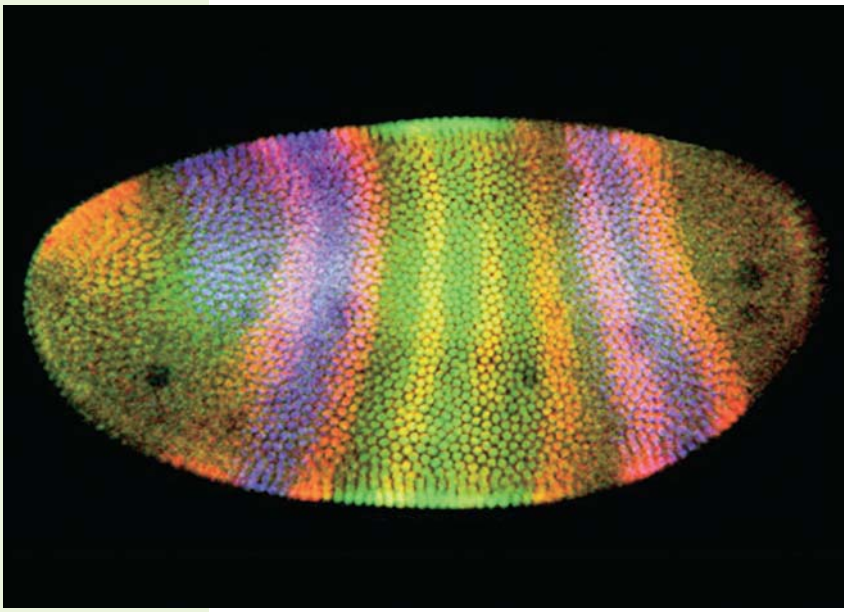
11. 

PENSAMIENTO CRÍTICO

1. **CIENCIA, TECNOLOGÍA Y SOCIEDAD.** Imagine que usted es un consejero genético. ¿Qué consejos o sugerencias podría dar en las siguientes situaciones?
   a. Una pareja pide consejería porque la mujer tenía una hermana que murió por la enfermedad de Tay-Sachs.
   b. Un muchacho y una muchacha que no están emparentados se comprometen para casarse. Sin embargo, sabían que los padres del hombre eran primos hermanos. Están preocupados por la posibilidad de que sus hijos tengan un riesgo mayor de presentar defectos genéticos.
   c. El tío por parte de padre (el hermano del padre) de una muchacha tiene hemofilia A. Su padre no padece la enfermedad, y nunca ha habido un caso de hemofilia en la familia de la madre. ¿Debería estar preocupada por la posibilidad de que sus hijos tengan hemofilia A?
   d. Un muchacho de 20 años solicita consejería genética porque a su padre se le ha diagnosticado recientemente la enfermedad de Huntington.
   e. A una mujer de 45 años se le acaba de diagnosticar la enfermedad de Huntington. No quiere decírselo a sus hijos universitarios por la carga que les impondrá. Dado que su cliente es la mujer, no sus hijos, ¿tiene usted la obligación de informar a los hijos? Explique su razonamiento.
2. Una creencia común sobre la genética humana es que los genes de un individuo en sí mismos determinan su destino. Explique por qué es una idea errónea.
3. ¿Una deleción cromosómica equivale a una mutación en el marco de lectura (que se analiza en el capítulo 13)? ¿Por qué sí o por qué no?
4. **VÍNCULO CON LA EVOLUCIÓN.** Explique algunas de las implicaciones evolutivas que se pueden concluir del hecho que los ratones y los seres humanos tengan alrededor de 500 segmentos de ADN prácticamente idénticos.
5. **ANÁLISIS DE DATOS.** Examine la figura 16-10, y estime la edad a la que la mitad de los individuos que portan el alelo de Huntington presentará los síntomas. ¿A qué edad tendrán síntomas tres cuartas partes de estos individuos?

CENGAGENOW™ **Preguntas adicionales están disponibles en CengageNOW en www.cengage.com/login.**

17 Genética del desarrollo



Stephen W. Paddock

Expresión génica diferencial en el organismo modelo *Drosophila melanogaster*.

CONCEPTOS CLAVE

17.1 La expresión génica diferencial controla el desarrollo de tejidos especializados y órganos.

17.2 Muchos genes que regulan el desarrollo son bastante similares en un amplio rango de organismos, desde las moscas de la fruta hasta los seres humanos. Las mutaciones en los genes que regulan el desarrollo han proporcionado claves de cómo funcionan estos genes.

17.3 Las mutaciones en oncogenes y genes supresores de tumor pueden conducir al cáncer.

La **genética del desarrollo** es el estudio de los genes implicados en la diferenciación celular y en el desarrollo de un organismo. Hasta fines de la década de 1970, los biólogos sabían poco sobre cómo interactúan los genes para controlar el desarrollo. Desenredar las interacciones genéticas que tienen lugar durante el desarrollo era un problema intratable con los métodos tradicionales. Sin embargo, el rápido progreso en la investigación con ADN recombinante condujo a los científicos a buscar mutantes en el desarrollo y a aplicar técnicas sofisticadas para estudiarlos. (Un *mutante* es un individuo con un fenotipo anormal causado por una mutación génica).

El organismo de la fotografía es un embrión en desarrollo de la mosca de la fruta *Drosophila melanogaster*. Los genetistas usaron la técnica de **inmunofluorescencia**, en la que un colorante fluorescente unido a un anticuerpo, se adhiere a una proteína específica, por tanto sirve para localizar proteínas. En este caso los investigadores unieron tres anticuerpos fluorescentes diferentes, uno rojo, uno azul, y uno amarillo, con tres proteínas específicas. Los patrones de bandas de colores indican que las diferentes células del embrión presentan una *expresión génica diferencial*, es decir, genes distintos activos a la vez.

El trabajo con *Drosophila* y otros organismos tiene profundas implicaciones para la comprensión tanto del desarrollo humano normal (incluyendo el envejecimiento) como de las disfunciones que conducen a defectos congénitos y a cáncer. Las sorprendentes similitudes entre los genes que controlan el desarrollo en una amplia variedad de especies muy diferentes sugieren que los mecanismos genéticos importantes para el desarrollo están profundamente arraigados en la historia evolutiva de los organismos multicelulares. Existen también diferencias en los patrones de desarrollo de las especies que reflejan sus caminos evolutivos separados.

Como se verá en el capítulo 18, los genes del desarrollo han jugado un papel fundamental en la diversidad de formas de los organismos durante el curso de su evolución.

Los biólogos ahora están estudiando cómo se activan, desactivan y modifican los genes para controlar el desarrollo. Los científicos esperan comprender finalmente cómo en una única célula, el óvulo fecundado, genera en su interior un organismo multicelular tan complejo como un ser humano.

17.1 DIFERENCIACIÓN CELULAR Y EQUIVALENCIA NUCLEAR

OBJETIVOS DE APRENDIZAJE

1. Distinguir entre determinación celular y diferenciación celular, y entre equivalencia nuclear y totipotencia.
2. Describir los experimentos clásicos de Steward, Gurdon y Wilmut.
3. Definir *células madre*, distinguir entre células madre embrionarias y células madre pluripotentes, y describir algunas de las prometedoras áreas de investigación que implican el uso de células madre.

El estudio del **desarrollo**, definido de un modo amplio como todos los cambios que ocurren en la vida de un individuo, abarca algunos de los problemas más fascinantes y difíciles de la biología de hoy en día. De particular interés es el proceso por el que las células se especializan y se organizan en un organismo complejo. Durante las muchas divisiones celulares necesarias para que una única célula se convierta en un organismo multicelular, grupos de células se comprometen gradualmente en patrones específicos de actividad génica a través del proceso de **determinación celular**. Conforme se produce la determinación celular, las vías de desarrollo de las células embrionarias se restringen de manera que su destino se limita cada vez más y más. El paso final que lleva a la especialización celular es la **diferenciación celular**. Una célula diferenciada, que tiene una apariencia y actividades características, está irreversiblemente comprometida con su destino.

Otra parte intrigante del rompecabezas del desarrollo es la formación del cuerpo. En la **morfogénesis**, o proceso para adquirir la forma, determinadas células en localizaciones específicas se diferencian y se organizan espacialmente en estructuras reconocibles. La morfogénesis tiene lugar a través del proceso de múltiples etapas de **formación de patrones**, u organización de las células en estructuras tridimensionales. La formación de patrones incluye señalización entre las células, cambios en la forma de las células, y migraciones celulares. Dependiendo de su localización, las células están expuestas a diferentes concentraciones de moléculas señalizadoras que especifican la información de la situación. Así, *dónde* se localiza una célula determina a menudo en lo *que* se convertirá cuando madure.

El cuerpo humano, como el de otros vertebrados, contiene unos 250 tipos de células diferentes reconocibles (**FIGURA 17-1**). Las combinaciones de estas células especializadas, conocidas como **células diferenciadas**, se organizan en estructuras diversas y complejas, como el ojo, la mano, y el cerebro, donde cada una es capaz de realizar muchas actividades sofisticadas. Lo más importante de todo es el hecho de que todas las estructuras del cuerpo y las células diferenciadas dentro de ellas provienen de un **cigoto** unicelular, un óvulo fecundado.

Todos los organismos multicelulares experimentan complejos patrones de desarrollo. Las raíces de las plantas, por ejemplo, tienen estructuras y funciones muy diferentes de las de varios tipos de células localizadas en las hojas. También se encuentra diversidad a nivel molecular; más extraordinariamente, cada tipo de célula de una planta o de un animal produce un conjunto de proteínas muy específico. En algunos casos, como el de la proteína hemoglobina en los eritrocitos, una proteína específica de una célula puede llegar a representar hasta más del 90% de la masa proteínica total de la célula. Otras células pueden presentar un complemento de proteínas de células específicas, cada una de las cuales está presente en pequeñas cantidades pero igualmente tienen una función esencial. Sin embargo, como ciertas proteínas se requieren en todos los tipos de células (todas las células, por ejemplo, necesitan las mismas enzimas para la glucólisis), las proteínas de células específicas normalmente sólo constituyen una fracción del número total de diferentes clases de proteínas.

Cuando los investigadores descubrieron por primera vez que cada tipo de célula diferenciada produce un conjunto único de proteínas, algunos científicos plantearon la hipótesis de que cada grupo de células pierde los genes que no necesita y retiene sólo los que necesita. Sin embargo, por lo general esto no parece ser cierto. De acuerdo con el principio de la **equivalencia nuclear**, los núcleos de esencialmente todas las células adultas diferenciadas de un individuo son desde el punto de vista genético (aunque no por necesidad metabólicamente) idénticas entre sí y respecto al núcleo del cigoto del que descienden. Esto significa que prácticamente todas las *células somáticas* en un adulto tienen los mismos genes. Sin embargo, células diferentes expresan distintos subconjuntos de estos genes.

Las **células somáticas** son todas las células del cuerpo excepto las células de la **línea germinal**, que contienen el material genético que transmitirán a la próxima generación. En los animales, las células de la línea germinal, cuyas hijas finalmente sufren meiosis y se diferencian en gametos, por lo general son separadas pronto en el desarrollo. En las plantas, la diferenciación entre las células somáticas y las células de la línea germinal no es tan clara, y la determinación de que ciertas células sufran meiosis se realiza mucho después en el desarrollo.

La evidencia de la equivalencia nuclear proviene de casos en los que se ha encontrado que células diferenciadas o sus núcleos retienen el potencial de dirigir el desarrollo del organismo entero. Estas células o núcleos se dice que manifiestan **totipotencia**.

La mayoría de las diferencias celulares se deben a una expresión génica diferencial

Ya que no parece que los genes se pierdan de forma regular durante el desarrollo (y por lo tanto la equivalencia nuclear está presente en distintos tipos celulares), las diferencias en la composición molecular de las células debe estar regulada por las actividades de diferentes genes. Con frecuencia se hace referencia al proceso de regulación génica del desarrollo como **expresión génica diferencial**.

Como se analizó en el capítulo 14, la expresión de los genes eucariotas está regulada de muchos modos y en varios niveles. Por ejemplo, una enzima particular puede producirse en una forma inactiva y activarse posteriormente. Sin embargo, gran parte de la regulación importante para el desarrollo se produce a nivel transcripcional. La transcripción de ciertos conjuntos de genes se reprime, mientras que la de otros conjuntos se activa. Incluso la expresión de los genes que son constitutivos, es decir, que se transcriben constantemente, se regula durante el desarrollo de manera que la *cantidad* de cada producto varía de un tejido a otro.

PUNTO CLAVE Conforme avanza el desarrollo, las células somáticas que antes tenían el potencial de convertirse en diversas células, progresivamente evidencian un mayor compromiso con una función o destino específico.

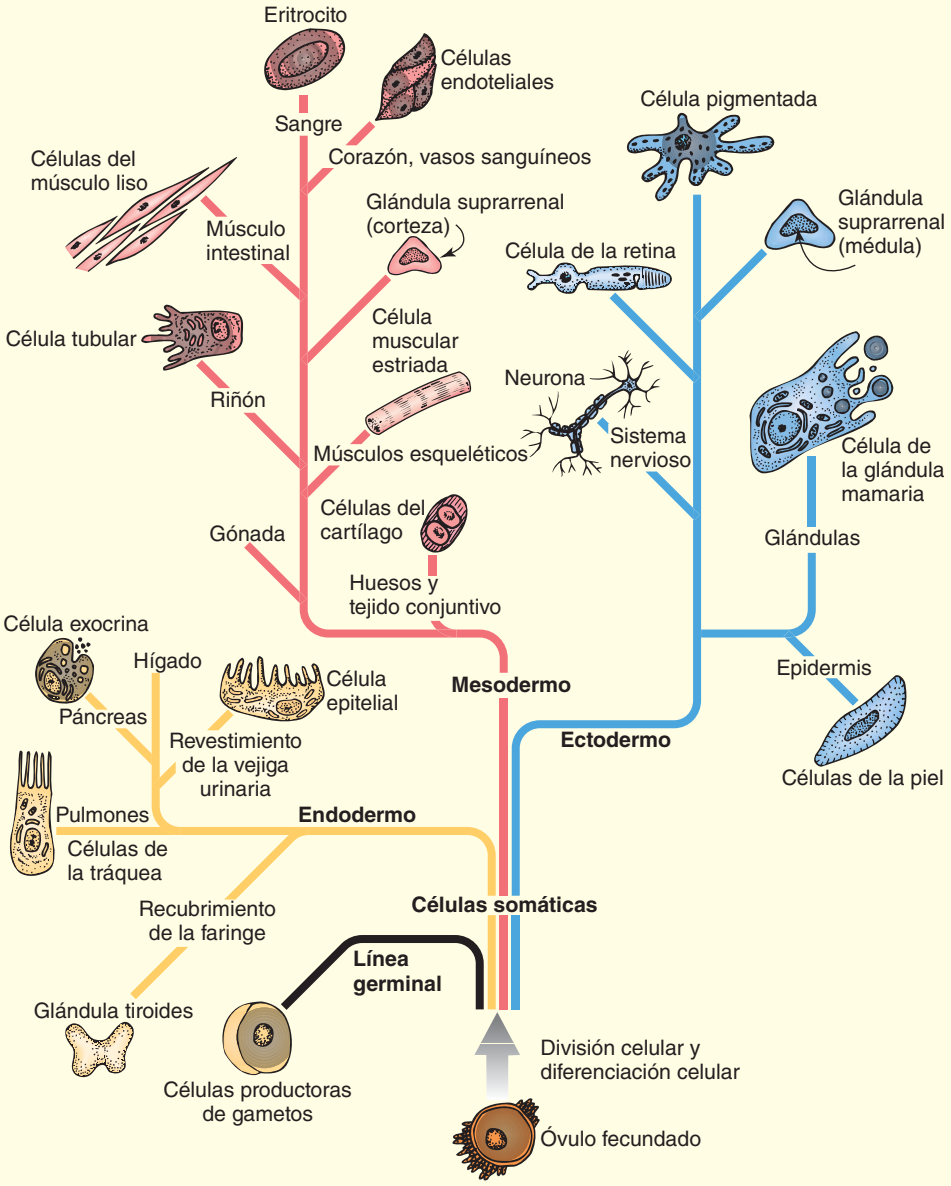


FIGURA 17-1 Linajes celulares en los vertebrados

Repetidas divisiones del óvulo fecundado (*parte inferior*) dan como resultado el establecimiento de tejidos que contienen grupos de células especializadas. Las células de la línea germinal (células que producen los gametos) se forman en las etapas iniciales del desarrollo. Las células somáticas se forman a lo largo de diversas rutas de desarrollo, experimentando una serie de cambios que determinan progresivamente sus funciones y destino.

Se puede pensar en la diferenciación como una serie de rutas que conducen desde una célula individual (cigoto) hasta las células de los diferentes tejidos especializados, organizadas en un patrón apropiado. En el momento en que una célula se compromete genéticamente con una trayectoria del desarrollo, sus células hijas la seguirán. Estos compromisos restringen en forma gradual el desarrollo de las células descendientes a un grupo limitado de tipos de tejidos finales. La determinación celular, entonces, es una fijación progresiva del destino y funciones de los descendientes de una célula.

Conforme se determina el desarrollo de una célula a lo largo de una ruta de diferenciación, su apariencia física puede o no cambiar de manera significativa. En cualquier caso, cuando se completa una etapa de determinación, los cambios en la célula se vuelven normalmente autoperpetuadores y no es fácil que se reviertan. La diferenciación celular normalmente es la última etapa en el proceso de desarrollo. En este punto, una célula precursora se vuelve estructural y funcionalmente reconocible como una célula ósea, por ejemplo, y su patrón de actividad génica difiere del de una célula nerviosa, o de cualquier otro tipo celular.

Un núcleo totipotente contiene todas las instrucciones para el desarrollo

En las plantas, algunas células diferenciadas pueden inducirse para que se conviertan en el equivalente a las células embrionarias. Los biólogos utilizan técnicas de cultivo celular para aislar células individuales de ciertas plantas y permitirles que crezcan en un medio nutritivo.

En la década de 1950, F. C. Steward y sus colaboradores en la Universidad Cornell realizaron algunos de los primeros experimentos para investigar la totipotencia celular en las plantas (**FIGURA 17-2**). Las **células totipotentes** tienen el potencial de dar lugar a todas las partes de un organismo ya que tienen un conjunto completo de las instrucciones genéticas necesarias para dirigir el desarrollo normal de un organismo completo. Steward y sus colaboradores provocaron la división de células de la raíz de una zanahoria en un medio líquido nutritivo, formando grupos de células llamadas *cuerpos embrioides* (parecidos a embriones). Estos grupos de división de células se transfirieron entonces a un medio con agar, que proporcionó nutrientes y una estructura de soporte sólida para las células de la planta en crecimiento. Algunas de las células de los cuerpos embrioides dieron lugar a raíces, tallos y hojas. Las pequeñas plantas resultantes, llamadas, *plantuloides* para diferenciarlas de las verdaderas plántulas, se trasplantaron al suelo, donde finalmente se trasformaron en plantas adultas capaces de producir flores y semillas viables.

Ya que estas plantas se derivan todas de la misma planta progenitora, son genéticamente iguales y por lo tanto constituyen un clon. Como se menciona en el capítulo 15, un **clon** consiste en organismos individuales, células, o moléculas de ADN que son genéticamente idénticas a otro individuo, célula, o molécula de ADN, de la que se derivaron. Los métodos de cultivos de tejidos de plantas ahora se utilizan ampliamente para producir plantas modificadas con ingeniería genética ya que éstas permiten a los investigadores regenerar plantas completas a partir de células individuales que han incorporado moléculas de ADN recombinante (vea el capítulo 38).

En la década de 1950, los investigadores comenzaron a probar si los pasos en el proceso de determinación celular son reversibles en las células animales al trasplantar el *núcleo* de una célula en una etapa relativamente tardía del desarrollo en un óvulo (célula huevo) que había sido *enucleada* (es decir, su propio núcleo había sido destruido). Robert Briggs y Thomas J. King del Institute of Cancer Research en Pennsylvania fueron los pioneros en los *experimentos de trasplante de núcleos*. Trasplantaron núcleos de células de rana que se encontraban en diferentes estados de desarrollo en óvulos cuyos núcleos se habían eliminado. Algunos de los trasplantes procedieron de forma normal durante varios estadios del desarrollo, y unos pocos incluso se trasformaron en renacuajos normales. Como regla, los núcleos trasplantados a partir de células en estadios más tempranos soportaban con mayor probabilidad el desarrollo hasta el estadio renacuajo. Conforme el destino de las células estaba más determinado, la probabilidad de que el núcleo trasplantado pudiera controlar el desarrollo normal disminuía rápidamente.

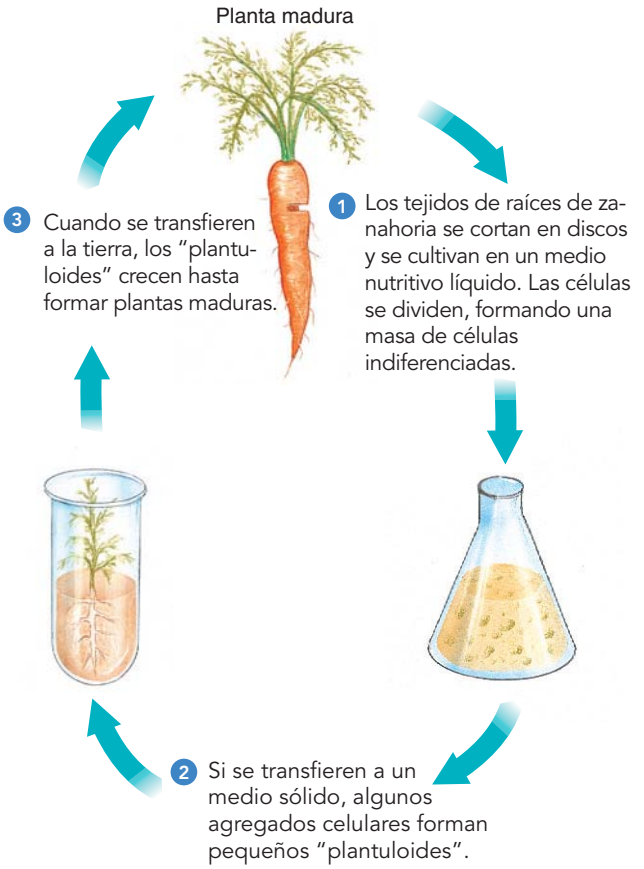
El biólogo británico John B. Gurdon realizó experimentos de trasplante nuclear en ranas durante la década de 1960. En unos pocos casos demostró que los núcleos aislados de células epiteliales del intestino de un renacuajo dirigían el desarrollo hasta el estadio de renacuajo (**FIGURA 17-3**). Este resultado no se presenta con frecuencia (aproximadamente 1.5% de las veces); sin embargo, en este tipo de experimentos el éxito cuenta más que el fracaso. Por lo tanto, pudo concluir con seguridad, que al menos algunos núcleos de células animales diferenciadas eran en realidad totipotentes.

EXPERIMENTO CLAVE

PREGUNTA: ¿Las células somáticas diferenciadas de plantas son totipotentes?

HIPÓTESIS: Células individuales de zanahoria se pueden inducir para que desarrollen una planta completa.

EXPERIMENTO: F. C. Steward y sus compañeros de trabajo cultivaron tejidos de la raíz de zanahoria en un medio nutritivo líquido. Estas células se dividían para formar grupos de células no diferenciadas. Los agregados se transfirieron a un medio de cultivo sólido.



RESULTADOS Y CONCLUSIÓN: El desarrollo de una planta de zanahoria completa a partir de células somáticas diferenciadas demostró la totipotencia de estas células.

Fuente: Shantz, E. M., y F. C. Steward. "Investigations on Growth and Metabolism of Plant Cells VII: Sources of Nitrogen for Tissue Cultures under Optimal Conditions for Their Growth". *Annals of Botany*, Vol. 23, 371-390, 1959. Con permiso de la Oxford University Press.

FIGURA 17-2 Experimento de Steward sobre la totipotencia celular en zanahorias

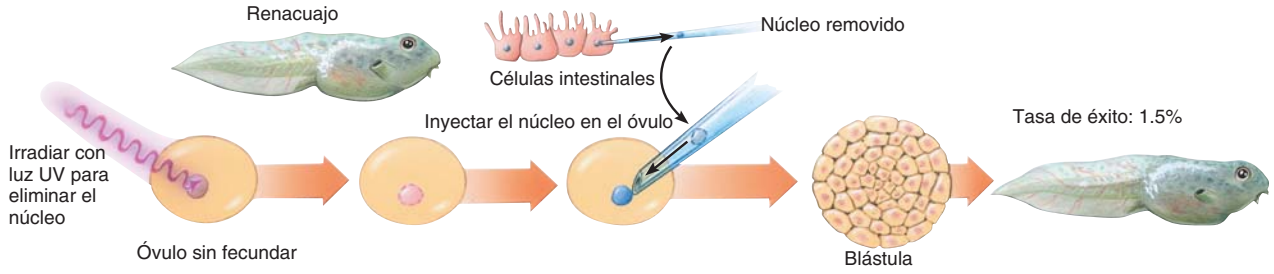
Puesto que los éxitos conseguidos en ranas no se podían reproducir con embriones de mamíferos, durante muchos años, numerosos biólogos del desarrollo concluyeron que alguna característica fundamental de la biología de la reproducción mamífera podría representar una barrera impenetrable para la clonación de mamíferos. Esta percepción cambió marcadamente en 1996 y 1997 con los primeros informes del nacimiento de mamíferos clonados.

EXPERIMENTO CLAVE

PREGUNTA: ¿Los núcleos de las células animales diferenciadas son totipotentes?

HIPÓTESIS: Los núcleos de las células diferenciadas contienen la información necesaria para el desarrollo normal.

EXPERIMENTO: John Gurdon inyectó los núcleos de células diferenciadas (células intestinales de renacuajo) en óvulos cuyos núcleos se habían destruido mediante radiación ultravioleta.



RESULTADOS Y CONCLUSIÓN: En aproximadamente 1.5% de los ensayos se produjo un desarrollo normal hasta el estadio de renacuajo, lo que indicaba que los genes para programar el desarrollo, al menos hasta ese momento, estaban aún presentes y se podían activar adecuadamente.

Fuente: Gurdon, J. B. "The Developmental Capacity of Nuclei Taken from Intestinal Epithelium Cells of Feeding Tadpoles". *Journal of Embryology and Experimental Morphology* Vol. 10, Dec. 1962.

FIGURA 17-3 Experimento de Gurdon sobre la totipotencia nuclear en ranas

El primer mamífero clonado fue una oveja

En 1996, Ian Wilmut, Keith Campbell y sus colaboradores del Instituto Roslin en Edimburgo, Escocia, informaron que habían logrado clonar una oveja usando los núcleos de embriones de oveja en un estadio temprano (el estadio *blastocisto*, vea el capítulo 51). Estos científicos recibieron atención mundial a principios de 1997 cuando anunciaron el nacimiento de un cordero, llamado Dolly (por la cantante Dolly Parton). El material genético de Dolly derivaba de una célula de la glándula mamaria de una oveja que se fusionó con un óvulo enucleado de oveja. La célula resultante se dividió y desenvolvió en un embrión que se cultivó in vitro hasta que alcanzó un estadio en el que podía transferirse a una madre anfitriona (**FIGURA 17-4**). No es sorprendente que la tasa de éxito global fue baja: de 277 células fusionadas, sólo 29 se convirtieron en embriones que pudieran transferirse, y Dolly fue el único cordero vivo que se obtuvo.

¿Por qué el equipo de Wilmut tuvo éxito donde muchos investigadores habían fracasado? Aplicando los principios básicos de la biología celular, reconocieron que los **ciclos celulares** (vea el capítulo 10) del citoplasma del óvulo y del núcleo donante no estaban sincronizados. El óvulo está detenido en la metafase II de la meiosis, mientras que la célula somática donante en crecimiento activo se encuentra normalmente en la fase de síntesis (S) del ADN, o en la G_2. Privando de ciertos nutrientes a las células de las glándulas mamarias usadas como donantes, los investigadores provocaron que estas células entraran en un estado de no división llamado G_0. Esto tuvo el efecto de sincronizar los ciclos celulares del núcleo donante y del óvulo. Entonces aplicaron un choque eléctrico para fusionar la célula donante con el óvulo e iniciar el desarrollo del embrión.

Aunque se requiere un nivel de pericia técnica extraordinariamente elevado, estos y otros investigadores han modificado y ampliado estas técnicas para clonar terneros, cabras, cerdos, caballos, ratas, ratones, perros y gatos, entre otros. La lista de mamíferos clonados con éxito continúa creciendo. Sin embargo, la tasa de éxito de cada grupo de ensayos es baja, alrededor del 1 al 2%, y la incidencia de defectos genéticos es alta. Dolly se tuvo que sacrificar a los 6 años porque sufría un cáncer pulmonar de origen viral que infectó a varias ovejas en donde ella estaba. Sin embargo, había adquirido artritis a los 5½ años, una edad muy temprana para que una oveja padezca esta enfermedad degenerativa. Algunos biólogos especulan que el uso de material genético adulto para producir un clon podría producir un animal con células prematuramente viejas (vea el análisis de los telómeros y el envejecimiento celular en el capítulo 12). Investigaciones adicionales pueden proporcionar algunas respuestas a este problema potencial.

El principal objetivo de los estudios de clonación es la producción de organismos **transgénicos**, en los que se hayan incorporado genes exógenos (vea el capítulo 15). Los investigadores están estudiando activamente nuevas técnicas para mejorar la eficiencia del proceso de clonación. Sólo entonces será posible producir grandes cantidades de animales transgénicos clonados con varios usos, como aumentar las poblaciones de especies en peligro de extinción. Por ejemplo, el primer clon sano de una especie en peligro de extinción, un animal salvaje relacionado con las vacas conocido como *banteng*, nació en 2003. El núcleo de este clon provenía de una célula congelada de la piel de un banteng muerto en 1980 en el zoológico de San Diego.

Las células madre se dividen y conducen a células diferenciadas

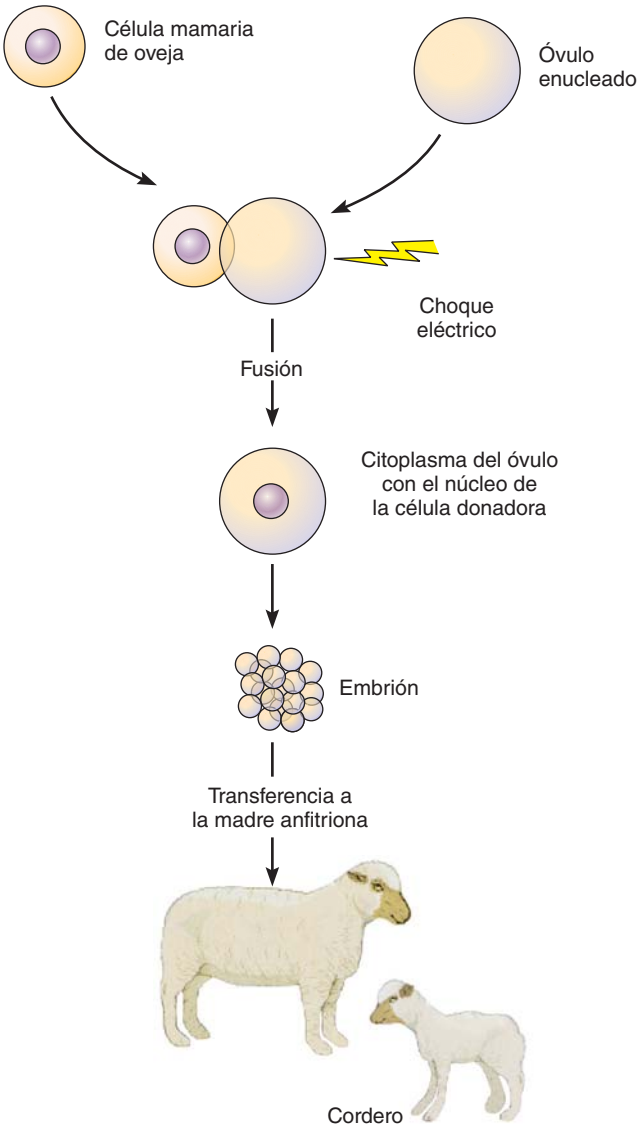
Las **células madre** son células indiferenciadas que se pueden dividir para producir descendientes diferenciados pero que todavía retienen la capacidad de dividirse para mantener la población de células madre. Cuando una célula madre se divide, sus células hijas pueden permanecer como células madre o diferenciarse en células especializadas como por ejemplo células musculares, células nerviosas o células sanguíneas. Lo que ocurra depende de la presencia o ausencia de un conjunto de señales bioquímicas. Actualmente una de las áreas más estimulantes de la investigación con células madre implica determinar la identidad, el orden, y las cantidades de las señales químicas que darán lugar a un tipo específico de diferenciación celular.

EXPERIMENTO CLAVE

PREGUNTA: ¿Los núcleos de las células diferenciadas de mamíferos son totipotentes?

HIPÓTESIS: El núcleo de una célula diferenciada procedente de un mamífero adulto, fusionado con un óvulo enucleado puede proporcionar la información genética necesaria para dirigir el desarrollo normal de todo el organismo.

EXPERIMENTO: Ian Wilmut y sus colegas produjeron un embrión de oveja fusionando una célula mamaria cultivada de una oveja adulta con un óvulo de oveja enucleado. Entonces implantó el embrión en el útero de una madre anfitriona.



RESULTADOS Y CONCLUSIÓN: Se produjo un desarrollo normal, y un cordero hembra, el primer mamífero clonado, nació. Para proporcionar pruebas adicionales de que la oveja clonada era totalmente funcional, cuando Dolly maduró, crió y dio a luz a una descendencia normal.

Fuente: Campbell, K. H., J. McWhir, W. A. Ritchie, e I. Wilmut. "Sheep Cloned by Nuclear Transfer from a Cultured Cell Line." *Nature*, Vol. 380, 1996.

FIGURA 17-4 ***Animada*** **Experimento de Wilmut en la clonación de mamíferos**

Las células madre más versátiles, los cigotos, son totipotentes y presentan el potencial de dar lugar a todos los tejidos del cuerpo y a la placenta. Las células madre se pueden derivar también de embriones o de células adultas. (El término *adulto* es en cierto modo confuso, porque las **células madre adultas** se pueden obtener del tejido del cordón umbilical, de bebés, y de niños así como de adultos). Las células madre embrionarias (CME) y adultas se conocen como células madre pluripotentes, porque pueden dar lugar a muchos tipos de células de un organismo pero no a todos. Las **células madre embrionarias (células ME)**, formadas después de que el cigoto ha experimentado varias rondas de división celular para formar un blastocisto de 5 o 6 días de edad, son más versátiles que las células madre adultas (**FIGURA 17-5**). Por ejemplo, las células ME son pluripotentes y presentan el potencial de desarrollarse en cualquier tipo de célula del cuerpo; las células ME no son totipotentes porque no pueden formar las células de la placenta.

Se han encontrado células madre adultas en el cerebro humano, la retina, el corazón, la médula ósea, la pulpa dental, los intestinos y en otros sitios. Las células madre neuronales adultas del cerebro son pluripotentes y se diferencian para formar neuronas y células gliales. Las células madre adultas de la médula ósea forman tanto eritrocitos como diversos tipos de leucocitos del sistema inmunológico. El rango de células en que se pueden distinguir las células madre adultas es más limitado que el de las células ME. Sin embargo, estudios recientes sugieren que incluso las células madre especializadas pueden ser más versátiles de lo que se piensa. Por ejemplo, las células madre neuronales forman células sanguíneas cuando se trasplantan en la médula ósea.

Las células madre son una fuente potencial de células que se pueden trasplantar en pacientes para tratar enfermedades degenerativas graves. Por ejemplo, la enfermedad de Parkinson da como resultado la pérdida progresiva de las células que producen el neurotransmisor dopamina en una región específica del cerebro. El trasplante de células madre que habrían sido inducidas para diferenciarse en células productoras de dopamina supone una gran promesa para un tratamiento efectivo a largo plazo. Similarmente, las células madre podrían ser una fuente de células productoras de insulina para trasplantarse en el páncreas de individuos con diabetes mellitus. Las células madre podrían reemplazar también células nerviosas en personas con lesiones en la médula espinal u otros tipos de daños neurológicos.

Los investigadores esperan finalmente establecer linajes de células madre humanas pluripotentes que puedan crecer de manera indefinida en cultivo, inducirse para que se diferencien bajo condiciones controladas y que mantengan de forma estable su estado diferenciado, y ser manipuladas genéticamente. En particular quieren poner en práctica linajes de células ME provenientes de pacientes con cáncer, diabetes, enfermedades cardiovasculares, y desórdenes neurodegenerativos (como la enfermedad de Parkinson); estos linajes celulares podrían ser muy valiosos en la investigación de estos desórdenes. Aunque se han realizado trabajos con células madre en ratones y otros mamíferos durante muchos años, en los seres humanos estos estudios han progresado lentamente, a pesar de que las células madre son una gran promesa como herramienta terapéutica.

Hasta el momento, la única fuente conocida de células ME son los embriones sobrantes de **fertilizaciones in vitro** (vea el capítulo 50). Algunos países tienen restricciones gubernamentales sobre el financiamiento público debido a consideraciones éticas relacionadas con el origen de las células madre embrionarias. Otros países, sobre todo algunos países de Asia, no tienen restricciones en este tipo de investigación. En los Estados Unidos, la administración de Obama levantó las restricciones a la investigación con células madre que se establecieron durante el gobierno de George W. Bush, y en 2009 estuvo disponible el financiamiento público.

1 Las células madre embrionarias humanas (CME) se derivan de un embrión de 5 a 6 días de edad (blastocisto).

2 Las células ME están presentes en las gotas de líquido de este cultivo de células madre.

3 Puede ser posible inducir a las células ME a diferenciarse en cualquiera de los aproximadamente 250 tipos de células del cuerpo humano.

FIGURA 17-5 Células madre embrionarias humanas (CMEH)

Las células madre pluripotentes inducidas (CMPi) pueden reemplazar a células ME

En 2007 y 2008, los científicos de varios laboratorios de investigación fueron capaces de producir **células madre pluripotentes inducidas (CMPi)** mediante la introducción de una serie de **factores de transcripción** clave en ratón maduro y células humanas tales como los fibroblastos y las células de la piel. (Recuerde del capítulo 14 que son factores de transcripción de proteínas de unión al ADN que regulan la transcripción de genes en células eucariotas).

Los factores de transcripción reprogramen el estado de desarrollo de las células maduras por lo que se convirtieron en células embrionarias pluripotentes, pero el mecanismo por el cual se logra esto es en la actualidad desconocido. Los factores de transcripción pueden haber eliminado los grupos metilo de los genes clave que normalmente están desactivados en células adultas, pero activos en las células embrionarias. (Recuerde del capítulo 14 que la herencia epigenética consiste en la desactivación de genes, por ejemplo, por metilación del ADN). Para los genes que están desactivados por metilación, la eliminación de los grupos metilo deberían reactivar los genes.

Los científicos deben aprender más acerca de las células MPi antes de que se puedan utilizar para reemplazar las células madre embrionarias en la investigación. No parece que haya ninguna diferencia entre las células MPi y las células ME. Si éste es el caso, entonces las preocupaciones éticas que hacen que las células ME sean controversiales (analizado en la sección siguiente) puede no importar pronto porque los científicos ya no tendrán que utilizar células ME.

Existen cuestiones éticas relacionadas con la clonación humana

La investigación sobre la clonación continúa alimentando un debate considerando el potencial de clonar humanos y sus implicaciones éticas y religiosas. En los Estados Unidos, se ha establecido la National Bioethics Advisory Commission (Comisión asesora nacional de bioética) para estudiar esta y otras cuestiones. Al considerar estos temas, es importante reconocer que la *clonación* es un amplio término que incluye varios procesos diferentes implicados en la producción biológica de células, tejidos, órganos u organismos.

La **clonación reproductiva humana** tiene como meta producir un recién nacido humano que sea genéticamente idéntico a otro ser humano, por lo común un adulto. Esto podría implicar el implante de un embrión humano producido por un proceso diferente de la fecundación, en el cuerpo de una mujer. Muchos países se oponen a la clonación reproductiva humana.

En cambio, la **clonación terapéutica humana** implicaría la duplicación de células ME humanas o CMPi para estudios científicos o con fines médicos; no se crearía un recién nacido humano. Estas células proporcionarían un suministro de tejidos de reemplazo, como el músculo cardiaco o los tejidos de nervios, en procedimientos médicos revolucionarios.

Mucha gente apoya la investigación de la clonación terapéutica por los beneficios potenciales en la cura de enfermedades. Otras personas manifiestan objeciones éticas o religiosas, en especial si se utilizan células ME.

Repaso

- ¿Qué evidencias sustentan el principio de la equivalencia nuclear?
- ¿Por qué el equipo de Wilmut tuvo éxito en la clonación de mamíferos donde otros fracasaron?
- ¿Qué son las células madre?

17.2 EL CONTROL GENÉTICO DEL DESARROLLO

OBJETIVOS DE APRENDIZAJE

4 Indicar las características de *Drosophila melanogaster*, *Caenorhabditis elegans*, *Mus musculus* y *Arabidopsis thaliana* que los han constituido en organismos modelo valiosos para la genética del desarrollo.

5 Distinguir entre los genes de efecto materno, los genes de segmentación, y los genes homeóticos en *Drosophila*.

6 Explicar la relación entre los factores de transcripción y los genes que controlan el desarrollo de un organismo.

7 Definir *inducción* y *apoptosis*, y dar ejemplos de las funciones que desempeñan en el desarrollo de un organismo.

La biología del desarrollo ha sido un área de investigación importante durante muchos años, y los biólogos han dedicado un tiempo considerable al estudio del desarrollo en animales invertebrados y vertebrados. Al

estudiar los patrones de morfogénesis en diferentes especies, los investigadores han identificado tanto similitudes como diferencias en el plan básico del desarrollo de un organismo desde el cigoto hasta su forma adulta en especies que van del erizo de mar hasta diferentes mamíferos (vea el capítulo 51).

Además de estudios descriptivos, muchos experimentos clásicos han demostrado cómo los grupos de células se diferencian y experimentan la formación de patrones celulares. Los investigadores han ideado elaborados programas informáticos de análisis para detectar mutaciones que les permitan identificar muchos de los genes del desarrollo tanto en plantas como en animales. Luego, utilizan las técnicas de genética molecular y otros métodos sofisticados para determinar cómo funcionan estos genes y cómo interactúan para coordinar los procesos del desarrollo de un organismo.

Una variedad de organismos modelo proporcionan claves sobre los procesos biológicos básicos

En los estudios del control genético del desarrollo, la elección del organismo que se va a usar como modelo experimental es importante. Un organismo modelo es una especie escogida para estudios biológicos porque tiene características que permiten un análisis eficiente de los procesos biológicos. Puesto que la mayoría de los organismos modelo son organismos pequeños con tiempos de generación cortos, se crían y estudian fácilmente bajo condiciones controladas. Por ejemplo, los ratones son un organismo modelo mejor que los canguros.

Una de las aproximaciones más potentes en genética del desarrollo implica aislar organismos modelos mutantes que presentan diferentes características anormales de su desarrollo. No todos los organismos presentan características útiles que permiten a los investigadores aislar y mantener mutantes en el desarrollo para futuros estudios. Los genetistas comprenden tan profundamente la genética de la mosca de la fruta, *Drosophila melanogaster*, que este organismo se ha convertido en uno de los sistemas más importantes para estos estudios. Otros organismos, la levadura *Saccharomyces cerevisiae*; el gusano nematodo, *Caenorhabditis elegans*; el pez cebra, *Danio rerio*; el ratón de laboratorio, *Mus musculus*; y ciertas plantas, incluida *Arabidopsis thaliana*, una pequeña hierba, también se han convertido en importantes modelos para la genética del desarrollo. Cada uno de estos organismos presenta atributos que los hacen especialmente útiles para el estudio de ciertos aspectos del desarrollo (**FIGURA 17-6**).

En la década de 1990, genetistas del desarrollo que trabajaban con *C. elegans* descubrieron una nueva tecnología denominada ARN de interferencia, el cual se ha convertido en una poderosa herramienta para la investigación. Como se analiza en el capítulo 13, el **ARN de interferencia (ARNi)** corresponde a pequeñas moléculas ARN que interfieren en la expresión de genes o en la transcripción de sus ARN. Un modo en el que estas moléculas de ARNi actúan es silenciando la expresión de los genes mediante secuencia de ARN complementarias al ARNm que causan su degradación selectiva, impidiendo su traducción a proteínas. El uso de ARNi permite desactivar la expresión de un gen específico de un organismo durante su desarrollo, deduciéndose así el propósito del gen.

Muchos genes que controlan el desarrollo se han identificado en la mosca de la fruta

La secuencia del genoma de la mosca de la fruta (*Drosophila*), que se completó a finales de 1999, incluye unos 13,600 genes codificantes de proteínas. Al menos 1200 de éstos son esenciales para el desarrollo embrionario.

Dos ventajas tradicionales de la *Drosophila* como organismo para la investigación son la abundancia de alelos mutantes disponibles para su estudio, incluyendo los genes del desarrollo, y la relativa facilidad con la que una nueva mutación se mapea en los cromosomas. El biólogo estadounidense Edward B. Lewis (1918-2004), un genetista pionero del desarrollo, empezó a trabajar con mutantes de la *Drosophila* en la década de 1940. El trabajo del investigador alemán Christiane Nüsslein-Volhard y el estadounidense Eric Wieschaus ampliaron el conocimiento del desarrollo en las moscas de la fruta. Lewis, Nüsslein-Volhard, y Wieschaus compartieron el premio Nobel en Fisiología o Medicina en 1995 por las décadas de esmerada investigación en la genética del desarrollo de la *Drosophila*. Ahora se sabe que muchos de los genes que ellos descubrieron en la mosca de la fruta son importantes en el crecimiento y en el desarrollo de todos los animales.

El ciclo de vida de la *Drosophila* incluye estadios de huevo, larva, pupa y adulto

El desarrollo en la *Drosophila* consiste en varios estadios distintos (**FIGURA 17-7**). Después de que el óvulo es fecundado, se produce un período de embriogénesis durante el cual el cigoto se transforma en una forma sexualmente inmadura conocida como **larva**. Cuando el huevo eclosiona, cada larva experimenta varias mudas (mudas de la cubierta externa, o cutícula). Los períodos entre mudas se llaman estadios. Cada muda resulta en un aumento de tamaño hasta que la larva está lista para convertirse en **pupa**. La formación de la pupa implica una muda y el endurecimiento de la nueva cutícula externa; de manera, que la pupa queda completamente recubierta. El insecto experimenta entonces la **metamorfosis**, un cambio completo en la forma. Durante este tiempo, la mayoría de los tejidos larvarios degeneran y otros tejidos se diferencian para formar las partes del cuerpo de la mosca adulta sexualmente madura (imago).

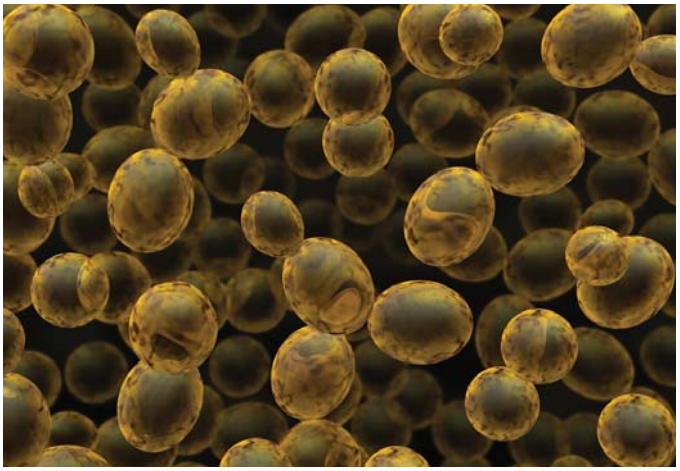
Las larvas tienen una apariencia similar a los gusanos y no se parecen en nada a las moscas adultas. Sin embargo, muy pronto en la embriogénesis del desarrollo larvario, las células precursoras de muchas de las estructuras de los adultos se organizan en estructuras pares relativamente indiferenciadas llamadas **discos imaginales**. El nombre proviene de *imago*, la forma adulta del insecto. Cada disco imaginal ocupa una posición definida en la larva y formará una estructura específica, como un ala o una pata, en el cuerpo adulto (**FIGURA 17-8**). Los discos se forman mientras se completa la embriogénesis y la larva está lista para empezar a alimentarse. En esta etapa del desarrollo, la larva alimenta y nutre las células precursoras que la conducirán a la etapa de mosca adulta, única forma con la capacidad de reproducirse.

La organización de los precursores de las estructuras de la mosca adulta, incluyendo los discos imaginales, está bajo control genético. Hasta ahora se han identificado más de 50 genes que especifican la formación de los discos imaginales, la posición de cada uno en la larva, y su función definitiva en la mosca adulta. Estos genes se identificaron a través de mutaciones que provocaban diferentes efectos, como evitar la formación de ciertos discos imaginales o alterar su estructura o su ubicación final.

Las mutaciones del desarrollo en la *Drosophila* afectan el plan corporal o anatómico

Los científicos han identificado muchas mutaciones del desarrollo en la *Drosophila*. Los investigadores han examinado los efectos en el desarrollo de varias combinaciones y las han estudiado extensamente a nivel molecular. En este análisis se presta una atención especial a las mutaciones que afectan el plan corporal segmentado del organismo, tanto en la larva como en el adulto.

FIGURA 17-6 Organismos modelo en genética del desarrollo ▶



© Knorre/Shutterstock

5 μm

(a) Levadura (*Saccharomyces cerevisiae*) es un organismo modelo para el estudio de la genética del desarrollo en células eucariotas unicelulares, haploides.

© robiar/Dreamstime

(b) El desarrollo de la **mosca de la fruta (*Drosophila melanogaster*)** implica un plan corporal o anatómico antero-posterior que es común a muchos invertebrados y vertebrados.

Sinclair Stammers/Science Photo Library/Photo Researchers, Inc.

0.25 mm

(c) El cuerpo adulto del **nematodo (*Caenorhabditis elegans*)** consiste en sólo 959 células y su transparencia permite a los investigadores hacer un seguimiento del desarrollo de cada célula.

Mark Smith/Photo Researchers, Inc.

(d) Los **peces cebra (*Danio rerio*)** son pequeños (de 2 a 4 cm de largo) y fáciles de criar, constituyendo un organismo ideal para el estudio de las bases genéticas del desarrollo en vertebrados.

J. M. Labat/Photo Researchers, Inc.

(e) El **ratón (*Mus musculus*)** es un organismo modelo para el estudio de la genética del desarrollo, incluida la genética del cáncer, en mamíferos.

Dr. Jeremy Burgess/Photo Researchers, Inc.

(f) La **planta orejas de ratón berros (*Arabidopsis thaliana*)** es una planta pequeña con un genoma pequeño que se utiliza para estudiar el desarrollo de las plantas con flor.

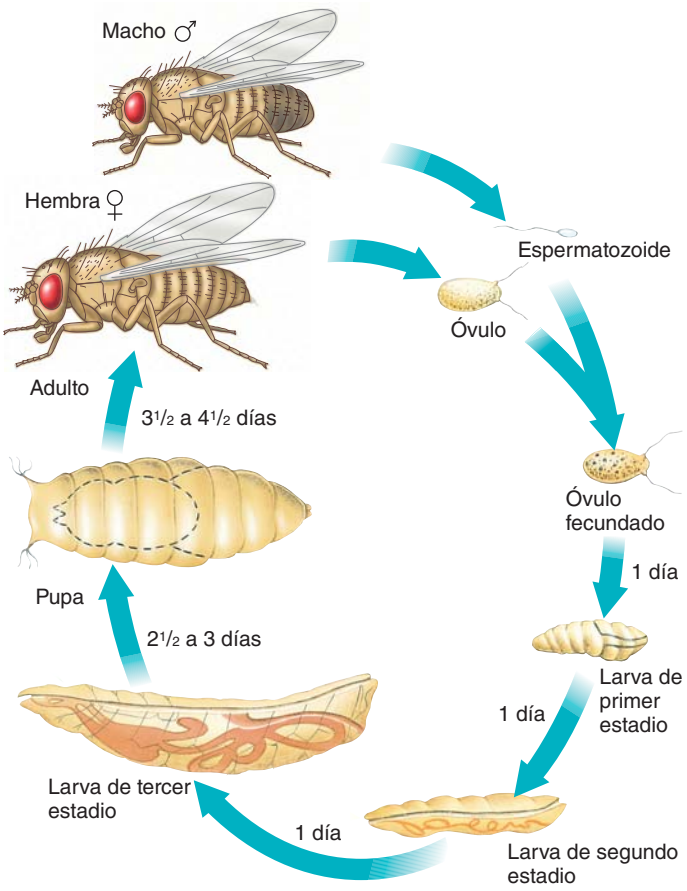


FIGURA 17-7 Ciclo de vida de *Drosophila*

La transformación de mosca de la fruta desde un cigoto hasta una mosca adulta sexualmente madura, implica el paso por varios estadios. Su ciclo de vida es cercano a los 12 días, a 25°C. Las líneas discontinuas en la pupa representan el animal experimentando la metamorfosis.

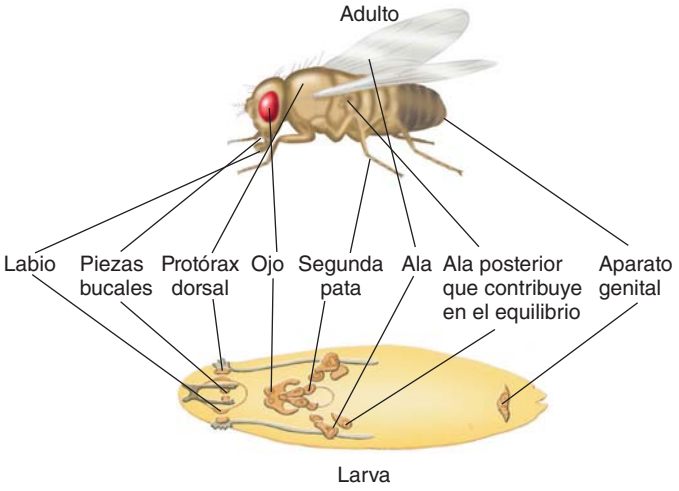


FIGURA 17-8 La localización de los discos imagínales

Cada par de discos imaginales en la larva de *Drosophila* (*parte inferior*) se desarrolla en pares específicos de estructuras en la mosca adulta.

Durante el desarrollo temprano de *Drosophila* hembra la estructura del óvulo se va organizando progresivamente en el ovario. Moléculas de ARNm, junto con las proteínas de la yema y otras moléculas citoplasmáticas provistas por las células maternas que se encuentran alrededor del óvulo, ingresan a su interior. Inmediatamente después de la fecundación, el núcleo del cigoto se divide, empezando una serie de 13 divisiones mitóticas.

Cada división dura sólo 5 o 10 minutos, lo que significa que el ADN de los núcleos se replica constantemente y a una alta velocidad. Durante este tiempo, los núcleos no sintetizan ARN. No se produce la citocinesis, y los núcleos formados durante las primeras siete divisiones permanecen en el centro del embrión hasta que se produce la octava división. En ese momento, la mayoría de los núcleos migra fuera del centro y se localiza en la periferia del embrión. Esto se conoce como el estadio *blastodermo sincitial*, ya que los núcleos no están rodeados por membranas plasmáticas individuales. (Un *sincitio* es una estructura que contiene muchos núcleos situados en un citoplasma común). Subsecuentemente, se forman membranas plasmáticas, y el embrión se conoce como *blastodermo celular*.

Genes de efecto materno Los genes que organizan la estructura del óvulo se llaman **genes de efecto materno**. Estos genes, que provienen de los tejidos maternos que rodean al óvulo, se transcriben para producir moléculas de ARNm que se transportan al interior del óvulo en desarrollo. El análisis de moscas mutantes con genes defectuosos de efecto materno ha revelado que muchos de estos genes están implicados en el establecimiento de la polaridad del embrión, como por ejemplo qué parte del embrión será la cabeza y qué parte será la cola. La polaridad determina qué partes del huevo son dorsales o ventrales y cuáles son anteriores o posteriores (vea el capítulo 30); así, estos genes se conocen como genes de polaridad del huevo.

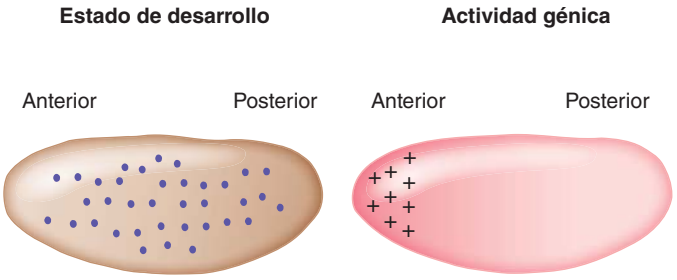
La **FIGURA 17-9a** ilustra los gradientes de concentración en el embrión temprano de dos moléculas de ARNm maternas específicas. Estos ARNm transcritos a partir de algunos de los genes de efecto materno se identifican por su capacidad de hibridar con sondas de ADN radiactivas derivadas de genes clonados (se analiza en el capítulo 15). De modo alternativo, los investigadores utilizan anticuerpos marcados fluorescentemente (como en la fotografía de apertura del capítulo) que se unen a productos proteínicos específicos de los genes de efecto materno. Estos gradientes de proteínas organizan el patrón temprano del desarrollo en el embrión, determinando las regiones anterior y posterior.

Una combinación de gradientes de proteínas puede proporcionar una información posicional que especifica el destino, es decir, la ruta de desarrollo, de cada núcleo en el embrión. Por ejemplo, mutaciones en ciertos genes de efecto materno causan la ausencia de señales específicas, lo que resulta en un embrión con dos cabezas o dos extremos posteriores.

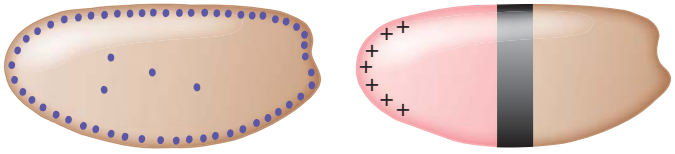
En muchos casos, la inyección de ARNm materno normal en el embrión mutante revierte el fenotipo asociado con la mutación del gen de efecto materno determinado. La mosca subsecuentemente crece de forma normal, lo que indica que el producto del gen sólo se necesita durante un corto tiempo en los estadios más tempranos del desarrollo.

Genes de segmentación o cigóticos Conforme los núcleos empiezan a migrar a la periferia del embrión, los **genes de segmentación** en estos núcleos empiezan a producir ARNm embrionarios. Hasta ahora, los genetistas han identificado al menos 24 genes de segmentación que son responsables de generar un patrón repetitivo de segmentos corporales dentro del embrión y la mosca adulta. De acuerdo con estudios de fenotipos imitantes, los investigadores agrupan los genes de segmentación en tres clases, genes gap, genes de la regla par y genes de la polaridad de los segmentos.

Los **genes gap** son el primer conjunto de genes de segmentación en actuar. Estos genes interpretan la información materna anteroposterior



(a) A las 1.25 horas después de la fecundación, el embrión consiste en un citoplasma común con cerca de 128 núcleos (*círculos morados*). Los genes de efecto materno dividen el embrión en las secciones anterior y posterior. Las cruces en la región anterior representan moléculas de ARNm transcritas a partir de un gen de efecto materno. El sombreado rosa representa una molécula de ARNm materno diferente que está más concentrada en la región anterior.



(b) A las 2 horas después de la fecundación, unos 1500 núcleos han migrado a la periferia del embrión y han empezado a producir sus propias moléculas de ARNm. Los genes gap dividen el embrión en las secciones anterior, media y posterior. El ARN materno (*que se muestra en rosa*) se transcribe ahora a partir de los genes de segmentación (*cruces*) de los núcleos de la región anterior. El ARNm de otro gen gap se transcribe en la parte media del embrión (*región negra*).

FIGURA 17-9 Desarrollo temprano en *Drosophila*

Las secciones longitudinales a la izquierda muestran dos estadios tempranos del desarrollo del embrión de la *Drosophila*. El par de secciones a la derecha corresponde a los patrones simplificados de la actividad génica en cada estadio. (Adaptada de M. E. Akam, "The Molecular Basis for Metameric Pattern in the Drosophila Embryo", *Development*, Vol. 101, 1987).

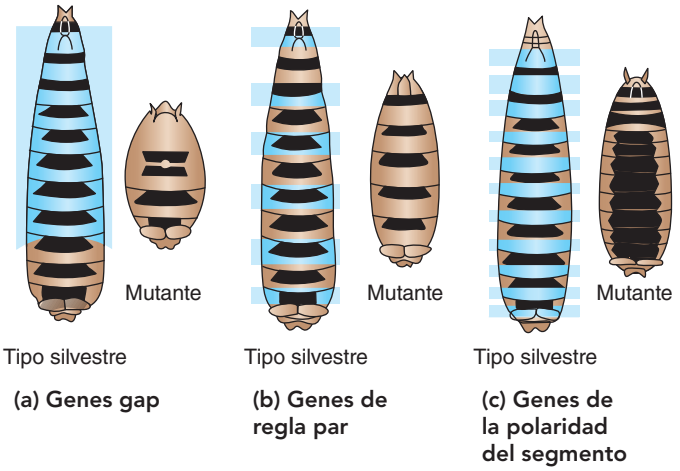


FIGURA 17-10 Comparación de mutaciones en genes de segmentación de *Drosophila*

Los genes gap, genes de regla par, y genes de polaridad de los segmentos controlan el patrón de segmentos corporales en un embrión de *Drosophila*. Las bandas azules marcan las regiones en las que los productos proteínicos de estos genes se expresan normalmente en los embriones silvestres. Estas mismas regiones están ausentes en los embriones en los que el gen es mutado, es decir, el mutante carece de las partes pintadas de azul. El fenotipo resultante es característico de la clase a la que pertenece el gen. (Adaptada de C. Nusslein-Volhard y E. Wieschaus, "Mutations Affecting Segment Number and Polarity in Drosophila", *Nature*, Vol. 287, 1980).

en el huevo e inician la organización del cuerpo en las regiones anterior, media y posterior (**FIGURA 17-9b**). Una mutación de uno de los genes gap normalmente causa la ausencia de uno o más segmentos corporales en el embrión (**FIGURA 17-10a**).

Las otras dos clases de genes de segmentación no actúan sobre pequeños grupos de segmentos corporales, sino que afectan a todos los segmentos. Las mutaciones en los **genes de la regla par** suprimen cada uno de los otros segmentos, produciendo una larva con la mitad de segmentos (**FIGURA 17-10b**). Las mutaciones en los **genes de polaridad de los segmentos** producen segmentos a los que les falta una parte y la parte restante está duplicada en una imagen especular (**FIGURA 17-10c**). En la **TABLA 17-1** se resumen los efectos de las diferentes clases de mutantes.

Cada gen de segmentación en el embrión presenta una actividad máxima en un momento y lugar determinado.. El patrón de expresión ob-

TABLA 17-1 Clases de genes implicados en la formación del plan corporal segmentado de la *Drosophila*

Clases de genes	Lugar de la actividad génica	Funciones de los genes
Genes de efecto materno	Tejidos maternos alrededor del óvulo	Inician el desarrollo de las regiones anterior y posterior del embrión y regulan la expresión de los genes de segmentación
Genes de segmentación		
Genes gap	Embrión	Dividen al embrión en regiones anchas e influyen en la actividad de los genes de regla par
Genes de la regla par	Embrión	Dividen al embrión en dos secciones, cada una contiene aproximadamente dos segmentos de ancho. También influyen en la actividad de los genes de la polaridad de los segmentos.
Genes de la polaridad de los segmentos	Embrión	Define todos los segmentos del cuerpo, y divide cada segmento en las partes anterior y posterior
Genes homeóticos	Embrión	Controlan la identidad de los segmentos; la expresión del gen homeótico se controla por genes de segmentación

servado en los genes de efecto materno y en los genes de segmentación indica que una serie progresiva de eventos en el desarrollo determinan qué células están destinadas a formar las estructuras del organismo adulto. En primer lugar, los genes de efecto materno forman gradientes de morfógenos en el cigoto, que determinan el eje anteroposterior (de la cabeza a la cola) y las regiones dorsal y ventral del embrión. Un **morfógeno** es una sustancia química que afecta la diferenciación de las células y tejidos, así como la forma del organismo. Los gradientes de morfógenos son señales que ayudan a las células a determinar su localización dentro del embrión y promueven su eventual diferenciación en tejidos y órganos especializados.

Después, los genes de segmentación responden a los morfógenos en cada localización para regular la producción de segmentos desde la cabeza hasta la región posterior. Dentro de cada segmento, otros genes se activan entonces para especificar qué parte del cuerpo se formará en cada segmento. La posición de cada célula se especifica aún más con base en una "dirección" específica designada por la combinación de las actividades de genes reguladores.

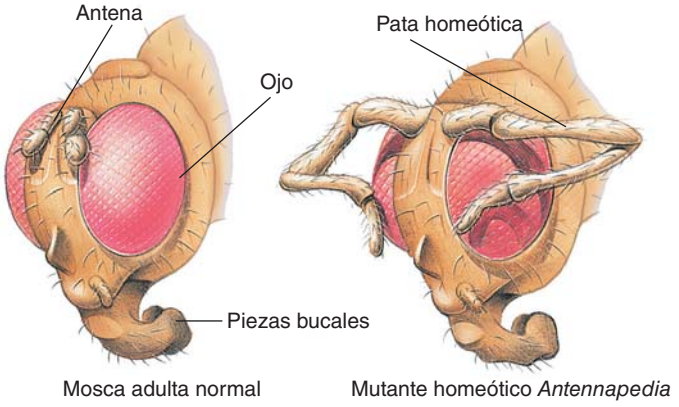
Los genes de segmentación actúan de forma secuencial, primero los genes gap, después los genes de la regla par y, finalmente, los genes de la polaridad del segmento. Además, los genes de los tres grupos interactúan entre sí. Cada vez que actúa un nuevo grupo de genes, las células para ese grupo se van determinando más en su desarrollo. Conforme crece el embrión, cada región se subdivide progresivamente en regiones más pequeñas.

La mayoría de los genes de segmentación codifican factores de transcripción. Por ejemplo, algunos genes de segmentación codifican estructuras llamadas "dedos de zinc", un tipo de proteína reguladora que se une al ADN (vea la figura 14-12b para repasar dedos de zinc). Los *genes homeóticos*, que se analizan a continuación, codifican también factores de transcripción. El hecho de que muchos de los genes implicados en el control de los procesos del desarrollo codifiquen factores transcripcionales indica que estas proteínas actúan como interruptores genéticos que regulan la expresión de otros genes.

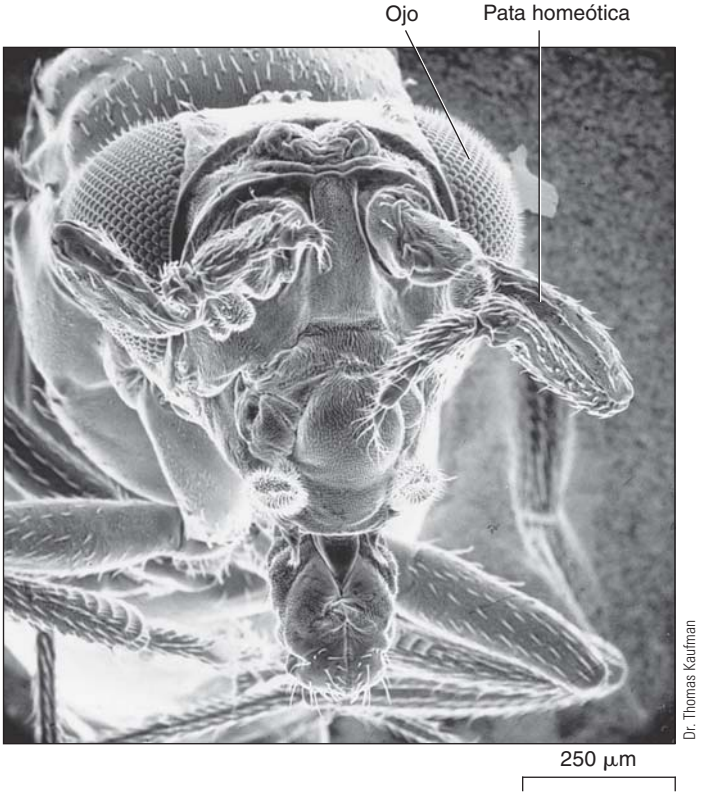
Una vez que los investigadores han identificado una proteína que funciona como factor transcripcional, pueden purificarla para establecer la secuencia de ADN específica a las que se unen. Este método ha sido cada vez más útil para la identificación de segmentos adicionales en las rutas reguladoras que están implicadas en diferentes etapas del desarrollo. Los factores de transcripción también desempeñan un papel en el cáncer (que se analiza posteriormente en el capítulo).

Genes homeóticos Después de que los genes de segmentación han establecido el patrón básico de segmentos en el cuerpo de la mosca, los **genes homeóticos** especifican el plan de desarrollo para cada segmento. Las mutaciones en los genes homeóticos causan que una parte del cuerpo sea sustituida por otra y por lo tanto producen algunos cambios peculiares en el adulto. Un ejemplo importante es el de la mosca mutante *Antennapedia*, que tiene patas que crecen en la cabeza donde estarían normalmente las antenas (**FIGURA 17-11**).

Los genes homeóticos en *Drosophila* fueron identificados originalmente por los fenotipos alterados producidos por alelos mutantes. Cuando los genetistas analizaron las secuencias de ADN de varios genes homeóticos, descubrieron una corta secuencia de ADN de aproxima-



(a) La cabeza de una mosca normal y una mosca con la mutación *Antennapedia*.



(b) MEB de la cabeza de una mosca con una mutación *Antennapedia*.

FIGURA 17-11 Locus *Antennapedia*

Las mutaciones *Antennapedia* causan transformaciones homeóticas en *Drosophila* en las que las patas o parte de las patas reemplazan las antenas.

damente 180 pares de bases, que caracteriza muchos genes homeóticos así como algunos otros genes que desempeñan una función en el desarrollo. Esta secuencia de ADN se denomina **caja homeótica**. Cada caja homeótica codifica una región proteínica funcional llamada **homeodominio**, que consiste en 60 aminoácidos que forman cuatro hélices α. Una de ellas sirve como hélice de reconocimiento que se une a secuencias de ADN específicas, afectando de este modo a la transcripción. Por lo tanto, los productos de los genes homeóticos, así como los genes de segmentación que actúan antes, son factores de transcripción. En efecto, algunos genes de segmentación contienen también cajas homeóticas.

El estudio de los **genes *Hox***, grupos de genes con cajas homeóticas que se disponen en el mismo orden en el que se expresan a lo largo del eje anteroposterior del cuerpo durante el desarrollo, proporcionan claves sobre las relaciones evolutivas. Los genes *Hox* se descubrieron inicialmente en *Drosophila*, en la que se organizan en el cromosoma en dos grupos adyacentes: el *complejo Antennapedia* y el *complejo bithorax*. Conforme los genes *Hox* se han identificado en otros animales, incluyendo otros artrópodos, anemonas, anélidos (gusanos segmentados), nematodos, y vertebrados, los investigadores han encontrado que estos genes también se encuentran agrupados y que su organización es notablemente similar a la de *Drosophila*.

En la **FIGURA 17-12** se compara la organización de los grupos de genes *Hox* de la mosca de la fruta con los del ratón. Los genes *Hox* de la mosca de la fruta y del ratón se localizan en el mismo orden a lo largo del cromosoma. Además, el orden lineal de los genes en el cromosoma corresponde al control de las regiones corporales del animal, desde la región anterior hasta la posterior del cuerpo. Esta organización aparentemente refleja la necesidad de que estos genes se transcriban en una secuencia temporal específica.

La *Drosophila* sólo tiene un complejo *Antennapedia-bithorax*. Sin embargo, los ratones, seres humanos y muchos otros vertebrados tienen cuatro grupos similares de genes *Hox*, cada uno localizado en un cromosoma diferente. Estos complejos probablemente surgieron por duplicación génica. El hecho de que estén presentes copias extra de estos genes ayuda a explicar por qué raramente se observan mutaciones causantes de transformaciones similares a las homeóticas en los animales vertebrados. No se ha observado, por ejemplo, un ojo en el lugar donde debería estar una pierna en un ratón. Sin embargo, un tipo particular de mutación *Hox* que se ha descrito tanto en ratones como en humanos causa anomalías en las extremidades y los genitales. La implicación de los genitales proporciona una explicación más de la rareza de estos alelos mutantes, ya que los individuos afectados muy raramente se reproducen.

El hecho de que los controles del desarrollo sean muy similares en organismos tan diversos como los insectos, los nematodos, y los vertebrados (incluyendo los seres humanos) indica que el mecanismo básico evolucionó muy pronto y ha sido altamente conservado en todos los animales con un eje anteroposterior, incluso en aquellos que no son segmentados. Claramente, una vez que evolucionó un mecanismo exitoso en la regulación de grupos de genes y en la integración de sus actividades, éste se retuvo, aunque en apariencia se ha modificado para proporcionar alteraciones en el plan corporal.

El descubrimiento de genes similares a los genes con cajas homeóticas en las plantas sugiere que estos genes se originaron tempranamente durante la evolución eucariota. Con base en investigaciones adicionales, se espera construir un modelo general de cómo están controlados los rudimentos de la morfogénesis en todos los eucariotas multicelulares. Estos sistemas de genes maestros que regulan el desarrollo son una rica fuente de "fósiles moleculares" que están aportando luz a la historia evolutiva de un modo nuevo y excitante. Este tipo de estudios ha conducido a una síntesis entre biología evolutiva y del desarrollo que se conoce como **Evo Devo**.

PUNTO CLAVE Los genes *Hox* se organizan en el cromosoma en el mismo orden en el que se expresan a lo largo del eje anteroposterior del embrión.

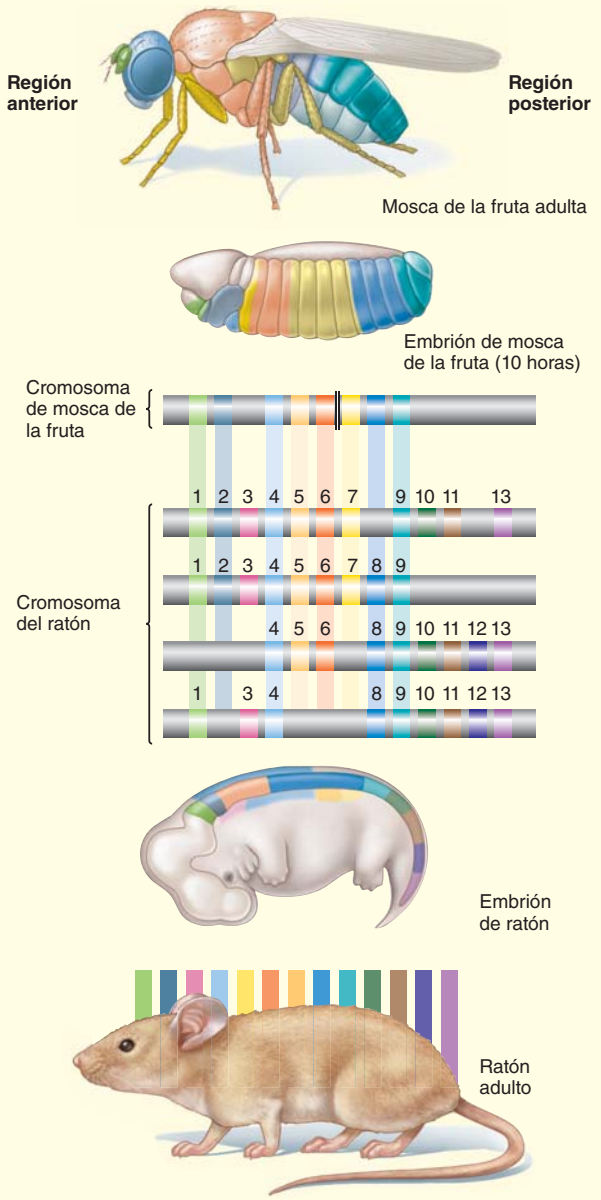


FIGURA 17-12 Grupos de genes *Hox*
Los grupos de genes *Hox* se encuentran en todos los grupos de animales excepto en las esponjas. Observe que en cada organismo, la secuencia lineal de este desarrollo de genes (*bandas codificadas por color*) en el (los) cromosoma(s) refleja su orden espacial de expresión en el embrión.

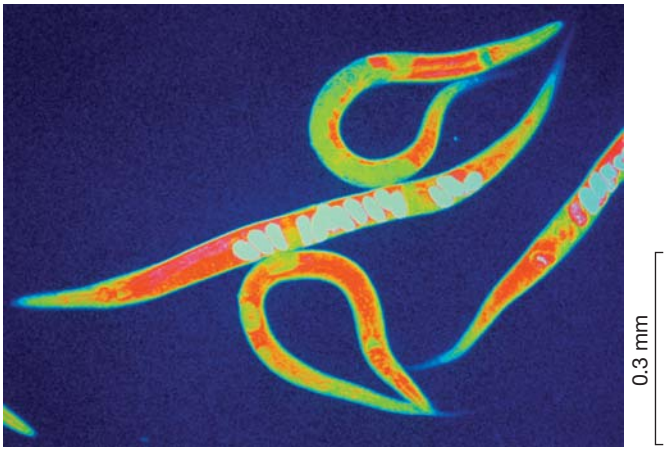
Caenorhabditis elegans tiene un patrón de desarrollo relativamente rígido

El gusano nematodo *C. elegans* es un organismo modelo ideal porque su sistema de control genético del desarrollo es relativamente fácil de estudiar. Sydney Brenner, un genetista molecular británico, empezó a estudiar el desenvolvimiento molecular en este animal en la Universidad de Cam-

bridge en la década de 1960. Él seleccionó *C. elegans* porque es pequeño, tiene un ciclo de vida corto (por lo común alrededor de 3 semanas), y está genéticamente bien caracterizado. Consistente en unos 19,700 genes codificantes de proteínas, fue el primer genoma animal secuenciado. En la actualidad, *C. elegans* es una herramienta importante para responder a cuestiones básicas acerca del desarrollo de células individuales dentro de organismos pluricelulares.

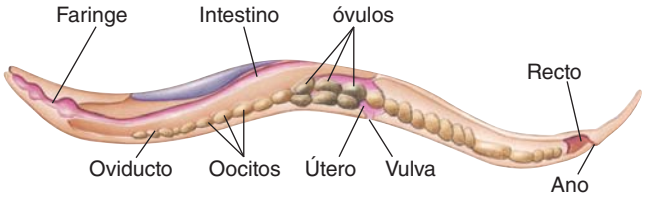
Cuando es adulto, *C. elegans* mide tan sólo 1.5 mm de largo y contiene sólo 959 células somáticas (**FIGURA 17-13**). Los individuos pueden ser machos o **hermafroditas** (organismos con ambos sexos en el mismo individuo). Los *C. elegans* hermafroditas pueden autofecundarse, lo que hace fácil la obtención de descendencia homocigótica para mutaciones recesivas recién inducidas. La disponibilidad de machos que pueden reproducirse sexualmente con los hermafroditas, también hace posible realizar cruzamientos genéticos.

Puesto que el cuerpo del gusano es transparente, los investigadores pueden seguir literalmente la evolución de cada una de sus células somáticas utilizando un microscopio de interferencia diferencial de Nomarski, que proporciona contraste en especímenes transparentes. Como resultado de los esfuerzos de diversos equipos de investigación, se ha determinado el linaje de cada célula somática en el adulto. Estos estudios han mostrado que el nematodo tiene un patrón de desenvolvimiento rígido, o fijo. Después de la fecundación, el huevo experimenta repetidas divisiones, produciendo unas 550 células que constituyen la pequeña larva sexualmente inmadura. Después de que la larva sale del huevo, se producen nuevas divisiones celulares que lo conducen al gusano adulto.



James King-Holmes/Photo Researchers, Inc.

(a) Micrografía óptica de escáner con falso color del nematodo hermafrodita adulto. Las estructuras ovales son huevos.



(b) Estructuras en el adulto hermafrodita. No se muestran las estructuras productoras de espermatozoides.

FIGURA 17-13 ***Caenorhabditis elegans***

Este organismo transparente tiene un número fijo de células somáticas. (Inciso **b** adaptada de la figura 22-6a en V. Walbot y N. Holder, *Developmental Biology*. © 1987. Utilizada con el permiso de las compañías McGraw-Hill).

El linaje de cada célula somática en el adulto se puede trazar desde una única célula hasta un grupo pequeño de **células fundadoras**, que se forman en el desarrollo temprano (**FIGURA 17-14a**). Si se destruye o se quita una célula fundadora particular, faltarán las estructuras adultas que se desarrollarían normalmente a partir de esta célula. Este rígido patrón del desarrollo, en el que el destino de las células se restringe prontamente, se denomina **desarrollo en mosaico**. Cada célula tiene un destino específico en el embrión, al igual que cada baldosa en el diseño de un mosaico forma parte del patrón.

Los científicos plantearon inicialmente la hipótesis de que cada sistema de órganos de *C. elegans* podría derivar de una única célula fundadora. Sin embargo, el análisis detallado de los linajes celulares reveló que muchas de las estructuras halladas en el adulto, como el sistema nervioso y la musculatura, derivan en realidad de más de una célula fundadora (**FIGURA 17-14b**). Se han identificado unos pocos linajes en los que una célula nerviosa y una célula muscular derivan de la división de una única célula.

Un investigador que utilice rayos láser microscópicos suficientemente pequeños como para destruir células individuales puede determinar la influencia que tiene una célula en el crecimiento de una célula vecina. Consistentemente con el rígido patrón de los linajes celulares, la destrucción de una célula individual en *C. elegans* resulta, en la mayoría de casos, en la ausencia de todas las estructuras derivadas de esta célula pero con una diferenciación normal de todas las células somáticas vecinas. Esta observación sugiere que el desenvolvimiento de cada célula está regulado mediante su propio programa interno.

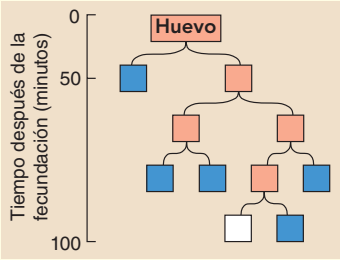
Sin embargo, el patrón de desarrollo de *C. elegans* no es completamente en mosaico. En algunos casos, la diferenciación celular está influenciada por interacciones con células vecinas específicas, un fenómeno conocido como **inducción**. Un ejemplo es la formación de la vulva, la estructura reproductiva a través de la cual se ponen los huevos. Una única célula que no se divide, llamada *célula ancla,* es parte del ovario, la estructura en la que las células de la línea germinal sufren meiosis para producir los huevos. La célula ancla se une al ovario y a un punto de la superficie externa del animal, induciendo la formación de un conducto a través del cual los huevos salen al exterior. Cuando está presente, la célula ancla induce a las células de la superficie para que formen la vulva y su abertura. Sin embargo, si la célula ancla se destruye con un rayo láser no se forma la vulva, y las células que normalmente formarían la vulva permanecen como células de la superficie (**FIGURA 17-15**).

El análisis de las mutaciones del gusano ha contribuido al conocimiento de las interacciones inductivas. Por ejemplo, varios tipos de mutaciones causan la formación de más de una vulva. En estos animales mutantes, se forman múltiples vulvas incluso si se destruye la célula ancla. Es decir, las células mutantes no necesitan una señal inductiva de la célula ancla para formar una vulva. Evidentemente en estos mutantes el gen o genes responsables de la formación de la vulva son constitutivos. El caso contrario, también se conocen mutantes que carecen de vulva. En algunos de éstos, las células que normalmente formarían la vulva en apariencia no responden a la señal inductora de la célula ancla.

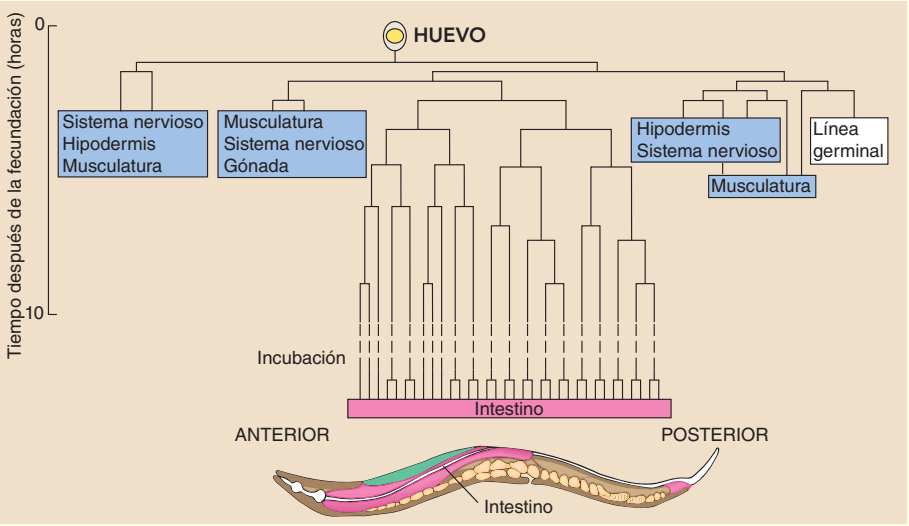
C. elegans es un sistema modelo para estudiar la apoptosis

Durante el desenvolvimiento normal de *C. elegans*, hay momentos en los que el destino de las células es morir poco después de producirse. La **apoptosis**, o muerte celular programada, se ha observado en una amplia variedad de organismos, tanto en plantas como en animales. Por ejemplo, la mano humana se forma como una estructura palmípeda, pero los dedos se individualizan cuando las células entre los dedos experimentan

PUNTO CLAVE El gusano nematodo C. elegans tiene un patrón fijo de desarrollo en el cual el destino de cada célula adulta puede rastrearse a partir de una de las varias células fundadoras en el embrión.



(a) Todas las células somáticas de C. elegans se derivan de cinco células somáticas fundadoras (*que se muestran en azul*) producidas durante las primeras divisiones del embrión. La célula que se muestra en blanco da lugar a las células de la línea germinal.



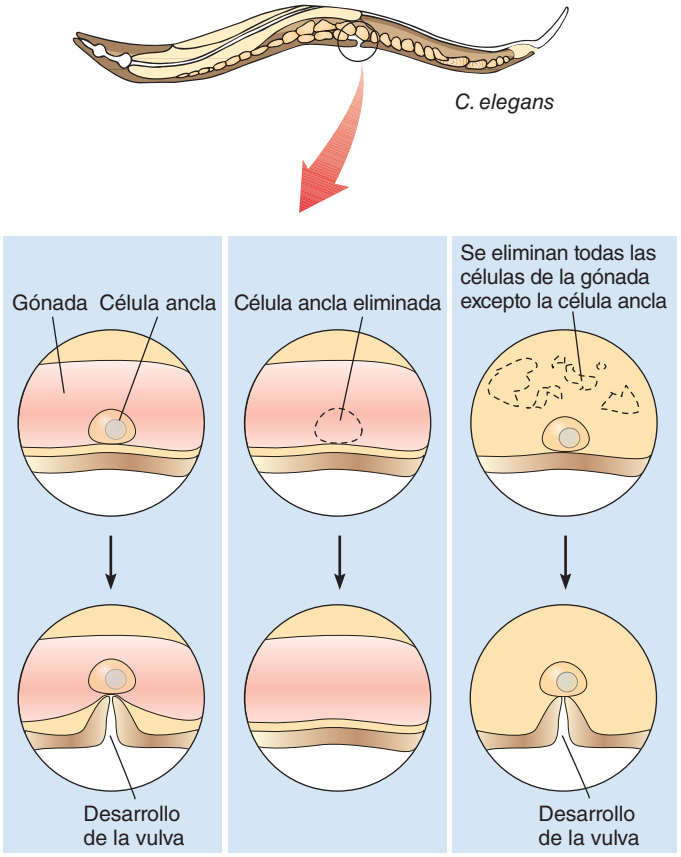
(b) El sistema nervioso, hipodermis, y musculatura derivan de varias células fundadoras. Este mapa de linajes traza el desarrollo de las células que forman el intestino. Las líneas discontinuas representan muchas divisiones celulares de un linaje particular.

FIGURA 17-14 Linajes de celulas de *Caenorhabditis elegans*

apoptosis. En *C. elegans*, como en otros organismos, la apoptosis está bajo el control genético. Los embriones del gusano experimentan mitosis para producir un total de 1090 células, pero 131 de estas experimentan apoptosis durante el desarrollo, lo que resulta en gusanos adultos con 959 células.

En 1986, el genetista molecular estadounidense Robert Horvitz descubrió varios gusanos mutantes que estaban defectuosos en algún aspecto relacionado con la apoptosis. Las mutaciones y los genes responsables de ellas se caracterizaron a nivel molecular. Por ejemplo, uno de los genes codifica una proteína que regula la producción por parte de la mitocondria de moléculas que activan la apoptosis (ahora se sabe que la mitocondria desempeña una función importante en la apoptosis en animales que van desde el *C. elegans* hasta los humanos). Se identificaron otros genes que codifican una familia de proteínas conocidas como **caspasas**, enzimas proteolíticas activas en las etapas iniciales de la apoptosis. Subsecuentemente se identificaron genes homólogos en otros organismos, incluyendo humanos; algunos de estos loci codifican también caspasas en mamíferos. Los eventos moleculares que inducen la apoptosis son todavía un área de intenso interés de investigación, y cuyos resultados aclararán considerablemente los procesos generales de envejecimiento celular y cáncer.

Robert Horvitz y los científicos británicos Sydney Brenner y John Sulston compartieron el premio Nobel en Fisiología o Medicina en 2002 por su trabajo en la regulación genética del desarrollo de los órganos y la apoptosis en *C. elegans*. Sulston fue uno de los estudiantes de Brenner.



(a) Desarrollo normal de la vulva **(b)** No se desarrolla la vulva **(c)** Desarrollo normal de la vulva

FIGURA 17-15 Inducción ▶
Una única célula ancla induce a las células vecinas para formar la vulva en *C. elegans*. Este diagrama muestra cómo la destrucción por láser de células influye en las células vecinas.

Él trazó el linaje de cómo un único cigoto da lugar a las 959 células del nematodo adulto y también observó que algunas células mueren durante el desarrollo normal. Continuando el trabajo de Sulston en la apoptosis, Horvitz, como ya se mencionó, fue el primero en descubrir genes implicados en la apoptosis.

El ratón es un modelo para el desarrollo en mamíferos

Los embriones de mamíferos se desarrollan de modos marcadamente diferentes de los embriones de *Drosophila* y *C. elegans*. El ratón de laboratorio, *Mus musculus*, es el ejemplo mejor estudiado del desarrollo en mamíferos. Los investigadores han identificado numerosos genes que afectan el desarrollo del ratón. La secuencia del genoma del ratón, publicada en 2002, contiene de 27,000 a 30,000 genes, un número similar al de los genes codificantes de proteínas en el genoma humano. Así mismo, el 99% de los genes en el ratón tiene su equivalente o contraparte en los seres humanos.

El desarrollo temprano en el ratón y en otros mamíferos es similar en muchos aspectos al desarrollo humano. Durante el período de desarrollo temprano, el embrión se encuentra libre en el tracto reproductor de la hembra. Éste, entonces se implanta en la pared del útero, después de lo cual la madre se encarga de sus requerimientos nutricionales y respiratorios. En consecuencia, los óvulos de los mamíferos son muy pequeños y contienen poca cantidad de reservas de alimentos. Casi toda la investigación en el desarrollo del ratón se ha concentrado en los estadios que conducen a la implantación, porque en estos estadios el embrión se encuentra libre y puede manipularse experimentalmente. Durante este período, se producen los compromisos del desarrollo que tendrán un efecto significativo en la futura organización del embrión.

Después de la fecundación, una serie de divisiones celulares conducen a un grupo de células holgadamente empaquetadas. La investigación ha mostrado que todas las células son equivalentes, en el embrión muy temprano. Por ejemplo, en el estadio de dos células de la embriogénesis del ratón, si los investigadores destruyen una célula e implantan la célula restante en el útero de una madre sustituta, normalmente se manifiesta un ratón normal.

Por el contrario, si dos embriones en el estadio del desarrollo de ocho células se fusionan y se implantan en una madre sustituta, se manifiesta un ratón de un tamaño normal (**FIGURA 17-16**). Usando dos embriones con características genéticas diferentes, como el color del pelaje, los investigadores demostraron que el ratón resultante tiene cuatro progenitores. Estos ratones quimera tienen un pelaje con zonas de diferentes colores derivadas de grupos de células genéticamente distintas. Una **quimera** es un organismo que contiene dos o más tipos de células genéticamente diferentes que provienen de distintos cigotos. (El término se deriva del nombre de una bestia mítica que se decía que tenía la cabeza de un león, el cuerpo de una cabra, y una cola como una serpiente). Las quimeras permiten a los investigadores usar células marcadas genéticamente para trazar los destinos de ciertas células durante el desarrollo.

Las respuestas de los embriones de ratón a estas manipulaciones contrasta con la naturaleza en mosaico o predeterminada del desarrollo inicial en *C. elegans*, en el que la destrucción de una de las células fundadoras resulta en la pérdida de una parte muy significativa del embrión. Por esta razón, los biólogos dicen que el ratón presenta un gran **desarrollo regulativo**, el embrión temprano actúa como un todo autorregulador que acomoda partes faltantes o sobrantes.

Los ratones transgénicos se utilizan en estudios de regulación del desarrollo

En los experimentos de transformación, se incorpora ADN exógeno en los cromosomas de un óvulo de ratón fecundado, para observar su expresión (**FIGURA 17-17**). (También vea la figura 15-14 para un ejemplo de un ratón transgénico). Los ratones transgénicos resultantes proporcionan

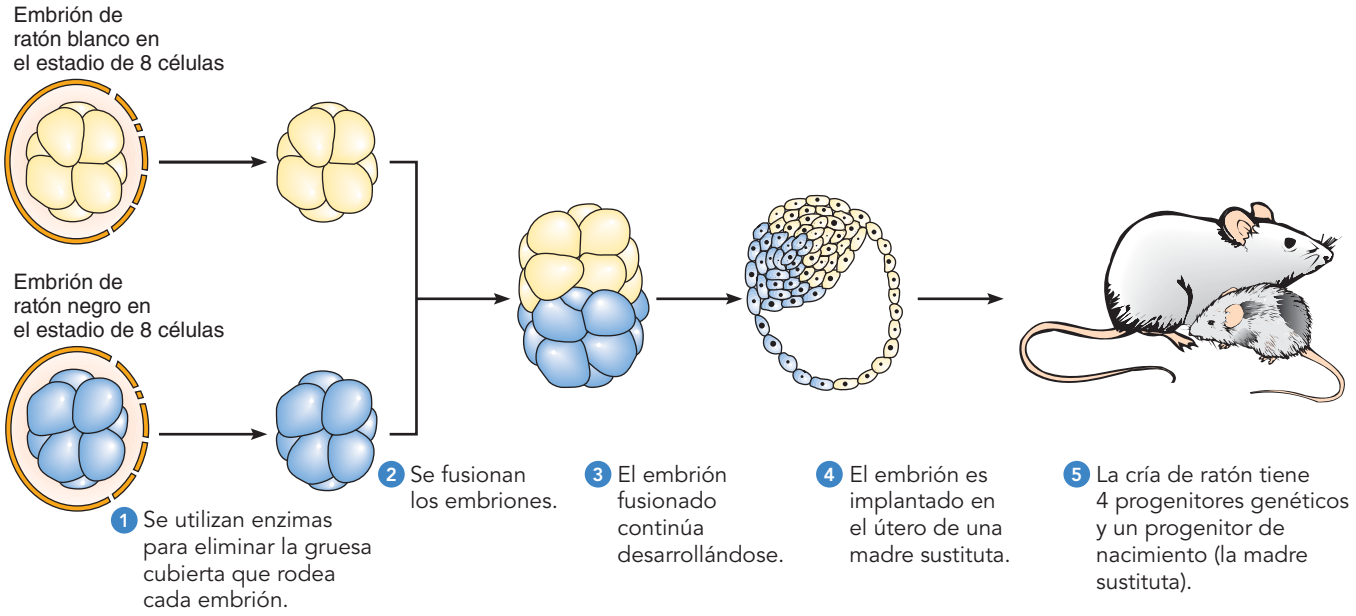


FIGURA 17-16 Ratones quimera

Los investigadores retiran embriones de hembras de dos cepas diferentes y combinan las células in vitro. El embrión agregado resultante continúa creciendo y se implanta en el útero de una madre sustituta. La descendencia tiene cuatro progenitores genéticos diferentes. Aunque la madre sustituta es la madre que da a luz, no está relacionada genéticamente con la cría.

claves de cómo se activan los genes durante el desarrollo. Los científicos pueden identificar un *transgén* (un gen ajeno) que se ha introducido en un ratón y determinar si es activo, mediante el marcaje de dicho gen por varios métodos. Algunas veces se utiliza un gen similar de una especie distinta; su proteína se diferencia de la proteína del ratón mediante anticuerpos específicos.

También es posible construir un gen híbrido consistente de los elementos reguladores de un gen de ratón y parte de otro gen de otra especie que codifica una proteína "informadora". Por ejemplo, la proteína informadora podría ser una enzima que normalmente no se encuentra en los ratones. Estos estudios han sido importantes para mostrar qué secuencias de ADN en un gen homeótico de ratón determinan el lugar del embrión donde se expresará.

Muchos genes controlados por el desarrollo, introducidos en los ratones, han aportado una información importante sobre la regulación génica. Cuando los investigadores introducen genes de otras especies como los seres humanos o las ratas, en ratones, controlados por el desarrollo, los genes se regulan del mismo modo en que normalmente lo harían en el organismo donador. Cuando se introducen en el ratón, por ejemplo, los genes humanos que codifican la insulina, la globina, y la cristalina, que se expresan en forma normal en las células del páncreas, la sangre, y los ojos, respectivamente, se expresan sólo en estos mismos tejidos en el ratón. El hecho de que estos genes se expresen de manera correcta en los tejidos apropiados indica que las señales para la expresión génica específica de tejido están muy conservadas a lo largo de la evolución. La información sobre la regulación de genes que controlan el desarrollo en un organismo puede tener aplicaciones muy valiosas en otros organismos, incluso en los seres humanos.

MÉTODO DE INVESTIGACIÓN

¿Por qué se utiliza? Este método se utiliza para establecer una línea transgénica de ratones que contienen los genes con características útiles para la investigación científica y médica.

¿Cómo se hace esto?

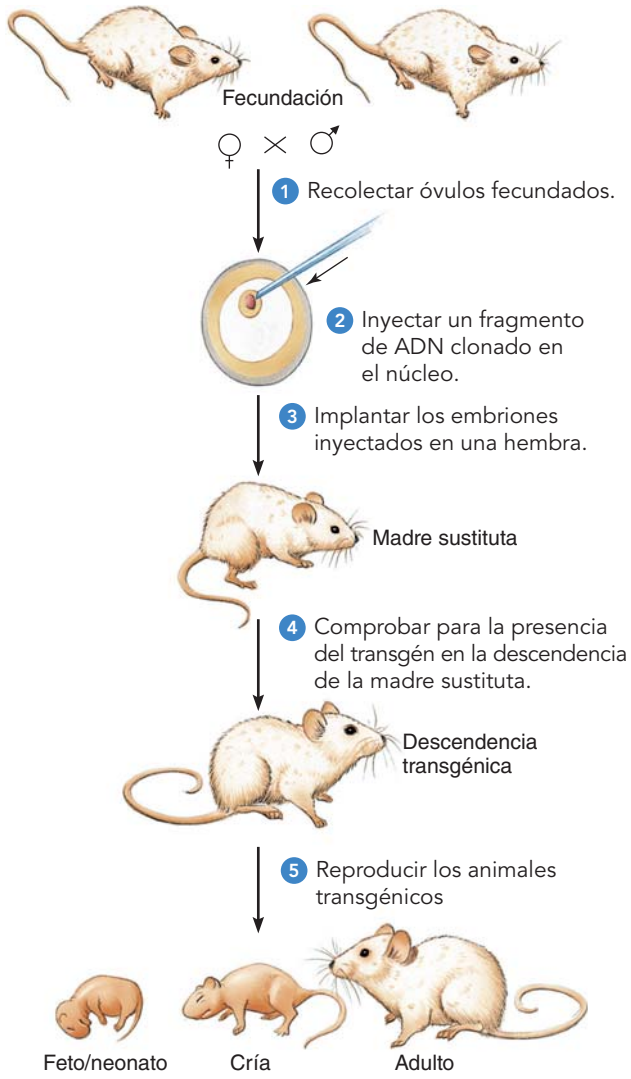


FIGURA 17-17 Producción de ratones transgénicos

Los ratones y otros organismos modelo están proporcionando claves sobre el proceso del envejecimiento

El **envejecimiento**, que se define como una decadencia progresiva en el funcionamiento de varias partes del cuerpo, es un campo importante de la biología del desarrollo. El estudio del envejecimiento tiene un gran potencial práctico porque las enfermedades relacionadas con la edad representan uno de los mayores retos de la investigación biomédica actual. Los científicos han demostrado que muchos factores ambientales influyen en el envejecimiento. Por ejemplo, la restricción severa de calorías en roedores y otros mamíferos retrasa el envejecimiento. Sin embargo, aún no se entiende bien cómo el genoma humano interacciona con el ambiente celular durante el proceso de envejecimiento.

Los investigadores que trabajan con organismos modelos, como *Drosophila* y *C. elegans*, han encontrado que más de 1000 genes codificantes de proteínas, cuando se mutan, extienden la duración de la vida del organismo en varios grados. En el gusano nematodo *C. elegans*, la mayoría de los genes del envejecimiento están bajo el control de tres genes (ELT-3, ELT-5 y ELT-6), todos de los cuales codifican para factores de transcripción.

Muchos de los genes que retrasan el envejecimiento en organismos tan diversos como las levaduras, nematodos, y mamíferos están asociados con las células que dan respuestas a nutrientes. Se sabe que las restricciones dietéticas prolongan la longevidad de muchos organismos, desde las levaduras hasta los perros y posiblemente aun en primates. Dos genes (el gen PHA-4 y el gen SKN-1) extienden la supervivencia del código del *C. elegans* para factores de transcripción.

Uno de los genes de extensión de la vida más potente, presente en el gusano *C. elegans*, codifica una proteína que es muy similar al receptor de membrana que permite a las células responder al péptido **factor de crecimiento tipo insulina (IGF)** en los seres humanos y en otros mamíferos. La unión del IGF a su receptor activa la **transducción de señales** dentro de la célula, la que regula la expresión de muchos genes.

Los investigadores se preguntaron si el receptor de IGF influye en el envejecimiento en los mamíferos, incluyendo los seres humanos. Para probar esta hipótesis, se produjeron *ratones knockout* con un gen del receptor del factor de crecimiento tipo insulina (IGF-1R) desactivado. (Los ratones knockout se analizaron en el capítulo 15). Puesto que los ratones son organismos diploides, presentan dos copias del gen, llamado *igf1r*. Cuando se inactivan ambos alelos *igf1r*, los ratones presentan muchas anomalías y mueren al nacer. Sin embargo, cuando se inactiva un alelo *igf1r* y el otro se deja en su estado normal, los ratones crecen sanos y viven 25% más que los ratones control. En todos los aspectos, los ratones heterocigotos son normales. Son prácticamente indistinguibles de los

ratones control en su tasa de desarrollo, tasa metabólica, capacidad de reproducción y tamaño corporal. Los ratones heterocigotos en el locus *igf1r* producen menos receptores IGF, y por lo tanto las células no están expuestas a tanta señalización proveniente del IGF.

La investigación sobre el receptor IGF y el envejecimiento en los ratones sugiere que algunos de los centenares de otros genes mutantes asociados con el envejecimiento en *C. elegans* pueden estar también implicados en el envejecimiento de mamíferos. Así, el control genético del envejecimiento en mamíferos tiene suficientes temas de investigación para mantener ocupados a los genetistas moleculares durante muchos años.

La *Arabidopsis* es un modelo para el estudio del desarrollo en plantas, incluidos los factores de transcripción

La planta berro orejas de ratón (*Arabidopsis thaliana*) es el organismo más ampliamente utilizado para estudiar el control genético del desarrollo en plantas, es un miembro de la familia de la mostaza. Aunque en sí misma *Arabidopsis* es una mala hierba sin importancia económica, presenta varias ventajas para la investigación. La planta completa su ciclo vital en tan sólo unas pocas semanas y es suficientemente pequeña como para cultivarse en placas de Petri, produciendo miles de individuos en un espacio limitado. Los botánicos utilizan mutágenos químicos para producir cepas mutantes y han aislado muchos mutantes en el desarrollo. Cuando los investigadores insertan genes ajenos clonados en las células de la *Arabidopsis*, los genes se integran dentro de los cromosomas y se expresan. Los investigadores inducen entonces estas células transformadas para que se diferencien en plantas transgénicas.

En el 2000, se logró el primer genoma secuenciado de una planta, *Arabidopsis*. Aunque su genoma es relativamente pequeño (el genoma del arroz es unas 4 veces más grande), incluye cerca de 26,000 genes codificantes de proteínas. En comparación, *Drosophila*, tiene cerca de 13,600 genes y *C. elegans* cerca de 19,700. Muchos genes de *Arabidopsis* son equivalentes funcionalmente a genes de *Drosophila*, *C. elegans*, y otras especies animales.

De especial importancia para el desarrollo son los más de 1500 genes que codifican factores de transcripción en *Arabidopsis* (en comparación con los 635, en el último recuento, de *Drosophila*). No es sorprendente que muchos genes que se conoce que especifican la identidad de partes de la flor de *Arabidopsis* codifican factores de transcripción. Durante el desarrollo de las flores de *Arabidopsis*, se diferencian cuatro partes distintas en la flor: los sépalos, los pétalos, los estambres, y el carpelo (**FIGURA 17-18a**; vea también la figura 33-1). Los sépalos cubren y protegen la flor cuando es un capullo, los pétalos ayudan a atraer animales polinizadores a la flor, los estambres producen los granos de polen, y el carpelo produce óvulos, que se transforman en semillas tras la fecundación (se analiza en el capítulo 28).

El **modelo ABC** explica cómo las tres clases de genes homeóticos controlan el desarrollo de los cuatro órganos de las flores; este modelo puede explicar las miles de formas diferentes que se han creado. El gen de clase A es necesario para especificar los sépalos, los genes A y B son necesarios para especificar los pétalos, los genes B y C son necesarios para especificar los estambres y el gen de clase C es necesario para especificar el carpelo. Las mutaciones en los genes de identidad de órgano A, B, o C, que son todos homeóticos y codifican factores de transcripción, causan que una parte de la flor sea sustituida por otra. Por ejemplo, los mutantes homeóticos de clase C (que tienen un gen C inactivo) tienen pétalos en lugar de estambres y sépalos en lugar del carpelo. Por lo tanto, la flor entera consiste en sólo sépalos y pétalos. La **FIGURA 17-18b**, **c** y **d** muestra tres mutantes homeóticos de *Arabidopsis*.

El modelo ABC no es la explicación completa del desarrollo floral. Otra clase de genes, designados *SEPALLATA*, interactúan con los genes B y C para especificar el desarrollo de los pétalos, estambres y carpelos. Notablemente, cuando los genes *SEPALLATA* se activan de forma permanente en la *Arabidopsis*, las plantas resultantes tienen pétalos blancos que crecen donde debería haber hojas. (Puesto que estas plantas no realizan la fotosíntesis se cultivan en un medio nutritivo).

Estos descubrimientos en la *Arabidopsis* incrementan inmensamente el número de sondas moleculares disponibles para las plantas. Los investigadores utilizan estas sondas para identificar otros genes que controlan el desarrollo en varias especies de plantas y para compararlos con los genes de un amplio rango de organismos. El éxito del proyecto de secuenciación de *Arabidopsis* condujo a una iniciativa internacional de los biólogos de plantas para comprender las funciones de todos los genes de la *Arabidopsis*. Esta información genómica funcional conducirá a una comprensión mucho más profunda del desarrollo de las plantas y de la historia evolutiva.

Fotos cortesía de Jose Luis Reichmann y Elliot Meyerowitz

(a) Una flor de *Arabidopsis* normal tiene cuatro sépalos verdes frondosos, cuatro pétalos blancos, seis estambres (las estructuras reproductoras masculinas) y un carpelo central (la estructura reproductiva femenina).

(b) Este mutante homeótico carece de pétalos.

(c) Este mutante homeótico sólo tiene sépalos y carpelos.

(d) Este mutante homeótico tiene sépalos y pétalos pero carece de las otras estructuras florales.

FIGURA 17-18 **Mutantes homeóticos en las flores de *Arabidopsis***

Repaso

- ¿Cuáles son los méritos relativos de *Drosophila*, *C. elegans*, *M. musculus*, y *Arabidopsis* como organismos modelo para el estudio del desarrollo?
- ¿Qué son los factores de transcripción y cómo influyen en el desarrollo?
- ¿Qué función desempeña la inducción en el desarrollo?
- ¿Qué es la apoptosis?

17.3 CÁNCER Y DESARROLLO CELULAR

OBJETIVO DE APRENDIZAJE

8 Analizar la relación entre cáncer y mutaciones que afectan los procesos de desarrollo celular.

Las células cancerígenas carecen de inhibidores biológicos normales. Las células normales están fuertemente reguladas mediante mecanismos de control que les indican que se dividan cuando sea necesario y evitan que crezcan y se dividan de una forma inapropiada. Normalmente las células de muchos tejidos en el adulto inhiben su división; sólo se multiplican para sustituir a una célula vecina que ha muerto o se ha dañado. Las células cancerígenas han escapado de estos controles y pueden dividirse continuamente.

Como consecuencia de su patrón de crecimiento anómalo, algunas células cancerígenas forman finalmente una masa de tejido llamada **tumor**, o *neoplasma*. Si el tumor permanece en el lugar donde se originó, normalmente se puede eliminar por cirugía. Uno de los mayores problemas con ciertas formas de cáncer es que las células pueden escapar de los controles que las mantienen en un lugar. La **metástasis** es la diseminación de las células cancerígenas a diferentes partes del cuerpo. Las células cancerígenas invaden otros tejidos y forman múltiples tumores. El cáncer pulmonar, por ejemplo, es especialmente mortal porque sus células son altamente metastásicas; entran en el flujo sanguíneo, se diseminan, y forman tumores en otras partes de los pulmones y en otros órganos, como el hígado y el cerebro.

Los biólogos ahora saben que el cáncer es causado por la expresión alterada de genes específicos que son críticos para el proceso de la división celular. Usando métodos de ADN recombinante, los investigadores han identificado muchos de los genes que al funcionar anormalmente, transforman células normales en células cancerígenas. Las características de cada tipo de célula cancerígena provienen de al menos uno, y probablemente varios, **oncogenes**, o genes causantes de cáncer. Los oncogenes surgen de cambios en la expresión de ciertos genes denominados **protooncogenes**, que son genes *normales* que se encuentran en todas las células y que están implicados en el control del crecimiento y del desarrollo.

Los investigadores descubrieron los oncogenes por primera vez en los virus que infectan células de mamíferos y las transforman en células cancerígenas, en un proceso llamado *transformación maligna*. Estos virus tienen oncogenes en sus genomas. Cuando estos virus infectan una célula los oncogenes virales se expresan, provocando la división celular.

Un protooncogén en una célula que no ha sido infectada por un virus puede mutar también y convertirse en un oncogén. Uno de los primeros oncogenes que identificaron los investigadores se aisló de un tumor de una vejiga urinaria humana. En la célula que dio lugar al tumor, un protooncogén había experimentado una mutación de un único par de bases; el resultado fue que el aminoácido valina había reemplazado al aminoácido glicina en el producto proteínico del gen. Este cambio sutil fue aparentemente un factor crítico en la conversión de la célula normal en una célula cancerígena.

Algunos de los mecanismos de control del crecimiento celular se ilustran de forma muy simplificada en la **FIGURA 17-19**. Una o más moléculas de señalización externas activan el crecimiento y la división de las células. Algunas de estas sustancias son **factores de crecimiento** que se unen a **receptores de factores de crecimiento** específicos asociados a la superficie celular, iniciando una cascada de eventos en el interior de la célula. Con frecuencia el complejo receptor del factor de crecimiento actúa como una **proteína quinasa**, una enzima que fosforila proteínas, las cuales a su vez fosforilan aminoácidos específicos de diversas proteínas citoplásmaticas. Esta modificación postraduccional por lo común da por resultado la activación de enzimas previamente inactivas. Las enzimas activadas catalizan entonces la activación de ciertas proteínas nucleares, muchas de las cuales son factores de transcripción. Los factores de transcripción activados se unen a sus ADN objetivo y estimulan la transcripción de grupos específicos de genes que inician el crecimiento y la división celular.

Incluso en el escenario simplificado que se presenta en la figura, es evidente que se requieren múltiples pasos para controlar la proliferación celular. Los investigadores han identificado los protooncogenes que codifican los productos responsables de muchos de estos pasos. La lista

PUNTO CLAVE **Los factores de crecimiento son proteínas señalizadoras que estimulan la división celular en células diana o células blanco específicas.**

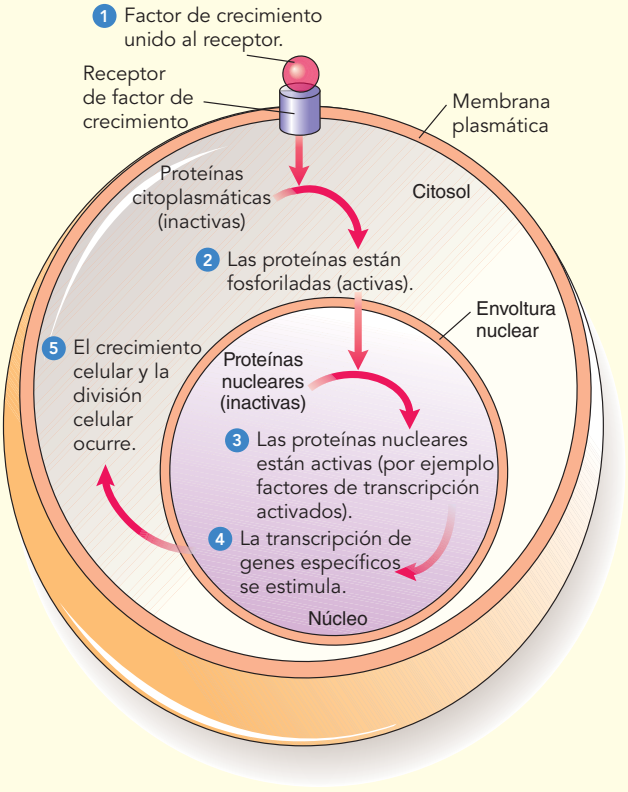


FIGURA 17-19 Cascada de control del crecimiento celular

En este ejemplo, un factor de crecimiento estimula el crecimiento celular. Los protooncogenes codifican receptores de factores de crecimiento y algunos de los otros componentes del sistema. Cuando muta un protooncogén, convirtiéndose en un oncogén, la célula crece y se divide incluso en ausencia del factor de crecimiento.

actual de protooncogenes conocidos incluye genes que codifican varios factores de crecimiento o receptores de factores de crecimiento y genes que responden a la estimulación por los factores de crecimiento, incluidos muchos factores de transcripción. Cuando un protooncogén muta o se expresa inadecuadamente (es decir, cuando se convierte en un oncogén), la célula puede malinterpretar la señal y responder creciendo y dividiéndose. Por ejemplo, en algunos casos un protooncogén que codifica un receptor de factor de crecimiento muta de un modo que compromete la regulación del receptor. Está siempre activado, incluso en ausencia del factor de crecimiento que normalmente lo controla.

No todos los genes que causan cáncer cuando mutan son protooncogenes. Aproximadamente la mitad de todos los cánceres son causados por una mutación en un **gen supresor de tumor**. Estos genes, también conocidos como *antioncogenes*, interactúan normalmente con factores de inhibición del crecimiento para bloquear la división celular. Cuando mutan, pierden la capacidad de "poner el freno" y se produce el crecimiento incontrolado.

Actualmente, se han identificado más de 100 oncogenes y 15 genes supresores de tumor. Un cambio en un único protooncogén por lo común es insuficiente para provocar que una célula se convierta en maligna. El desarrollo de cáncer normalmente es un proceso de múltiples etapas que implica tanto mutaciones que activan oncogenes como mutaciones que inactivan genes supresores de tumor.

Otros factores adicionales, como translocaciones cromosómicas (vea el capítulo 16) o la activación inadecuada de la enzima responsable para el mantenimiento de los telómeros (vea el capítulo 12), pueden desempeñar también una función en el desarrollo del cáncer. El Proyecto Genoma del Cáncer, una iniciativa internacional a largo plazo con base en Gran Bretaña, está examinando actualmente cada gen humano en busca de mutaciones relacionadas con el cáncer. Conforme se descubran más de estos genes y sus interacciones, se ganará una comprensión más completa del control del crecimiento y del desarrollo. Esta comprensión mejorará el diagnóstico y los tratamientos de varios tipos de cáncer.

Algunos investigadores ven el cáncer como una enfermedad de células madre, porque las células cancerígenas se propagan a partir de un pequeño número de células que tienen muchas de las propiedades de las células madre. Sin embargo, la propagación de células madre normales está fuertemente regulada, por lo que la pregunta que algunos biólogos persiguen es cómo los mecanismos celulares que regulan la autorrenovación de las células madre cambian para causar una proliferación celular cancerosa. Es posible que la relativamente larga vida de las células madre les permita acumular mutaciones que hacen que las células proliferen de un modo incontrolado. Aunque esta línea de investigación es prometedora, debería enfatizarse que la validez de la idea del cáncer como una enfermedad de las células madre tiene que demostrarse aun para la mayoría de las clases de cáncer.

Repaso

- ¿Cómo se relacionan los oncogenes y los genes supresores de tumor, con los genes implicados en el control del crecimiento y el desarrollo normales?
- ¿Cómo está implicado un factor de crecimiento en una cascada de control del crecimiento normal?

RESUMEN: ENFOQUE EN LOS OBJETIVOS DE APRENDIZAJE

17.1 *(página 370)*

1 Distinguir entre determinación celular y diferenciación celular, y entre equivalencia nuclear y totipotencia.

- Un organismo contiene muchos tipos de células que están especializadas tanto estructural como metabólicamente para realizar funciones específicas. Estas células son el producto de un proceso de compromiso gradual, llamado **determinación celular**, que lleva finalmente a la etapa última de especialización celular, conocida como **diferenciación celular**.
- La **equivalencia nuclear** es el concepto de que, con algunas excepciones, todos los núcleos de las **células somáticas** diferenciadas de un organismo son idénticos entre sí y respecto al núcleo de la única célula de la que descendieron. La **totipotencia** es la capacidad de las células de dirigir el desarrollo de un organismo entero.

2 Describir los experimentos clásicos de Steward, Gurdon y Wilmut

- Steward indujo unas células maduras de raíz de zanahoria para que evitaran su diferenciación funcional y expresaran su totipotencia, formando una planta completa.

- Gurdon inyectó núcleos de células intestinales de renacuajo en óvulos enucleados; una pequeña fracción de ellos se desarrolló hasta renacuajo, lo que demostraba la totipotencia del núcleo inyectado.
- Wilmut fusionó una célula diferenciada de una célula de oveja adulta con un óvulo enucleado y los implantó en el útero de una madre sustituta, donde se desarrolló un cordero normal.

CENGAGENOW™ **Aprenda más acerca del clonamiento de ovejas, haciendo clic sobre la figura en CengageNOW.**

3 Definir *células madre*, distinguir entre células madre embrionarias y células madre pluripotentes, y describir algunas de las prometedoras áreas de investigación que implican el uso de células madre.

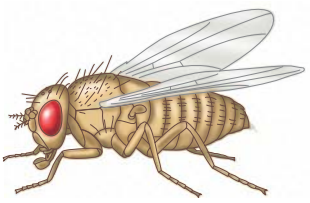
- Las **células madre** pueden dividirse para producir descendientes diferenciados que todavía retienen la capacidad de dividirse para mantener la población de células madre. Las células madre totipotentes conducen a todos los tipos celulares del cuerpo y a la placenta, mientras que las **células madre pluripotentes** conducen a muchos, pero no todos, los tipos celulares de un organismo.
- Las **células madre embrionarias (ME)**, formadas después de que un cigoto haya experimentado varias rondas de división celular para formar un blastocisto de 5 o 6 días de edad, son pluripotentes y presentan el potencial de desarrollarse en cualquier célula del cuerpo; las células ME no son totipotentes porque no pueden formar las células de la placenta.
- Las células madre son prometedoras en el tratamiento de enfermedades, como la enfermedad de Parkinson y la diabetes mellitus.

17.2 *(página 375)*

4 Indicar las características de la *Drosophila melanogaster*, *Caenorhabditis elegans*, *Mus musculus*, y *Arabidopsis thaliana* que los han constituido en organismos modelo valiosos para la genética del desarrollo.

- Se han identificado mutaciones en el desarrollo de la mosca de la fruta, *Drosophila*, muchas de las cuales afectan el plan de segmentación corporal del organismo. Hoy se sabe que muchos genes del desarrollo descubiertos

en la mosca de la fruta son importantes en el crecimiento y desenvolvimiento de todos los animales.



- *C. elegans* es un nematodo con un **desarrollo en mosaico**, un patrón de desarrollo rígido en el que los destinos de las células se restringen tempranamente en el crecimiento. Se conoce el linaje de cada célula somática del adulto, y cada uno puede trazarse hasta una única célula fundadora en el embrión temprano.
- El ratón de laboratorio, *M. musculus*, se usa extensamente en estudios del desarrollo de mamíferos. El ratón presenta un **desarrollo regulativo**; el embrión muy temprano es un todo autorregulador y puede desenvolverse normalmente aun si tiene células extra o faltantes. Los ratones **transgénicos**, en los que se han incorporado genes foráneos o ajenos, han ayudado a los investigadores a determinar cómo se activan y regulan los genes en el desarrollo.
- También se han identificado genes que afectan al desarrollo en ciertas plantas, como *A. thaliana*. El **modelo ABC** de las interacciones entre tres tipos de genes plantea la hipótesis de cómo se desarrollan los órganos de las flores de *Arabidopsis*. Las mutaciones en estos genes causan que una parte de la flor sea sustituida por otra.

5 Distinguir entre los genes de efecto materno, los genes de segmentación, y los genes homeóticos en *Drosophila*.

- Los primeros eventos del desarrollo que operan en el huevo o cigoto son establecidos por los **genes de efecto materno** presentes en los tejidos maternos circundantes, que están activos antes de la fecundación. Algunos producen gradientes de **morfógenos** (sustancias químicas que afectan la diferenciación de células y tejidos, así como la forma del organismo). Los genes de efecto materno establecen la polaridad en el embrión.
- Los **genes de segmentación** generan un patrón repetitivo de segmentos corporales dentro del embrión. Los **genes gap** son genes de segmentación que inician la organización del cuerpo en las regiones anterior, media y posterior. Los **genes de la regla par** y los **genes de la polaridad de segmento** afectan todos los segmentos.
- Los **genes homeóticos**, que actúan al último, son responsables de especificar la identidad de cada segmento.

6 Explicar la relación entre los factores de transcripción y los genes que controlan el desarrollo de un organismo.

- Los **factores de transcripción** son proteínas de unión al ADN que regulan la transcripción en los eucariotas. Algunos genes codificantes de factores de transcripción contienen una secuencia de ADN llamada **caja homeótica**, que codifica una proteína con una región de unión al ADN llamada **homeodominio**.
- Algunos genes con cajas homeóticas están organizados en complejos que parecen ser sistemas de genes maestros que especifican el plan corporal de un organismo. Existe un paralelismo entre los complejos de genes con cajas homeóticas de *Drosophila* y los de otros animales.

7 Definir *inducción* y *apoptosis*, y dar ejemplos de las funciones que desempeñan en el desarrollo de un organismo.

- **Inducción** son las interacciones de células vecinas durante el desarrollo. Durante el desenvolvimiento de *C. elegans*, la célula ancla induce a las células de la superficie a organizarse para formar la vulva, la estructura a través de la cual se ponen los óvulos.
- **Apoptosis** es la muerte celular programada. Durante el desarrollo humano, la mano humana se forma como una estructura palmípeda, pero los dedos se individualizan cuando las células entre ellos mueren.

17.3 *(página 387)*

8 Analizar la relación entre cáncer y mutaciones que afectan los procesos de desarrollo celular.

- Las características de las células cancerígenas se deben a **oncogenes** causantes de cáncer. Los oncogenes derivan de cambios en la expresión de genes normales denominados **protooncogenes**, que existen en todas las células y están implicados en el control del crecimiento y el desarrollo.
- Los protooncogenes conocidos incluyen genes que codifican varios **factores de crecimiento** o **receptores de factores de crecimiento** y genes que responden a la estimulación por los factores de crecimiento, incluyendo muchos factores de transcripción. Cuando un protooncogén se expresa de forma inadecuada (se convierte en un oncogén), la célula puede malinterpretar la señal y responder creciendo y dividiéndose.
- Los **genes supresores de tumor** por lo común interactúan con factores inhibidores del crecimiento para bloquear la división celular. Una mutación en un gen supresor de tumor puede inactivarlo y conducir consecuentemente al cáncer.

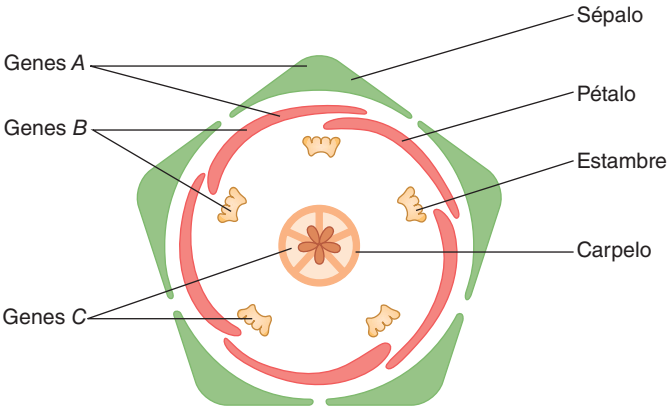
EVALÚE SU COMPRENSIÓN

1. La morfogénesis tiene lugar a través de un proceso de múltiples etapas de (a) diferenciación (b) determinación (c) formación de patrones (d) totipotencia (e) selección
2. Los experimentos de clonación realizados en ranas demostraron que (a) todas las células de rana diferenciadas son totipotentes (b) algunas células de rana diferenciadas son totipotentes (c) todos los núcleos de células de rana diferenciadas son totipotentes (d) algunos núcleos de células de rana diferenciadas son totipotentes (e) la diferenciación celular requiere siempre la pérdida de ciertos genes
3. El eje anteroposterior de un embrión de *Drosophila* se establece en primer lugar por ciertos (a) genes homeóticos (b) genes de efecto materno (c) genes de segmentación (d) protooncogenes (e) genes de la regla par
4. Usted descubre un nuevo mutante de *Drosophila* en el que las piezas bucales se localizan donde por lo común se encuentran las antenas. Se predice que el gen mutante es muy probablemente un (a) gen homeótico (b) gen gap (c) gen de la regla par (d) gen de efecto materno (e) gen de la polaridad de segmento
5. La mayoría de los genes de segmentación codifican (a) ARN de transferencia (b) enzimas (c) factores de transcripción (d) histonas (e) proteínas de transporte
6. Los genes con caja homeótica (a) se encuentran en las moscas de la fruta pero no en otros animales (b) tienden a expresarse en el orden en que se encuentran en un cromosoma (c) contienen una secuencia de ADN característica (d) b y c (e) a, b y c
7. El patrón de desarrollo de *C. elegans* se dice que es en mosaico porque (a) el desarrollo está controlado por gradientes de morfógenos (b) parte del embrión no se desarrolla si se destruye una célula fundadora (c) algunos individuos son hermafroditas que se autofecundan (d) todo el desarrollo está controlado por los genes de efecto materno (e) nunca se produce apoptosis

8. ¿Cuál de los siguientes enunciados ilustra la naturaleza regulada del desarrollo temprano en el ratón? (a) el embrión de ratón está libre antes de la implantación en el útero (b) es posible producir un ratón transgénico (c) es posible producir un ratón en el que un gen específico se ha eliminado (d) en el ratón se han identificado genes relacionados con los genes homeóticos de *Drosophila* (e) un ratón quimera puede producirse fusionando dos embriones de ratón
9. *Arabidopsis* es un organismo modelo útil para el estudio del desarrollo de plantas porque (a) es de una gran importancia económica (b) tiene un tiempo de generación muy largo (c) se han aislado muchos mutantes en el desarrollo (d) contiene gran cantidad de ADN por célula (e) tiene un patrón de desarrollo rígido
10. Las células madre pluripotentes (a) pierden material genético durante el desarrollo (b) conducen a muchos, pero no todos, los tipos celulares de un organismo (c) se organizan en estructuras reconocibles a través de la formación de patrones (d) no pueden crecer en cultivos de tejidos (e) se han usado para clonar una oveja y otros diferentes mamíferos
11. ¿Cuál de los siguientes enunciados sobre el cáncer es *falso*? (a) los oncogenes derivan de mutaciones en protooncogenes (b) los genes supresores de tumor normalmente interactúan con factores inhibidores del crecimiento para bloquear la división celular (c) se han identificado más de 100 oncogenes y 15 genes supresores de tumor (d) los oncogenes se descubrieron por primera vez en los modelos de cáncer de ratón (e) el desarrollo del cáncer es normalmente un proceso de múltiples etapas que implica tanto oncogenes como genes supresores de tumor que han mutado
12. Los protooncogenes codifican (a) morfógenos (b) anticuerpos para la respuesta inmunitaria (c) receptores de factores de crecimiento y otros componentes de la cascada de control del crecimiento (d) enzimas como la transcriptasa reversa (e) células ME

PENSAMIENTO CRÍTICO

1. ¿Por qué es crucial una comprensión de la regulación génica en eucariotas para comprender el proceso del desarrollo?
2. ¿Por qué es necesario para los científicos estudiar el desarrollo en más de un tipo de organismo?
3. Se podría implicar un gen en el crecimiento tanto de las células madre como de algunos tipos de cáncer? Explique la respuesta.
4. **VÍNCULO CON LA EVOLUCIÓN.** ¿Por qué las sorprendentes similitudes entre los genes que controlan el desarrollo en especies ampliamente diferentes, son una fuerte evidencia de la evolución?
5. **VÍNCULO CON LA EVOLUCIÓN.** ¿Cuál es el campo común entre los biólogos evolucionistas y los biólogos del desarrollo que han adoptado la perspectiva conocida como Evo Devo?
6. **ANÁLISIS DE DATOS.** Las partes de las flores están arregladas en cuatro círculos concéntricos: sépalos, pétalos, estambres y carpelos. De acuerdo con el modelo ABC del desarrollo de los órganos florales en *Arabidopsis*, el gen clase *A* es necesario para especificar los sépalos, los genes clases *A* y *B* para especificar los pétalos, los genes clases *B* y *C* para especificar los estambres, y el gen clase *C* para especificar el carpelo. Si se produce una mutación en uno de los genes clase *B*, inactivándolo, ¿en qué consistirán las flores resultantes?



CENGAGENOW™ Preguntas adicionales están disponibles en CengageNOW en www.cengage.com/login.

18 Introducción a la evolución darwiniana

Science Source/Photo Researchers, Inc.

Charles Darwin. Este retrato fue pintado poco después de que Darwin regresara a Inglaterra de su viaje alrededor del mundo.

CONCEPTOS CLAVE

18.1 La evolución es la acumulación de cambios heredados dentro de las poblaciones a lo largo del tiempo.

18.2 Las ideas acerca de la evolución se originaron mucho antes de la época de Darwin.

18.3 La teoría científica de la evolución propuesta por Darwin, la selección natural, explicaba cómo fuerzas naturales en el ambiente podían causar la evolución. La selección natural ocurre porque los individuos con caracteres que los hacen mejor adaptados a las condiciones locales tienen más probabilidad de sobrevivir y producir descendencia que los individuos que no están bien adaptados. La síntesis moderna combina la teoría de Darwin con la genética.

18.4 La evidencia de que la evolución tuvo lugar y todavía ocurre es abrumadora. Esta evidencia incluye fósiles, biogeografía, anatomía comparada, biología molecular, biología del desarrollo y experimentos evolutivos con organismos vivos.

Gran cantidad de evidencia sugiere que la diversidad biológica, representada por los millones de especies vivas actualmente en el planeta, evolucionó a partir de un solo ancestro durante la larga historia de la Tierra. Por tanto, organismos radicalmente diferentes entre sí de hecho tienen un parentesco distante, vinculado a través de numerosos ancestros intermediarios con un solo ancestro común. El naturalista británico Charles Darwin (1809-1882) desarrolló un mecanismo simple, verificable científicamente, para explicar la relación entre la diversidad de organismos de la Tierra. Darwin argumentó de modo convincente que todas las especies que existen en la actualidad, así como las incontables especies extintas que existieron en el pasado, surgieron a partir de otras más antiguas mediante un proceso de divergencia (división en rutas evolutivas separadas) gradual o evolución.

El concepto de evolución es la piedra angular de la biología porque vincula todos los campos de las ciencias de la vida en un cuerpo de conocimiento unificado. Como lo dijo el genetista estadounidense Theodosius Dobzhansky: "Nada en la biología tiene sentido, excepto a la luz de la evolución".[1] Los biólogos buscan comprender tanto la notable variedad como las semejanzas fundamentales de los organismos dentro del contexto de la

[1] *American Biology Teacher,* vol. 35, núm. 125 (1973).

391

evolución. La ciencia de la evolución permite a los biólogos comparar hilos comunes entre organismos aparentemente tan diferentes como bacterias, ballenas, margaritas, mohos acuáticos y tenias. El comportamiento animal, la biología del desarrollo, la genética, la ecología evolutiva, la sistemática y la evolución molecular son ejemplos de algunas de las disciplinas biológicas que se fundamentan en la evolución.

En este capítulo se estudia a Charles Darwin y el desarrollo de su teoría de la evolución mediante selección natural. También presenta evidencia que apoya la evolución, incluidos fósiles, biogeografía, anatomía comparativa, biología molecular, biología del desarrollo y estudios experimentales de cambio evolutivo en marcha, tanto en el laboratorio como en la naturaleza.

18.1 ¿QUÉ ES EVOLUCIÓN?

OBJETIVO DE APRENDIZAJE

1 Definir *evolución*.

Al comenzar el estudio de la evolución, la **evolución** se define como la acumulación de cambios genéticos dentro de las poblaciones a lo largo del tiempo. Una **población** es un grupo de individuos de una especie que vive en la misma área geográfica al mismo tiempo. Así como la definición de *gen* cambia conforme se estudia genética, descubrirá que la definición de *evolución* se volverá más precisa en capítulos posteriores.

El término *evolución* no se refiere a los cambios que ocurren en un individuo durante su vida. En vez de ello, se refiere a los cambios en las características de las poblaciones a lo largo de varias generaciones. Dichos cambios pueden ser tan pequeños que son difíciles de detectar o tan grandes que la población difiere notablemente de su población ancestral.

Con el tiempo, dos poblaciones pueden divergir a tal grado que uno se refiere a ellas como especies diferentes. El concepto de especie se desarrolla ampliamente en el capítulo 20. Por el momento, una definición operativa simple es que una **especie** es un grupo de organismos, con estructura, función y comportamiento similares, que son capaces de cruzarse naturalmente entre sí y producir progenie fértil.

La evolución tiene dos perspectivas principales: los cambios evolutivos menores de las poblaciones observados por lo general a través de algunas generaciones (*microevolución*, que se estudia en el capítulo 19) y los grandes eventos evolutivos generalmente observados a través de períodos largos, como la formación de diferentes especies a partir de ancestros comunes (*macroevolución*, que se estudia en el capítulo 20).

La evolución tiene importantes aplicaciones prácticas. La agricultura debe lidiar con la evolución de la resistencia a los pesticidas en insectos y otras plagas. Del mismo modo, la medicina debe responder al rápido potencial evolutivo de los organismos patógenos, como bacterias y virus (**FIGURA 18-1**). (En insectos, bacterias y otros organismos con vidas cortas, ocurren cambios evolutivos significativos en períodos muy cortos.) Los médicos investigadores usan principios evolutivos para predecir cuáles cepas de influenza evolucionan más rápidamente, información que los científicos necesitan para fabricar las vacunas contra la influenza para el próximo año. Además, los investigadores que desarrollan estrategias de tratamiento efectivo para el virus de inmunodeficiencia humana (VIH) deben entender su evolución, tanto entre los huéspedes como dentro de ellos.

El manejo para la conservación de especies raras y en peligro de extinción hace uso de los principios evolutivos de la genética de poblaciones. La rápida evolución de las bacterias y hongos en los suelos contaminados se utiliza en el campo de la **biorremediación**, en la que se emplean microorganismos para limpiar sitios con desechos peligrosos. La evolución incluso tiene aplicaciones más allá de la biología. Por ejemplo, ciertas aplicaciones de computadora usan algoritmos que imitan la selección natural en los sistemas biológicos.

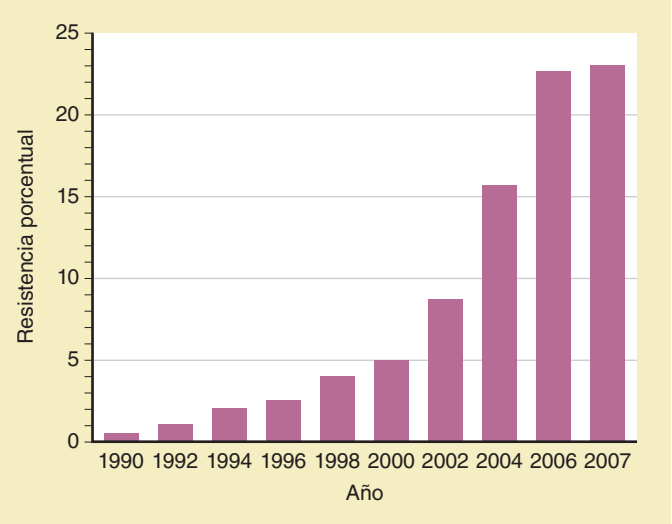


FIGURA 18-1 Evolución de resistencia a la ciprofloxacina en *E. coli*

Estos datos muestran una creciente resistencia para *E. coli* en pacientes con infecciones sanguíneas y cerebroespinales en Inglaterra, Gales e Irlanda del Norte, de 1990 a 2007. (Fuente: Livermore, D., "Zietgeist of Resistance", *The Journal of Antimicrobial Chemotherapy*, vol. 60, i59-i61, 2007. Con permiso de Oxford University Press.)

Repaso

- ¿Qué es evolución?
- ¿Los individuos evolucionan? Explique su respuesta.

18.2 IDEAS PREDARWINIANAS ACERCA DE LA EVOLUCIÓN

OBJETIVO DE APRENDIZAJE

2 Discutir el desarrollo histórico de la teoría evolutiva.

Aunque universalmente se asocia a Darwin con la evolución, las ideas de la evolución antecedieron a Darwin durante siglos. Aristóteles (384-322 a.C.) observó mucha evidencia de afinidades naturales entre los organismos. Esto lo condujo a ordenar a todos los organismos que conocía en una "escala de la naturaleza" que se extendía desde lo excesivamente simple hasta lo más complejo. Aristóteles consideró a los organismos como seres imperfectos "que se movían hacia un estado más perfecto". Algunos historiadores de la ciencia han interpretado esta idea como la precursora de la teoría evolutiva, pero Aristóteles fue impreciso acerca de la naturaleza de este "movimiento hacia la perfección" y ciertamente no propuso qué procesos naturales impulsaran el mecanismo de la evolución. Más aún, la moderna teoría evolutiva reconoce ahora que la evolución no se mueve hacia estados más "perfectos" o incluso necesariamente hacia mayor complejidad.

Mucho antes de la época de Darwin se habían descubierto fósiles incrustados en rocas. Algunos de ellos correspondían a partes de especies

familiares, pero otras eran extrañamente diferentes a cualquier especie conocida. Con frecuencia, los fósiles se encontraban en contextos inesperados; por ejemplo, en ocasiones se encontraban invertebrados marinos (animales marinos sin espina dorsal) en rocas en lo alto de las montañas. Leonardo da Vinci (1452-1519) estuvo entre los primeros en interpretar correctamente estos hallazgos inusuales como restos de animales que existieron en épocas anteriores pero que ahora estaban extintos.

El naturalista francés Jean Baptiste de Lamarck (1744-1829) fue el primer científico en proponer que los organismos experimentan cambios en el transcurso del tiempo como resultado de algún fenómeno natural más que de intervención divina. De acuerdo con Lamarck, un ambiente cambiante hacía que un organismo alterara su comportamiento, y en consecuencia usara más algunos órganos o partes corporales y otros los usara menos. A través de varias generaciones, un órgano o parte corporal dado aumentaría de tamaño si se usara mucho, o se reduciría y posiblemente desaparecería si se usaba menos. Su hipótesis requería que los organismos transmitieran a sus descendientes caracteres adquiridos durante sus vidas. Por ejemplo, Lamarck sugirió que el largo cuello de la jirafa se desarrolló cuando un ancestro de cuello corto estiró su cuello para ramonear en las hojas de los árboles. Sus descendientes heredaban el cuello más largo, que se estiraba aún más conforme se alimentaban. Este proceso, repetido durante muchas generaciones, resultó en los largos cuellos de las jirafas modernas. Lamarck también pensó que todos los organismos estaban dotados con una fuerza vital que los impulsaba a cambiar hacia mayor complejidad y "perfección" a lo largo del tiempo.

El mecanismo de evolución propuesto por Lamarck es muy diferente del mecanismo posterior propuesto por Darwin. Sin embargo, la hipótesis de Lamarck permaneció como una explicación razonable de la evolución hasta que se redescubrieron las bases de la herencia de Mendel a principios del siglo XX. En aquella época, las ideas de Lamarck estaban muy desacreditadas.

Repaso

- ¿Por qué se vincula a Aristóteles con el pensamiento evolutivo temprano?
- ¿Cuáles fueron las ideas de Jean Baptiste de Lamarck acerca de la evolución?

18.3 DARWIN Y LA EVOLUCIÓN

OBJETIVOS DE APRENDIZAJE

3 Explicar las cuatro premisas de la evolución mediante selección natural propuestas por Charles Darwin.

4 Comparar la síntesis moderna con la teoría evolutiva original de Darwin.

Cuando tenía 15 años de edad, Darwin, hijo de un médico destacado, fue enviado a estudiar medicina a la Universidad de Edimburgo. Al darse cuenta de que la medicina no era lo suyo, pidió su cambio a la Universidad de Cambridge para estudiar teología. Durante esa época se convirtió en el protegido del reverendo John Henslow, quien era profesor de botánica. Henslow alentó el interés de Darwin por el mundo natural. Poco después de su graduación, Darwin se embarcó en el HMS *Beagle*, que realizaría un viaje de exploración de cinco años alrededor del mundo con el fin de elaborar cartas de navegación para la marina británica.

El *Beagle* partió de Plymouth, Inglaterra, en 1831 y navegó a lo largo de las costas oriental y occidental de América del Sur (**FIGURA 18-2**). Mientras otros miembros de la tripulación elaboraban los mapas de las costas y puertos, Darwin pasaba muchas semanas en tierra estudiando los animales, plantas, fósiles y formaciones geológicas tanto de las regiones costeras como de tierra adentro, áreas que no se habían explorado ampliamente. Recolectó y catalogó miles de especímenes de plantas y animales, y tomó notas de sus observaciones, información que se volvió esencial en el desarrollo de su teoría.

El *Beagle* pasó casi dos meses en las islas Galápagos, a 965 km al oeste de Ecuador, donde Darwin continuó con sus observaciones y recolecciones. Comparó los animales y plantas de las Galápagos con los de tierra firme en América del Sur. Estaba particularmente sorprendido por sus semejanzas y se preguntó por qué los organismos de las Galápagos se parecían más a los de América del Sur que a los de otras islas en diferentes partes del mundo. Más aún, aunque había semejanzas entre las especies de las Galápagos y las sudamericanas, también había diferencias. Incluso existieron diferencias reconocibles entre los reptiles y aves de una isla y otra. Darwin se preguntó por qué dichas islas remotas tendrían

FIGURA 18-2 ***Animada*** **El viaje del HMS *Beagle***

El viaje de cinco años comenzó en Plymouth, Inglaterra (*estrella*), en 1831. Las observaciones realizadas en las Islas Galápagos (*diana*), en la costa occidental de América del Sur, ayudaron a Darwin a desarrollar un mecanismo satisfactorio para explicar cómo una población de organismos podía cambiar con el transcurso del tiempo.

tal diversidad biológica. Después de regresar a casa, Darwin reflexionó acerca de tales observaciones e intentó desarrollar una explicación satisfactoria para la distribución de las especies entre las islas.

Darwin trazó varias líneas de evidencia al considerar cómo pudieron originarse las especies. A pesar de la obra de Lamarck, la noción general a mediados del siglo XIX era que la Tierra era demasiado joven para que los organismos hubieran cambiado de manera significativa desde que aparecieron por primera vez. Sin embargo, durante los comienzos del siglo XIX, los geólogos consideraron la idea de que en su origen las montañas, valles y otras características físicas de la superficie de la Tierra no tenían su forma actual. En vez de ello, tales características se desarrollaron lentamente durante largos períodos por los procesos geológicos de actividad volcánica, levantamiento, erosión y glaciación. En su viaje, Darwin llevó consigo el libro titulado *Principios de geología*, publicado en 1830 por el geólogo inglés Charles Lyell, el que estudió con cuidado. Lyell le proporcionó a Darwin un importante concepto: que el lento ritmo de los procesos geológicos, que todavía ocurren en la actualidad, indicaba que la Tierra era extremadamente antigua.

Otra importante evidencia que influyó a Darwin fue el hecho de que los criadores y granjeros podían desarrollar muchas variedades de animales domesticados en pocas generaciones. Lo hacían al elegir ciertos caracteres y cruzar sólo a los individuos que mostraban los caracteres deseados, un procedimiento conocido como **selección artificial**. Los criadores, por ejemplo, produjeron numerosas variedades de perros mediante selección artificial (como sabuesos, dálmatas, *airedales, border collies* y pequineses).

Muchas variedades de plantas también se produjeron mediante selección artificial. Por ejemplo: col, brócoli, coles de Bruselas, coliflor, acelgas, berzas y colorábamos son distintos cultivos cuyos miembros son todos parte de la misma especie, *Brassica oleracea* (**FIGURA 18-3**). La cruza selectiva de col marítima, o col silvestre, una planta frondosa nativa de Europa y Asia, produjo los siete vegetales mencionados. Hace más de 4000 años, algunos granjeros seleccionaron artificialmente coles silvestres cuyas hojas estaban solapadas. Con el tiempo, dichas hojas se volvieron tan prominentes que las plantas, que parecían coles modernas, llegaron a reconocerse como separadas y distintas de su col silvestre ancestral. Otros granjeros seleccionaron diferentes características de la col silvestre, lo que produjo las otras modificaciones. Por ejemplo, el colorábamos se produjo al seleccionar tallos de almacenamiento agrandados y las coles de Bruselas al seleccionar bulbos axilares agrandados. En consecuencia, los humanos son responsables de la evolución de *B. oleracea* en siete cultivos vegetales. Darwin estaba impresionado por los cambios inducidos mediante selección artificial y planteó la hipótesis de que un proceso selectivo similar ocurría en la naturaleza. Por tanto, Darwin usó la selección artificial como modelo cuando desarrolló el concepto de selección natural.

Las ideas de Thomas Malthus (1766-1834), clérigo y economista inglés, fueron otra importante influencia para Darwin. En un *Ensayo sobre el principio de población*, publicado en 1798, Malthus afirmó que el crecimiento poblacional no siempre es deseable, una visión contraria a las creencias de su época. Él observó que las poblaciones tienen la capacidad de aumentar en forma geométrica ($1 \longrightarrow 2 \longrightarrow 4 \longrightarrow 8 \longrightarrow 16$) y por ende superan el suministro de alimentos, que sólo tiene la capacidad de aumentar aritméticamente ($1 \longrightarrow 2 \longrightarrow 3 \longrightarrow 4 \longrightarrow 5$). En el caso de los humanos, Malthus sugirió que el conflicto entre crecimiento poblacional y suministro de alimentos genera hambrunas, enfermedades y guerras, que funcionan como frenos inevitables del crecimiento de la población.

La idea de Malthus de que había una fuerte y constante restricción sobre el crecimiento poblacional humano influyó enormemente en la

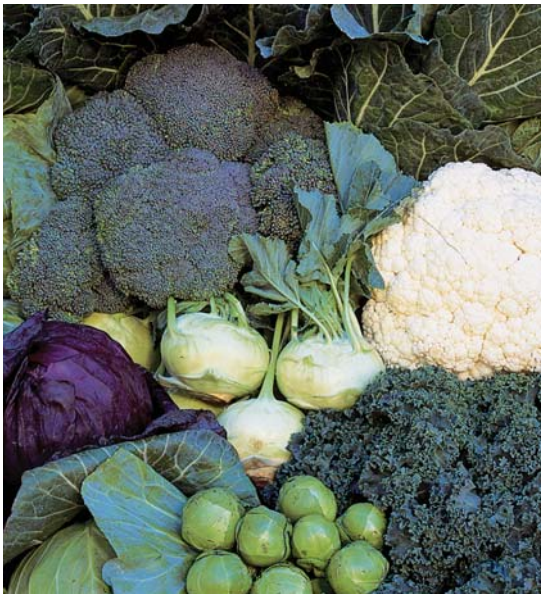

John Amaldi

FIGURA 18-3 Selección artificial en *Brassica oleracea*
Un bulbo terminal agrandado (la "cabeza") se seleccionó en la col (*inferior izquierda*), grupos de flores en el brócoli (*superior izquierda*) y la coliflor (*centro derecha*), bulbos axilares en las coles de Bruselas (*inferior centro*), las hojas en las acelgas (*superior derecha*) y las berzas (*inferior derecha*), y tallos en el colorábamos (*centro*).

explicación de Darwin de la evolución. Los años que Darwin observó los hábitos de animales y plantas lo introdujeron a la lucha por la existencia descrita por Malthus. Darwin pensó que, en esta lucha, las variaciones heredades favorables para la supervivencia tenderían a conservarse, mientras que las desfavorables se eliminarían.

El resultado sería la **adaptación**, una modificación evolutiva que mejora las posibilidades de supervivencia y éxito reproductivo en un ambiente dado. Con el tiempo, la acumulación de modificaciones puede resultar en una nueva especie. Tiempo era lo único que se requería para el origen de nuevas especies y los geólogos de la época, incluyendo Lyell, proporcionaron evidencia de que la Tierra era lo suficientemente antigua como para brindar el tiempo adecuado.

Darwin finalmente desarrolló una explicación científica operativa de la evolución, la de la **selección natural**, en la que los organismos mejor adaptados tenían más probabilidades de sobrevivir y convertirse en progenitores de la siguiente generación. Como resultado de la selección natural, la población cambia a lo largo del tiempo; la frecuencia de los caracteres favorables aumenta en generaciones sucesivas, mientras que los caracteres menos favorables se vuelven escasos o desaparecen. Darwin pasó los siguientes 20 años formulando sus argumentos para la selección natural y acumuló un inmenso cuerpo de evidencia para apoyar su teoría, y para concordar con otros científicos.

Mientras Darwin meditaba en sus ideas, Alfred Russel Wallace (1823-1913), naturalista británico que estudió las plantas y los animales del archipiélago malayo durante ocho años, fue igualmente sorprendido por la diversidad de especies y las peculiaridades de su distribución. Wallace escribió un breve ensayo acerca de este tema y se lo envió a Darwin, en ese entonces un biólogo de renombre mundial, para pedirle su opinión. Darwin reconoció su propia teoría y se dio cuenta de que Wallace había llegado de manera independiente a la misma conclusión: que la evolución ocurre mediante selección natural. Los colegas de Darwin lo persuadieron de presentar el manuscrito de Wallace junto

con un resumen de su propia obra que había preparado y había circulado entre algunos de sus amigos muchos años antes. Ambos ensayos se presentaron en julio de 1858 en una reunión en Londres de la Linnaean Society. La obra monumental de Darwin, *El origen de las especies por selección natural o La preservación de las razas favorecidas en la lucha por la vida* se publicó en 1859. En 1870 se publicó el libro de Wallace, *Aportaciones a la teoría de la selección natural*, ocho años después de que regresara del archipiélago malayo.

Darwin propuso que la evolución ocurría mediante selección natural

El mecanismo de evolución mediante selección natural propuesto por Darwin consiste de observaciones en cuatro aspectos del mundo natural: variación, sobreproducción, límites sobre el crecimiento poblacional o una lucha por la existencia, y éxito reproductivo diferencial.

1. *Variación.* Los individuos en una población muestran variación (**FIGURA 18-4**). Cada individuo tiene una combinación única de caracteres, como tamaño, color, capacidad para tolerar condiciones ambientales difíciles y resistencia a ciertos parásitos o infecciones. Algunos caracteres mejoran las posibilidades de supervivencia y éxito reproductivo de un individuo, mientras que otros no lo hacen. Recuerde que la variación necesaria para la evolución mediante selección natural debe heredarse. Aunque Darwin reconoció la importancia de la variación heredada para la evolución, no conocía el mecanismo de la herencia.
2. *Sobreproducción.* La capacidad reproductiva de cada especie tiene el potencial de hacer que su población aumente geométricamente con el tiempo. Una hembra de rana pone alrededor de 10,000 huevos, ¡y una hembra de bacalao pone tal vez 40 millones de huevos! Sin embargo, en cada caso, sólo sobreviven alrededor de dos descendientes para reproducirse. Por ende, en cada generación cada especie tiene la capacidad de producir más descendientes de los que pueden sobrevivir.
3. *Límites sobre el crecimiento poblacional o una lucha por la existencia.* Sólo existe cierta cantidad de alimento, agua, luz, espacio para crecimiento y otros recursos disponibles para una población, de modo que los organismos compiten entre sí por dichos recursos limitados. Puesto que existen más individuos de los que el ambiente puede sostener, no todos sobreviven para reproducirse. Otros límites sobre el crecimiento poblacional incluyen depredadores, organismos patógenos y condiciones climatológicas desfavorables.
4. *Éxito reproductivo diferencial.* Aquellos individuos que tienen la combinación más favorable de características (las que hacen a los individuos mejor adaptados a su ambiente) tienen más probabilidad de sobrevivir y reproducirse. Los descendientes tienden a parecerse a sus progenitores porque la siguiente generación hereda caracteres con la base genética de los progenitores. La reproducción exitosa es la clave de la selección natural: los individuos mejor adaptados producen más descendientes, mientras que los individuos menos adaptados mueren de manera prematura o producen menos descendientes o de categoría inferior.

© Biosphoto/Sauvenet Jany/Peter Arnold, Inc.

FIGURA 18-4 Variación genética en boas arbóreas esmeralda
Estas serpientes, todas de la misma especie (*Corallus caninus*), fueron capturadas en una pequeña sección de selva en la Guyana francesa. Muchas especies de serpiente muestran considerables variaciones en su coloración y patrones.

Con el tiempo pueden acumularse suficientes cambios en poblaciones geográficamente separadas (por lo general con ambientes ligeramente diferentes) para producir nuevas especies. Darwin observó que los pinzones de las Galápagos parecían haber evolucionado de esta forma. Las 14 especies están estrechamente relacionadas. Todas descienden de un ancestro común, una sola especie que viajó desde la parte continental de América del Sur hace 2 a 3 millones de años. (Los parientes genéticos más cercanos de los pinzones de las Galápagos son pequeñas aves granívoras conocidas como tomeguines que viven en el occidente de Sudamérica).

Durante este periodo de 2 a 3 millones de años, el número de islas aumentó, el clima cambió, la vida vegetal y el suministro de alimentos también variaron. Las diferentes islas de las Galápagos mantuvieron a los pinzones aislados entre sí, lo que en consecuencia les permitió divergir en especies separadas en respuesta a condiciones variables (**FIGURA 18-5**).

Peter Grant, Rosemary Grant y sus colegas documentan la selección natural en los pinzones de las Galápagos en su ambiente natural desde principios de la década de 1970. Como un ejemplo del proceso evolutivo en acción, considere al pinzón de tierra de pico filoso (*Geospiza difficilis*). Esta especie vive en varias islas diferentes y cada población ha evolucionado diferentes formas y tamaños de pico dependiendo de la dieta disponible en la isla donde vive.

En capítulos posteriores se estudiarán de nuevo los pinzones de las Galápagos. En el capítulo 19 se describe parte de la investigación a largo plazo que Peter Grant, Rosemary Grant y sus colegas realizaron acerca de la microevolución de los pinzones de las Galápagos cuando las sequías afectaron el suministro de alimentos; dichos estudios demuestran que el cambio ambiental puede impulsar la selección natural. En el capítulo 54 se describe el *desplazamiento de características*, un aspecto de la ecología evolutiva, en los pinzones de las Galápagos.

La síntesis moderna combina la teoría de Darwin con la genética

Una de las premisas sobre la cual Darwin basó su teoría científica de la evolución mediante selección natural es que los individuos transmiten caracteres a la siguiente generación. Sin embargo, Darwin no pudo explicar *cómo* ocurre esto o *por qué* los individuos varían dentro de una población. Según se estudió en el capítulo 11, Gregor Mendel dilucidó los patrones básicos de la herencia. Darwin, quien era contemporáneo con Mendel, aparentemente no estaba familiarizado con el trabajo de este último. De hecho, la comunidad científica no reconoció el trabajo de Mendel sino hasta la primera parte del siglo XX.

(a) El pinzón cactus (*Geospiza scandens*), que se alimenta de las partes carnosas de los cactus, como son las flores, tiene un pico largo y puntiagudo.

(b) El pinzón de tierra grande (*Geospiza magnirostris*) tiene un pico muy abultado, del tipo cascanueces, adaptado para comer gruesas semillas con cáscara dura.

(c) El pinzón mosquitero (*Certhidia olivacea*) tiene un pico delgado para comer insectos.

(d) El pinzón carpintero (*Camarhynchus pallidus*) saca insectos de la corteza y oquedades usando espinas, varitas o incluso hojas muertas.

FIGURA 18-5 ***Animada*** **Pinzones de las Galápagos**

Darwin infirió que estas aves descendían de una población ancestral común de aves granívoras de América del Sur. La variación en sus picos es resultado de la adaptación a la disponibilidad de diferentes tipos de alimentos.

A partir de las décadas de 1930 y 1940, los biólogos experimentaron un adelanto conceptual cuando combinaron los principios de la herencia mendeliana con la teoría de Darwin de la selección natural. El resultado fue una explicación unificada de la evolución conocida como **síntesis moderna**. En este contexto, *síntesis* se refiere a combinar partes de varias teorías para formar un todo unificado. Algunos de los fundadores de la síntesis moderna fueron el genetista estadounidense Theodosius Dobzhansky, el genetista y estadístico británico Ronald Fisher, el genetista británico J. B. S. Haldane, el biólogo británico Julian Huxley, el biólogo estadounidense Ernst Mayr, el paleontólogo estadounidense George Gaylord Simpson, el botánico estadounidense G. Ledyard Stebbins y el genetista estadounidense Sewell Wright.

En la actualidad, la síntesis moderna incorpora el conocimiento en expansión de la genética, que por sí misma argumenta de manera irrefutable a favor de la evolución, la sistemática, la paleontología, la biología del desarrollo, el comportamiento y la ecología. La síntesis moderna explica la observación de Darwin de la variación entre la descendencia en términos de **mutación**, o cambios en el ADN, como en las sustituciones de nucleótidos. Las mutaciones brindan la variabilidad genética sobre la que actúa la selección natural durante la evolución. La síntesis moderna, que enfatiza la genética de poblaciones como el foco central de la evolución, se ha mantenido firme desde su planteamiento. Domina el pensamiento y la investigación de los biólogos que trabajan en muchas áreas y ha producido una enorme acumulación de nuevos descubrimientos que validan la evolución mediante selección natural.

La mayoría de los biólogos no sólo aceptan los principios básicos de la síntesis moderna, sino que también intentan comprender mejor los procesos causales de la evolución. Por ejemplo, ¿cuál es el papel del azar en la evolución? ¿Con qué rapidez evolucionan nuevas especies? Estas y otras preguntas han surgido en parte a partir de una reevaluación del registro fósil y en parte a partir de nuevos descubrimientos acerca de los aspectos moleculares de la herencia. Tales análisis críticos son parte integral del proceso científico porque estimulan la observación y la experimentación adicionales, junto con un nuevo examen de la evidencia previa. La ciencia es un proceso en marcha continua y la información que se obtenga en el futuro puede requerir modificar ciertas partes de la síntesis moderna.

Ahora considere una de las muchas preguntas evolutivas que en la actualidad abordan los biólogos: los efectos relativos del azar y la selección natural sobre la evolución.

Los biólogos estudian el efecto del azar sobre la evolución

Los biólogos se preguntan si obtendrían los mismos resultados si pudieran repetir la evolución a partir de organismos similares expuestos a condiciones ambientales análogas. Esto es: ¿evolucionarían los mismos tipos de cambios como resultado de la selección natural? ¿O los organismos serían muy diferentes como resultado de eventos aleatorios? Muchos ejemplos recientemente reportados de evolución en acción sugieren que el azar puede no ser tan importante como la selección natural, al menos en lo que concierne a las poblaciones.

Una especie de mosca de la fruta (*Drosophila subobscura*) nativa de Europa habita en áreas desde Dinamarca hasta España. Los biólogos observaron que las moscas del norte tienen alas más grandes que las del sur (**FIGURA 18-6**). La misma especie de mosca se introdujo accidentalmente en América del Norte a finales de la década de 1970. Diez años después de su introducción, los biólogos determinaron que no habían ocurrido cambios estadísticamente significativos en el tamaño de las alas en las diferentes regiones de América del Norte. Sin embargo, 20 años después de su introducción, las moscas de la fruta en América del Norte mostraban el mismo tipo de cambios de alas norte-sur que en Europa. (No se sabe por qué las alas más grandes evolucionaron en áreas del norte y las alas más pequeñas en los climas del sur).

Un estudio de la evolución de peces conocidos como *espinosos* en tres lagos costeros del occidente de Canadá produjo resultados sorprendentemente similares al estudio de moscas de la fruta. La evidencia molecular indica que cuando los lagos se formaron hace miles de años, estaban poblados por la misma especie ancestral. (El análisis de ADN mitocondrial de espinosos en los tres lagos apoya la hipótesis de un ancestro común). En cada lago, las mismas dos especies evolucionaron a partir de un pez ancestral común. Una especie es grande y consume invertebrados que se encuentran en el fondo del lago, mientras que la otra es más pequeña y consume plancton en la superficie del lago.

George Gilchrist

FIGURA 18-6 Tamaño de alas en hembras de moscas de la fruta
En Europa, las hembras de las moscas de la fruta (*Drosophila subobscura*) de los países del norte tienen alas más grandes que las moscas de los países del sur. Aquí se muestran dos moscas: una de Dinamarca (*derecha*) y otra de España (*izquierda*). El mismo patrón evolutivo surgió en América del Norte después de la introducción accidental de *D. subobscura* en el continente.

Los miembros de las dos especies dentro de un solo lago no se cruzan entre sí, pero los individuos de las especies más grandes de un lago se cruzan en cautiverio con individuos de las especies más grandes de los otros lagos. De igual modo, los individuos más pequeños de un lago se cruzan en cautiverio con individuos más pequeños de los otros lagos.

En estos ejemplos la selección natural parece ser un agente más importante de cambio evolutivo que el azar. Si el azar fuese el factor de influencia más importante en la dirección de la evolución, entonces la evolución de la mosca de la fruta no habría procedido de la misma forma en dos continentes y la evolución de los espinosos no habría procedido de la misma forma en los tres lagos. Sin embargo, sólo porque se tienen muchos ejemplos de la importancia de la selección natural en la evolución, no necesariamente se concluye que los eventos aleatorios deban ignorarse como un factor en la dirección del cambio evolutivo. Los defensores del papel del azar consideran que el cambio es más importante en la evolución de los grandes grupos taxonómicos (macroevolución) que en la de poblaciones (microevolución). También es posible que ocurran los eventos aleatorios, pero que sus efectos sobre la evolución sean más difíciles de demostrar que la selección natural.

Repaso

- ¿Qué es selección natural?
- ¿Por qué sólo las variaciones heredadas son importantes en el proceso evolutivo?
- ¿Qué parte de la teoría no pudo explicar Darwin? ¿Cómo llena esta brecha la síntesis moderna?

18.4 EVIDENCIA DE LA EVOLUCIÓN

OBJETIVOS DE APRENDIZAJE

5 Resumir la evidencia de la evolución obtenida a partir del registro fósil.
6 Definir *biogeografía* y describir cómo la distribución de los organismos da apoyo a la evolución.
7 Describir la evidencia de la evolución obtenida a partir de la anatomía comparada.
8 Explicar brevemente cómo la biología molecular y la biología del desarrollo brindan comprensión del proceso evolutivo.
9 Proporcionar un ejemplo de cómo se ponen a prueba experimentalmente las hipótesis evolutivas.

Un gran cuerpo de evidencia científica brinda apoyo a la evolución, incluidas las observaciones del registro fósil, la biogeografía, la anatomía comparada, la biología molecular y la biología del desarrollo. Además, las hipótesis evolutivas se ponen a prueba de manera experimental cada vez más. En conjunto, esta evidencia confirma la teoría científica de que la vida se propagó sobre la Tierra por el proceso de la evolución.

El registro fósil proporciona fuerte evidencia de la evolución

Posiblemente la evidencia más directa de la evolución provenga del descubrimiento, identificación e interpretación de **fósiles**, que son los restos o trazas dejadas en roca sedimentaria por organismos que existieron anteriormente. (El término *fósil* proviene de la palabra latina *fossilis*, que significa "algo desenterrado"). La roca sedimentaria se forma por la acumulación y solidificación de partículas (guijarros, arena, cieno o arcilla) producidas por la exposición a la intemperie de rocas más antiguas, como las rocas volcánicas. Las partículas de sedimento, que por lo general se depositan en los lechos de los ríos, el fondo de los lagos o el suelo marino, se acumulan con el paso del tiempo y exhiben capas distintivas (**FIGURA 18-7**). En una secuencia rocosa sin perturbaciones, la capa más antigua está en el fondo y las capas superiores son sucesivamente más jóvenes. El estudio de las capas de rocas sedimentarias, incluida su composición, orden y semejanza de una ubicación a otra, permite a los geólogos colocar en la secuencia correcta los eventos registrados en las rocas.

El registro fósil muestra una progresión desde los organismos unicelulares más tempranos hasta los muchos organismos unicelulares y multicelulares que viven en la actualidad (vea la tabla 21-1). En consecuencia, el registro fósil demuestra que la vida evolucionó a lo largo del tiempo. Actualmente, los paleontólogos (científicos que estudian la especies extintas) han descrito y nombrado alrededor de 300,000 especies fósiles, y otras todavía están por descubrirse.

Aunque la mayoría de los fósiles se conservan en roca sedimentaria, algunos restos más recientes se han conservado excepcionalmente bien en pantanos, brea, ámbar (resina de árbol antigua) o hielo (**FIGURA 18-8**). Por ejemplo, los restos de un mamut lanudo congelado en la profundidad del hielo siberiano durante más de 25,000 años estaban tan bien conservados que parte de su ADN pudo analizarse.

Pocos organismos que mueren se convierten en fósiles. La formación y conservación de un fósil requiere que un organismo quede enterrado en condiciones que hagan más lento o eviten el proceso de degradación. Esto es más probable que ocurra si los restos de un organismo quedan cubiertos rápidamente por un sedimento de finas partículas de suelo suspendidas en agua. De esta forma los restos de los organismos acuáticos pueden quedar atrapados en pantanos, barro, bancos de arena o deltas. Los restos de organismos terrestres que vivieron en llanuras aluviales también pudieron cubrirse con sedimentos acuáticos o, si el organismo vivió en una región árida, por arena transportada por el viento. Con el tiempo, los sedimentos se endurecen para formar roca sedimentaria y los minerales suelen sustituir los restos del organismo de modo que se conservan muchos detalles de su estructura, incluso de tipo celular.

El registro fósil no es una muestra aleatoria de la vida pasada, pues está sesgado hacia los organismos acuáticos y aquellos que vivieron en

© Alan Sirulnikoff/Photo Researchers, Inc.

FIGURA 18-7 Capas de roca sedimentaria expuestas en el lecho fósil de pizarra de Burgess

Este sitio, ubicado en las Rocosas canadienses, se formó hace alrededor de 500 millones de años cuando una avalancha de lodo enterró y conservó diversos e inusuales animales marinos.

los pocos hábitats terrestres que contribuyeron a la formación de fósiles. Por ejemplo, se han encontrado relativamente pocos fósiles de organismos de selva pluvial, porque sus restos se degradan muy rápido en el suelo de la selva antes de que puedan desarrollarse fósiles. Otra razón de este sesgo en el registro fósil es que los organismos con partes corporales duras, como huesos y conchas, tienen más probabilidad de formar fósiles que los que tienen partes corporales blandas. Además, rocas de diferentes edades están expuestas de manera desigual en la superficie de la Tierra; algunas rocas de ciertas edades son más accesibles para que los paleontólogos estudien fósiles que las de otras eras.

Debido a la naturaleza del proceso científico, cada descubrimiento fósil representa una "prueba" separada de la teoría evolutiva. Si alguna de las pruebas falla, la teoría tiene que modificarse para ajustar la evidencia existente. El descubrimiento comprobable, por ejemplo, de restos fósiles de humanos modernos (*Homo sapiens*) en rocas del Precámbrico, que tienen más de 570 millones de años de antigüedad, falsificaría la teoría evolutiva como se propone en la actualidad. Sin embargo, las rocas precámbricas examinadas a la fecha sólo contienen fósiles de organismos simples, como algas y pequeños animales de cuerpo blando que evolucionaron temprano en la historia de la vida. Los fósiles más antiguos de *H. sapiens* con características anatómicamente modernas no aparecieron en el registro fósil sino hasta hace aproximadamente 195,000 años (vea el capítulo 22).

Los fósiles proporcionan un registro de organismos antiguos y cierta comprensión de dónde y cuándo vivieron. Con los fósiles de organismos de diferentes eras geológicas, los científicos a veces pueden inferir las líneas de descendencia (relaciones evolutivas) que dieron origen a los organismos de la época moderna. En muchos casos, los fósiles brindan evidencia directa del origen de nuevas especies a partir de otras ya existentes, incluidas muchas formas transicionales.

Fósiles transicionales documentan la evolución de las ballenas

Durante el siglo pasado, los biólogos descubrieron evidencia que sugiere que las ballenas y otros cetáceos (un orden de mamíferos marinos) evolucionaron a partir de mamíferos terrestres. Durante las décadas de 1980 y 1990, los paleontólogos descubrieron muchos intermediarios fósiles en la evolución de las ballenas que ayudaron a documentar la transición de la tierra al agua de las ballenas.

Los fósiles de *Ambulocetus natans*, una forma transicional con 50 millones de años de antigüedad descubierta en Pakistán, tiene muchas características de las ballenas modernas, pero también posee extremidades posteriores y patas (**FIGURA 18-9a**). (Las ballenas modernas no tienen extremidades posteriores, aunque persisten huesos *vestigiales* de pelvis y extremidades posteriores. Las estructuras vestigiales se estudian más adelante en el capítulo). Las vértebras de la espalda baja del *Ambulocetus* eran muy flexibles, lo que permitía que la espalda se moviera de manera dorsoventral (arriba y abajo) durante el nado y el buceo, como ocurre con las ballenas modernas. Esta antigua ballena podía nadar pero también moverse en tierra, acaso como lo hacen los leones marinos de la actualidad.

El *Rodhocetus* es un fósil de ballena que se encontró en rocas más recientes en Pakistán (**FIGURA 18-9b**). Las vértebras del *Rodhocetus* eran incluso más flexibles que las encontradas en el *Ambulocetus*. Las vértebras flexibles permitieron al *Rodhocetus* un movimiento dorsoventral más poderoso durante el nado. Tal vez el *Rodhocetus* pudo ser totalmente acuático.

Hace 40 millones de años la transición de la ballena de tierra al océano estaba casi completa. Los fósiles egipcios de *Basilosaurus* muestran una ballena con un cuerpo aerodinámico y aletas frontales para cambiar de dirección, como las de las ballenas de la época actual (**FIGURA 18-9c**). El *Basilosaurus* conservó vestigios de sus ancestros terrestres: un par de extremidades posteriores reducidas que se desarticularon de la espina dorsal y que probablemente no se usaron en la locomoción. La reducción en las extremidades posteriores continuó hasta el presente. La moderna ballena azul tiene pelvis y fémures vestigiales incrustados en su cuerpo (**FIGURA 18-9d**).

Varios métodos determinan la edad de los fósiles

Puesto que las capas de roca sedimentaria se presentan de manera natural en la secuencia de su deposición, con las capas más recientes arriba de las más antiguas, la mayoría de los fósiles se datan por su posición relativa en la roca sedimentaria. Sin embargo, los eventos geológicos que ocurrieron después de que las rocas se formaron inicialmente en ocasiones cambiaron las relaciones de algunas capas de rocas. Los geólogos identifican rocas sedimentarias específicas no sólo por sus posiciones en las capas, sino también por características como contenido mineral y por los restos fosilizados de ciertos organismos, conocidos como **fósiles índice**, que caracterizan una capa específica a lo largo de grandes áreas geográficas. Los fósiles índice corresponden a organismos que existieron durante un tiempo geológico relativamente corto pero que se conservaron como fósiles en grandes cantidades. Con esta información, los geólogos pueden ordenar las capas de roca y los fósiles que contienen en orden cronológico e identificar capas similares en ubicaciones muy separadas.

Los isótopos radiactivos, también llamados **radioisótopos**, presentes en una roca brindan un medio para medir con precisión su edad (vea el capítulo 2). Los radioisótopos emiten radiaciones invisibles. Conforme la radiación se emite, el núcleo de un radioisótopo se convierte en el núcleo de un elemento diferente; este proceso se conoce como **decaimiento radiactivo**. El núcleo radiactivo del uranio 235, por ejemplo, decae a plomo 207.

Cada radioisótopo tiene su propia tasa de decaimiento característica. El tiempo requerido para que la mitad de los átomos de un radioisótopo

Bruce S. Lieberman/University of Kansas

(a) Aunque algunos fósiles contienen trazas de materia orgánica, todo lo que permanece en este fósil de una medusa de 500 millones de años de antigüedad es una impresión en la roca.

Kenneth Murray/Photo Researchers, Inc.

(b) La madera petrificada del Parque Nacional Bosque Petrificado en Arizona consiste de árboles que quedaron enterrados y fueron infiltrados con minerales. Los troncos quedaron expuestos por erosión de las capas de arcilla en las que estaban enterrados.

Alfred Pasieka/Science Photo Library/Photo Researchers, Inc.

(c) Fósil de un insecto de 2 millones de años de antigüedad (un mosquito) que quedó incrustado en ámbar.

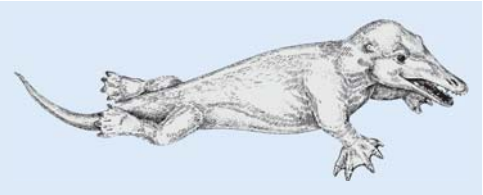
A. J. Copley/Visuals Unlimited

(d) Molde de un fósil de antiguos equinodermos llamados crinoideos formado cuando éstos se descompusieron, lo que dejó un molde que más tarde se llenó con minerales disueltos que se endurecieron.

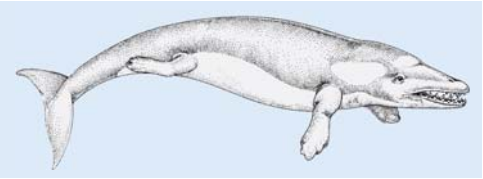
Scott Berner/Visuals Unlimited

(e) Huellas de dinosaurio, cada una de 75 a 90 cm de longitud, proporcionan pistas acerca de la postura, modo de andar y comportamiento de estos animales extintos.

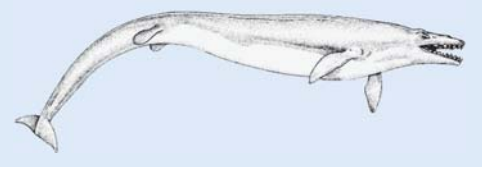
FIGURA 18-8 Fósiles desarrollados en diferentes formas



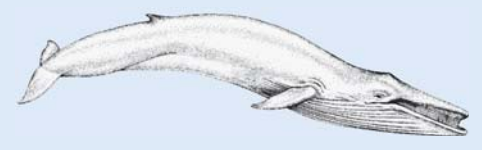
(a) *Ambulocetus natans*, una forma transicional entre los descendientes de las ballenas modernas y sus ancestros terrestres. No obstante, conservó las extremidades posteriores de sus ancestros cuadrúpedos.



(b) El más reciente *Rodhocetus* tenía vértebras flexibles que permitían un poderoso movimiento dorsoventral durante el nado.



(c) El *Basilosaurus* era más aerodinámico y poseía pequeñas extremidades posteriores no funcionales.



(d) *Balaenoptera*, la moderna ballena azul, contiene vestigios de pelvis y extremidades incrustadas en su cuerpo.

FIGURA 18-9 Intermediarios fósiles en la evolución de la ballena
Los biólogos plantean la hipótesis de que los ancestros de las ballenas tenían cuatro patas, como se muestra en estas reconstrucciones de intermediarios de ballenas con base en evidencia fósil. Los fósiles indican que el astrágalo en los intermediarios de ballenas coinciden con los encontrados en los hipopótamos, vacas, cerdos y camellos de la actualidad. Las figuras no están dibujadas a escala. (**a-c**: adaptado con permiso de Futuyma, D. J., *Science on Trial: The Case for Evolution*, fig. 2, pp. 260-261, Sinauer Associates, Sunderland, MA, 1995).

se transformen en átomos diferentes se conoce como su **vida media** (**FIGURA 18-10**). Los radioisótopos difieren de manera significativa en sus vidas medias. Por ejemplo, la vida media del yodo 132 sólo es de 2.4 horas, mientras que la vida media del uranio 235 es de 704 millones de años. La vida media de un radioisótopo particular es constante y no varía con la temperatura, la presión o algún otro factor ambiental.

La edad de un fósil en roca sedimentaria por lo general se estima mediante mediciones de las proporciones relativas del radioisótopo original y su producto de decaimiento en intrusiones de roca volcánica que penetran los sedimentos. Por ejemplo, la vida media del potasio 40 es 1300 millones de años, lo que significa que en 1300 millones de años la mitad del potasio radiactivo habrá decaído en su producto de decaimiento, argón 40. El reloj radiactivo comienza a correr cuando el magma

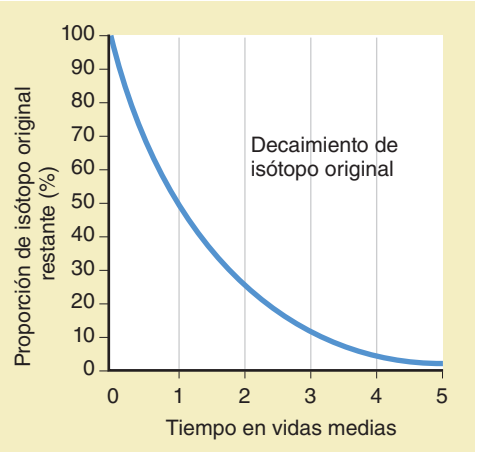


FIGURA 18-10 ***Animada*** **Decaimiento de radioisótopos**
En el tiempo cero, la muestra está compuesta por completo del radioisótopo y el reloj radiactivo comienza a correr. Después de una vida media, sólo permanece 50% del radioisótopo original. Durante cada vida media sucesiva, la mitad del radioisótopo restante se convierte en producto de decaimiento.

se solidifica en roca volcánica. La roca inicialmente contiene algo de potasio mas no argón. Puesto que el argón es un gas, escapa de la roca caliente tan pronto como se forma, pero cuando el potasio decae en roca que ya está fría y solidificada, el argón se acumula en la estructura cristalina de la roca. Si la razón de potasio 40 a argón 40 en la roca puesta a prueba es de 1:1, la roca tiene 1300 millones de años de antigüedad.

Para datar fósiles comúnmente se usan varios radioisótopos. Tres de ellos son potasio 40 (vida media: 1300 millones de años), uranio 235 (vida media: 704 millones de años) y carbono 14 (vida media: 5730 años). Los radioisótopos distintos al carbono 14 se usan para datar la *roca* en la que se encuentran los fósiles, mientras que el carbono 14 se usa para datar los *restos de carbono* de algo que alguna vez estuvo vivo, como madera, huesos y conchas. Siempre que es posible, la edad de un fósil se verifica de manera independiente con el uso de dos o más radioisótopos distintos.

El carbono 14, que se produce continuamente en la atmósfera a partir de nitrógeno 14 (mediante radiación cósmica), decae después a nitrógeno 14. Dado que la formación y el decaimiento del carbono 14 ocurre a tasas constantes, la razón de carbono 14 a carbono 12 (un isótopo del carbono más abundante y estable) es constante en la atmósfera. Los organismos absorben carbono de la atmósfera en forma directa (por fotosíntesis) o indirecta (al consumir organismos fotosintéticos). Puesto que cada organismo absorbe carbono de la atmósfera, su razón de carbono 14 a carbono 12 es la misma que hay en la atmósfera. No obstante, cuando un organismo muere, ya no absorbe carbono y la proporción de carbono 14 en sus restos declina conforme el carbono 14 decae a nitrógeno 14. Dada su vida media relativamente corta, el carbono 14 es útil para datar fósiles que tienen 50,000 años de antigüedad o menos. Es particularmente útil para datar sitios arqueológicos.

La distribución de plantas y animales apoyan la evolución

El estudio de la distribución geográfica pasada y presente de los organismos se llama **biogeografía**. La distribución geográfica de los organismos afecta su evolución. Darwin estuvo interesado en la biogeografía y consideró por qué las especies que se encuentran en las islas oceánicas

tienden a parecerse a las especies del continente más cercano, incluso si el ambiente es diferente. También observó que las especies en las islas oceánicas no tienden a parecerse a las especies en islas con ambientes similares en otras partes del mundo.

Darwin estudió las plantas y los animales de dos conjuntos de islas áridas: las islas de Cabo Verde, a casi 640 km de África occidental, y las islas Galápagos, aproximadamente a 960 km al oeste de Ecuador, en América del Sur. En cada grupo de islas, las plantas y animales terrestres eran indígenas (nativos), pero los de las islas Cabo Verde se parecían a las especies africanas y los de las islas Galápagos se parecían a las especies sudamericanas. Las semejanzas de las especies de las Galápagos con las especies sudamericanas eran particularmente sorprendentes si se considera que las islas Galápagos son secas y rocosas, y que la parte más cercana de América del Sur es húmeda y tiene una exuberante selva pluvial. Darwin concluyó que las especies del continente vecino emigraron o fueron transportadas a las islas, donde más tarde se adaptaron al nuevo ambiente y, en el proceso, evolucionaron en nuevas especies.

Si la evolución no fuera un factor en la distribución de las especies, uno esperaría encontrar una especie que pudiera sobrevivir en todas partes. Sin embargo, la distribución geográfica real de los organismos tiene sentido en el contexto de la evolución. Por ejemplo, Australia, que ha sido una masa de tierra separada durante millones de años, tiene organismos característicos. Australia tiene poblaciones de mamíferos ovíparos (monotremas) y mamíferos con bolsas (marsupiales) que no se encuentran en ninguna otra parte. Hace 200 millones de años, Australia y los otros continentes estaban unidos en una gran masa de tierra. Durante el curso de millones de años, el continente australiano gradualmente se separó de los demás. Los monotremas y marsupiales en Australia siguieron proliferando y diversificándose. El aislamiento de Australia también evitó que los mamíferos placentarios, que surgieron en todas partes tiempo después, compitieran con sus monotremas y marsupiales. En otras áreas del mundo donde los mamíferos placentarios evolucionaron, la mayoría de los monotremas y marsupiales se extinguieron.

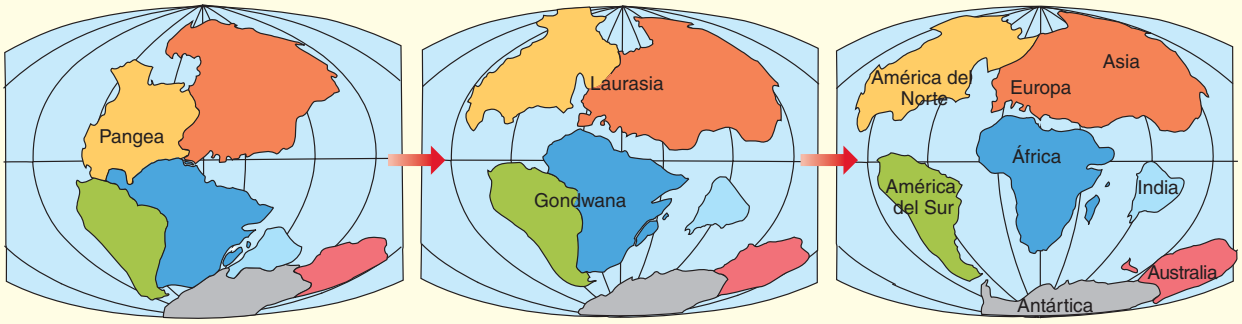
Considere ahora cómo la geología dinámica de la Tierra afecta la biogeografía y la evolución.

Biogeografía y evolución están relacionadas con la historia geológica de la Tierra

En 1915, el científico alemán Alfred Wegener, quien observó una correspondencia entre las formas geográficas de América del Sur y África, propuso que todas las masas de tierra en una época estuvieron unidas en un enorme supercontinente, que él llamó Pangea (**FIGURA 18-11a**). Además sugirió que Pangea se separó después y que las diversas masas de tierra se separaron en un proceso conocido como **deriva continental**. Wegener no conocía algún mecanismo que pudiera provocar la deriva continental, de modo que su idea, aunque debatida inicialmente, se ignoró en gran medida.

En la década de 1960, evidencia científica proporcionó la explicación para la deriva continental. La corteza de la Tierra está compuesta de

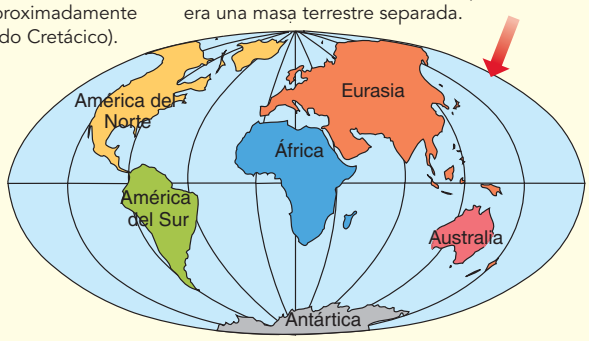
PUNTO CLAVE **Los geólogos plantean la hipótesis de que la separación de Pangea sólo es la más reciente en una serie de separaciones y colisiones continentales que han tenido lugar desde épocas muy tempranas en la historia de la Tierra.**



(a) El supercontinente Pangea, hace aproximadamente 240 millones de años (período Triásico).

(b) La separación de Pangea en Laurasia (hemisferio norte) y Gondwana (hemisferio sur) comenzó aproximadamente hace 180 millones de años. Las masas terrestres se veían de esta forma hace aproximadamente 120 millones de años (período Cretácico).

(c) Mayor separación de masas terrestres, hace 60 millones de años (período Paleógeno temprano). Observe que Europa y América del Norte todavía están unidas y que India era una masa terrestre separada.



(d) Los continentes en la actualidad.

FIGURA 18-11 ***Animada*** **Deriva continental**

siete grandes placas (más algunas más pequeñas) que flotan en el manto, que es la capa principalmente sólida de la Tierra que yace bajo la corteza y arriba del núcleo. (Debido a su temperatura más caliente, la roca sólida del manto es más plástica que la roca sólida de la corteza sobre ella).

Las masas terrestres están situadas en alguna de estas placas. Conforme la placa se mueve, los continentes cambian sus posiciones relativas (**FIGURAS 18-11b, c** y **d**). El movimiento de las placas de corteza se denomina **tectónica de placas**.

Cualquier área donde se encuentren dos placas es un sitio de intensa actividad geológica. Los terremotos y volcanes son comunes en dichas regiones. Tanto San Francisco, notable por sus terremotos, como el volcán Monte Santa Helena están situados donde se juntan dos placas. Si las masas de tierra se encuentran en los bordes de dos placas adyacentes, pueden formarse montañas. Los Himalaya se formaron cuando la placa que transporta a la India embistió contra la placa que transporta a Asia. Cuando dos placas golpean una contra otra, una de ellas en ocasiones queda enterrada bajo la otra en un proceso conocido como *subducción*. Cuando dos placas se separan, se forma un surco de lava entre ellas. El océano Atlántico aumenta de tamaño debido a la zona de lava en expansión a lo largo del surco del Atlántico medio, donde se separan dos placas.

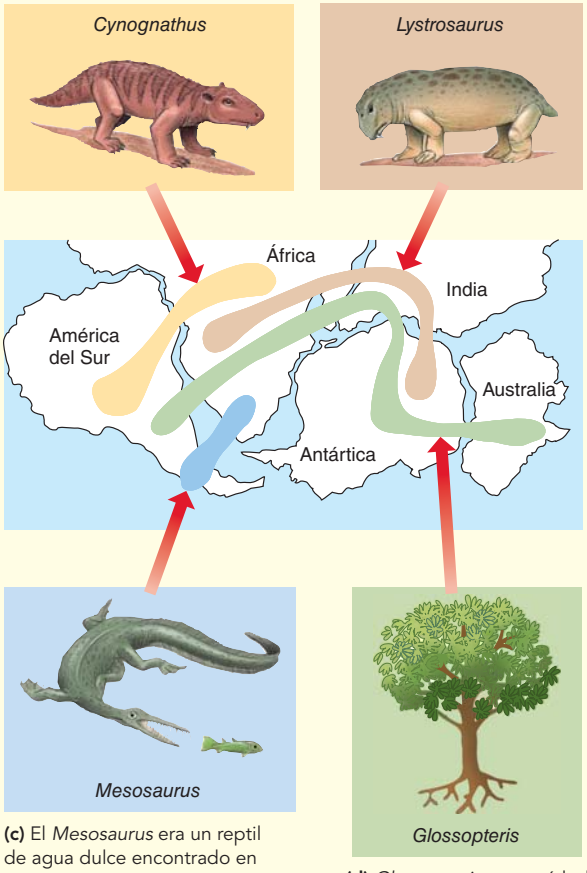
El conocimiento de que los continentes alguna vez estuvieron conectados y desde entonces se han separado es útil para explicar ciertos aspectos de la biogeografía (**FIGURA 18-12**). Del mismo modo, la deriva continental tuvo un importante papel en la evolución de diferentes organismos. Cuando Pangea se formó originalmente durante el período Pérmico tardío, juntó a especies terrestres que evolucionaron por separado unas de otras, lo que condujo a competencia y cierta extinción. La vida marina fue afectada de manera adversa, en parte porque, con los continentes unidos como una gran masa, existían menos áreas costeras. (Las áreas costeras poco profundas contienen mayor diversidad de especies marinas que los ambientes de agua profunda).

Pangea se separó en varias masas terrestres hace aproximadamente 180 millones de años. Al ocurrir la deriva continental, las poblaciones se aislaron geográficamente, estuvieron expuestas a diferentes condiciones ambientales y comenzaron a divergir a lo largo de rutas evolutivas separadas. Como resultado, las plantas, animales y otros organismos de continentes antes conectados (América del Sur y África, por ejemplo) se diferenciaron. La deriva continental también provocó cambios graduales en las corrientes oceánicas y atmosféricas que tuvieron profunda influencia sobre la biogeografía y la evolución de los organismos. (La biogeografía se estudia un poco más en el capítulo 56).

PUNTO CLAVE **El conocimiento de que los continentes estuvieron unidos en alguna época explica la distribución única de ciertas plantas y animales fósiles.**

(a) El *Cynognathus* era un reptil carnívoro encontrado en rocas del Triásico en América del Sur y África.

(b) El *Lystrosaurus* era un reptil herbívoro encontrado en rocas del Triásico en África, India y Antártica.



(c) El *Mesosaurus* era un reptil de agua dulce encontrado en rocas del Pérmico en América del Sur y África.

(d) *Glossopteris* era un árbol que producía semillas encontrado en rocas del Pérmico en América del Sur, África, India, Antártica y Australia.

Adaptado de E. H. Colbert, *Wandering Lands and Animals*, Hutchinson, London, 1973.

FIGURA 18-12 Distribución de fósiles en continentes que estuvieron unidos durante los períodos Pérmico y Triásico (hace 286 a 213 millones de años)

La anatomía comparada de especies relacionadas demuestra semejanzas en sus estructuras

La comparación de los detalles estructurales de características que se encuentran en organismos diferentes pero relacionados revela una semejanza básica. Los detalles de esas características revelan que se derivan de un ancestro común y se denominan **características homólogas**; la condición se conoce como **homología**. Por ejemplo, considere los huesos de las extremidades de los mamíferos. Un brazo humano, la pata delantera de un gato, la aleta frontal de una ballena y el ala de un murciélago, aunque muy diferentes en apariencia, tienen arreglos de huesos, músculos y nervios sorprendentemente similares. La **FIGURA 18-13** muestra una comparación de sus estructuras esqueléticas. Cada una tiene un solo hueso (el húmero) en la parte de la extremidad más cercana al tronco del cuerpo, seguido por los dos huesos (radio y cúbito) del antebrazo, un grupo de huesos (carpo) en la muñeca y un número variable de dedos (metacarpo y falanges). Esta similitud es particularmente sorprendente porque brazos, patas delanteras, aletas y alas se usan para diferentes tipos de locomoción, y no hay una razón mecánica decisiva para que sean estructuralmente similares. Los arreglos semejantes de las partes de las extremidades anteriores son evidentes en aves, reptiles y anfibios ancestrales, e incluso en los primeros peces que salieron del agua hacia la tierra hace cientos de millones de años (vea la figura 32-17).

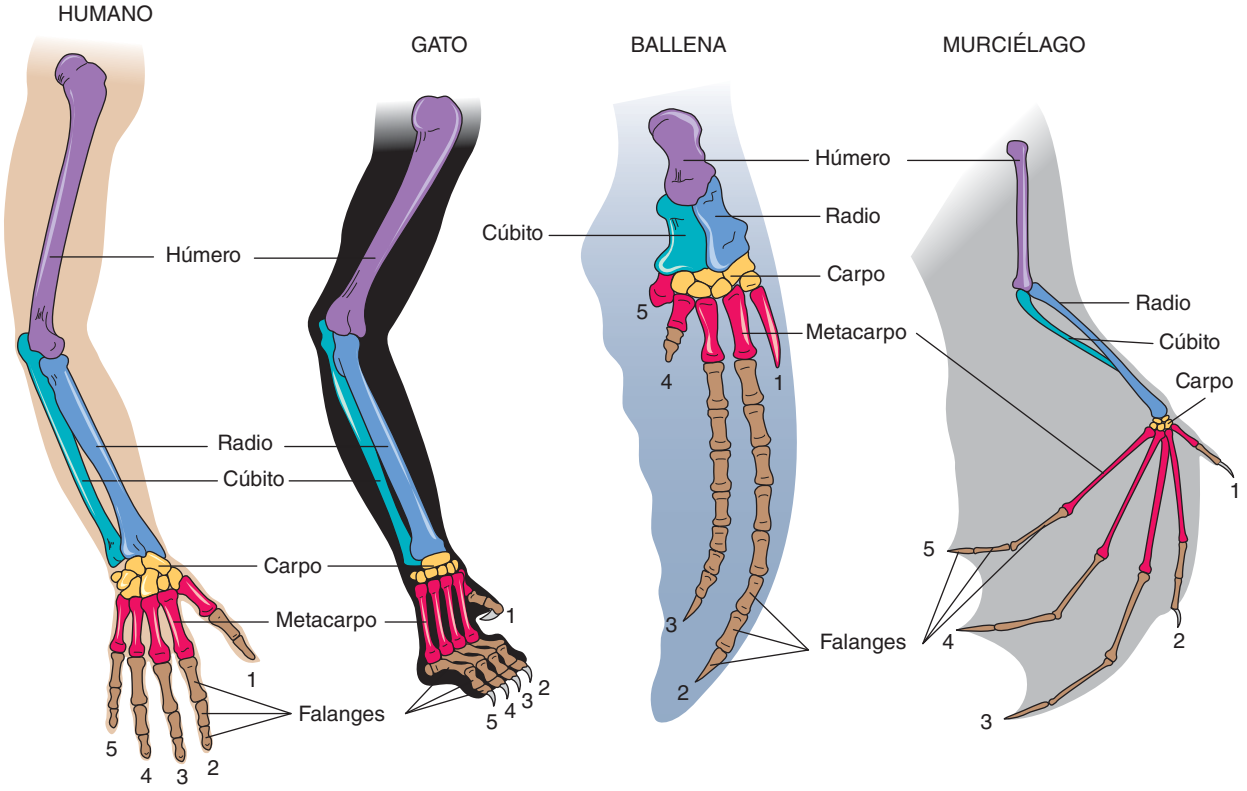


FIGURA 18-13 ***Animada*** **Homología estructural en vertebrados**
El brazo humano, la pata delantera de un gato, la aleta de una ballena y el ala de un murciélago tienen una similitud estructural subyacente básica porque se derivan de un ancestro común. Los cinco dedos están numerados en cada dibujo.

Las hojas brindan un ejemplo de homología en las plantas. En muchas especies de plantas, las hojas se han modificado para funciones distintas a la fotosíntesis. Una espina de cactus y un zarcillo de guisante, aunque muy diferentes en apariencia, son homólogos porque ambos son hojas modificadas (**FIGURA 18-14**). La espina protege el suculento tejido del tallo del cactus, mientras que el zarcillo, que se enreda en un objeto pequeño una vez que tiene contacto con él, ayuda a sostener el tallo en ascenso de la planta de guisante. Tales modificaciones en órganos usados en diferentes formas son el resultado esperado de un origen evolutivo común. La estructura básica presente en un ancestro común se modificó en diferentes formas para distintas funciones conforme varios descendientes evolucionaron más tarde.

No obstante, no todas las especies con características "similares" descienden de un ancestro común reciente. En ocasiones, condiciones ambientales análogas resultan en la evolución de adaptaciones similares. Dicha evolución independiente de estructuras similares en organismos con relación distante se conoce como **evolución convergente**. Los cerdos hormigueros, osos hormigueros y pangolines son un excelente ejemplo de evolución convergente (**FIGURA 18-15**). Se parecen unos a otros en estilo de vida y ciertas características estructurales. Todos tienen garras fuertes y agudas para excavar en hormigueros y termiteros, y morros alargados con largas lenguas pegajosas para capturar dichos insectos. Sin embargo, cerdos hormigueros, osos hormigueros y pangolines evolucionaron a partir de tres órdenes de mamíferos con relación muy distante. (Vea la figura 32-28, que muestra varios ejemplos de evolución convergente en mamíferos placentarios y marsupiales).

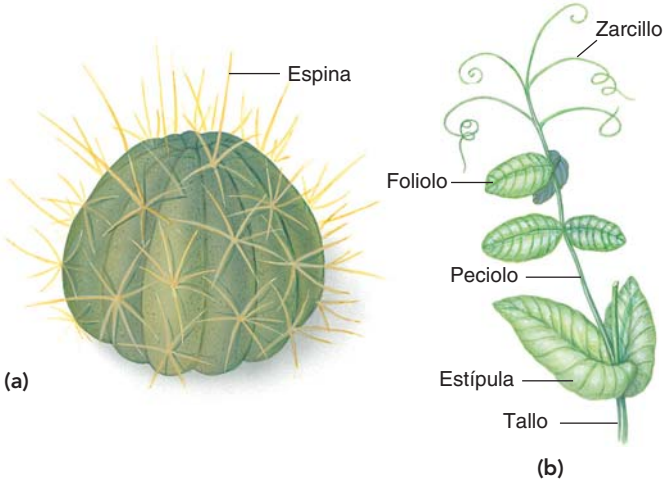


FIGURA 18-14 **Homología en plantas**
(a) Las espinas de la biznaga de agua (*Ferocactus wislizenii*) son hojas modificadas, así como **(b)** los zarcillos del guisante de jardín (*Pisum sativum*). Las hojas del guisante de jardín son compuestas; esto es: están divididas en componentes más pequeños llamados foliolos. Los foliolos terminales se modifican en zarcillos que frecuentemente se ramifican.

Las características estructuralmente similares que no son homólogas pero tienen funciones semejantes que evolucionaron de manera independiente en organismos con parentesco distante se dice que son **características homoplásticas**. Dichas similitudes en diferentes especies que son adquiridas de manera independiente mediante evolución convergente y no por descendencia común se llaman **homoplasia.**[2]

[2]Un término antiguo, menos preciso, que todavía usan algunos biólogos para referirse a las características no homólogas con funciones similares es *analogía*.

Kjell B. Sandved/Visuals Unlimited

(a) El cerdo hormiguero (*Orycteropus afer*) es nativo del centro, sur y oriente de África.

Gunter Ziesler/Peter Arnold, Inc.

(b) Un oso hormiguero gigante (*Myrmecophaga tridactyla*) en un termitero. El oso hormiguero es nativo de América Latina, desde el sur de México hasta el norte de Argentina.

Mandal Ranjit/Photo Researchers, Inc.

(c) El pangolín (*Manis crassicaudata*) es nativo de África y del sur al sureste de Asia.

FIGURA 18-15 Evolución convergente
Tres mamíferos con relación distante adaptados independientemente para comer hormigas y termitas en ambientes de pastizal-bosque similares en diferentes partes del mundo.

Por ejemplo, las alas de varios animales voladores con relación distante, como insectos y aves, se parecen superficialmente entre ellas; son características homoplásticas que evolucionaron con el paso del tiempo para satisfacer la función común de volar, aunque difieren en aspectos más fundamentales. Las alas de las aves son extremidades anteriores modificadas sostenidas por huesos, mientras que las alas de los insectos quizá evolucionaron a partir de apéndices parecidos a branquias presentes en los ancestros acuáticos de los insectos.

Las espinas, que son hojas modificadas, y las púas, que son tallos modificados, son un ejemplo de homoplasia en plantas. Espinas y púas se parecen mutuamente de manera superficial pero son características homoplásticas que evolucionaron en forma independiente para resolver la necesidad común de protección de los herbívoros (**FIGURA 18-16**).

Como la homología, la homoplasia ofrece evidencia crucial de la evolución. Las características homoplásticas son de interés evolutivo porque demuestran que los organismos con ascendencias separadas pueden adaptarse en formas parecidas a demandas ambientales similares.

La anatomía comparada también revela la existencia de **estructuras vestigiales**. Muchos organismos contienen órganos o partes de órganos que en apariencia son inoperantes y degenerados, con frecuencia de tamaño reducido o que carecen de alguna parte esencial. Las estructuras vestigiales son restos de estructuras más desarrolladas que estuvieron presentes y fueron funcionales en organismos ancestrales. En el cuerpo humano, más de 100 estructuras se consideran vestigiales, incluido el cóccix (huesos de la cola fusionados), los terceros molares (muelas del juicio) y los músculos que mueven las orejas. Ballenas y pitones tienen huesos vestigiales de extremidades posteriores (**FIGURA 18-17**); los cerdos tienen dedos vestigiales que no tocan el suelo; las aves sin alas como el kiwi tienen huesos de alas vestigiales; y muchos animales ciegos, de madrigueras o que habitan en cuevas tienen ojos vestigiales inoperantes.

Es de esperar la presencia ocasional de una estructura vestigial conforme una especie se adapta a un modo de vida cambiante. Algunas estructuras se vuelven mucho menos importantes para la supervivencia y pueden terminar como vestigios. Cuando una estructura ya no confiere una ventaja selectiva, puede volverse más pequeña y perder gran parte o el total de su función con el paso del tiempo. Sin embargo, dado que la presencia de la estructura vestigial por lo general no es dañina para el organismo, la presión selectiva para eliminarla por completo es débil y la estructura vestigial se encuentra en muchas generaciones posteriores.

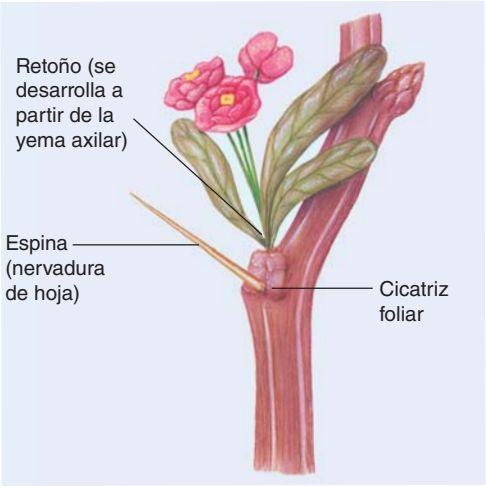
Las comparaciones moleculares entre organismos proporcionan evidencia de la evolución

Fósiles, biogeografía y anatomía comparada proporcionaron a Darwin importantes pistas acerca de la historia evolutiva de la vida. En la actualidad, las semejanzas y diferencias en la bioquímica y biología molecular de varios organismos proporciona convincente evidencia adicional de las relaciones evolutivas. La evidencia molecular de la evolución incluye el código genético universal y las secuencias conservadas de aminoácidos en las proteínas y de nucleótidos en el ADN.

El código genético virtualmente es universal

Los organismos deben sus características a los tipos de proteínas que poseen, que a su vez están determinadas por la secuencia de nucleótidos en su ácido ribonucleico mensajero (ARNm), como lo especifica el orden de nucleótidos en su ADN. La evidencia de que toda la vida está relacionada proviene del hecho de que todos los organismos usan un código genético que virtualmente es idéntico. (Existen algunas variaciones menores en el código genético. Por ejemplo, algunas mitocondrias tienen varias desviaciones del código estándar).

Recuerde del capítulo 13 que el código genético especifica un triplete (una secuencia de tres nucleótidos en el ADN) que codifica un codón particular (una secuencia de tres nucleótidos en el ARNm). El codón codifica entonces un aminoácido particular en una cadena de polipéptido. Por ejemplo, "AAA" en el ADN codifica "UUU" en el ARNm, que a su vez codifica el aminoácido fenilalanina en organismos tan diversos como camarones, humanos, bacterias y tulipanes. De hecho, "AAA" codifica fenilalanina en todos los organismos examinados hasta el momento.



(a) Una espina de agracejo japonés (*Berberis thunbergii*) es una hoja modificada. (En este ejemplo, la espina en realidad es la nervadura de la hoja original, de la que se despojó).

(b) Las púas de espino rojo (*Crataegus mollis*) son tallos modificados que se desarrollan a partir de yemas axilares.

FIGURA 18-16 **Homoplasia en plantas**

La universalidad del código genético (no se ha encontrado otro código en ningún organismo) es evidencia convincente de que todos los organismos surgieron a partir de un ancestro común. El código genético se ha mantenido y transmitido a lo largo de todas las ramas del árbol evolutivo desde su origen en algún organismo extremadamente temprano (y exitoso).

Proteínas y ADN contienen un registro del cambio evolutivo

Los investigadores han realizado miles de comparaciones de secuencias de proteínas y ADN en varias especies durante los últimos 30 años. Más aún, el reciente auge en la información de secuencias de ADN (actualmente se tiene secuenciado el genoma de más de 1000 especies) comienza a brindar un cúmulo de datos evolutivos conforme se comparan dichos genomas. Las relaciones basadas en las secuencias generalmente concuerda con los primeros estudios, los cuales basaron sus relaciones evolutivas en semejanzas estructurales entre los organismos vivos y en datos de fósiles de organismos extintos.

Las investigaciones de la secuencia de aminoácidos en las proteínas que desempeñan el mismo papel en muchas especies han revelado que tienen grandes semejanzas como también ciertas diferencias específicas. Incluso los organismos que sólo están remotamente relacionados comparten algunas proteínas, como el citocromo *c*, que es parte de la cadena de transporte de electrones en la respiración aeróbica. Para sobrevivir, todos los organismos aerobios necesitan una proteína respiratoria con la misma estructura y función básicas del citocromo *c* de su ancestro común. En consecuencia, no todos los aminoácidos que confieren las características estructurales y funcionales del citocromo *c* tienen libertad para cambiar. Cualquier mutación que cambiara la secuencia de aminoácidos en sitios estructuralmente importantes de la molécula del citocromo *c* habría sido dañina, y la selección natural habría evitado que tales mutaciones se transmitieran a generaciones futuras. Sin embargo, en el curso de la larga evolución independiente de diferentes organismos, las mutaciones resultaron en la sustitución de muchos aminoácidos en ubicaciones menos importantes en la molécula de citocromo *c*. Mientras más grandes sean las diferencias en las secuencias de aminoácidos de sus moléculas de citocromo *c*, más tiempo ha transcurrido desde que dos especies divergieron.

Puesto que las secuencias de aminoácidos de una proteína están codificadas en el ADN, las diferencias en las secuencias de aminoácidos reflejan de manera indirecta la naturaleza y el número de cambios en el par de bases de ADN subyacente que debieron ocurrir durante la evolución. Desde luego, no todo el ADN codifica para proteínas (son testigos los intrones y los genes de ARN de transferencia). La **secuenciación de ADN** (esto es; la determinación del orden de bases de nucleótidos en el ADN, tanto del ADN que codifica proteínas como del ADN que no codifica proteínas) es útil en la determinación de las relaciones evolutivas.

Por lo general, mientras más estrechamente relacionadas se consideren las especies sobre la base de otra evidencia científica, mayor será el porcentaje de secuencias de nucleótidos que tengan en común sus moléculas de ADN. Por ejemplo, al usar los datos de secuencia de ADN en la **FIGURA 18-18** es posible concluir que el pariente vivo más cercano de los humanos es el chimpancé (porque su ADN tiene el menor porcentaje de diferencias en la secuencia examinada). (La evolución de los primates se estudia en el capítulo 22).

En algunos casos, la evidencia molecular desafía las ideas evolutivas tradicionales que se basaron en comparaciones estructurales entre especies vivientes y/o en estudios de esqueletos fósiles. Considere los mamíferos ungulados con dedos pares como cerdos, camellos, ciervos, antílopes, reses e hipopótamos. Las ballenas carecen de dedos y tradicionalmente no se clasificaban como parientes cercanos de los mamíferos ungulados.

E. R. Degginger/Animals Animals

(a) Una pitón africana (*Python sebae*).

J. D. Cunningham/Visuals Unlimited

(b) Acercamiento de parte de un esqueleto de pitón que muestra los huesos de las extremidades posteriores.

FIGURA 18-17 **Estructuras vestigiales**

Todas las pitones tienen remanentes de huesos de extremidades posteriores incrustados en sus cuerpos.

FIGURA 18-18 Diferencias en secuencias de nucleótidos de ADN como evidencia de relaciones evolutivas

La comparación del mismo gen en diferentes organismos brinda una ventana a la evolución. Aquí las diferencias en la región no codificadora del gen β-globina se comparan entre humanos y otros primates. Los biólogos evolutivos comienzan a expandir dichos estudios de comparar uno o varios genes, a comparar genomas enteros.

La **FIGURA 18-19** muestra un **cladograma**, o **árbol filogenético**, con base en datos moleculares de ballenas y mamíferos ungulados seleccionados. Dichos cladogramas, diagramas que muestran líneas de descendencia, pueden obtenerse a partir de diferencias en una secuencia dada de nucleótidos de ADN. Este diagrama indica que las ballenas están más estrechamente relacionadas con los hipopótamos que con cualquier otro mamífero ungulado. Es probable que las ramas que representan ballenas e hipopótamos divergieran en un momento relativamente reciente debido a la cercana similitud de secuencias de ADN en dichas especies. En contraste, los camellos, que tienen secuencias de ADN que son menos similares a las de las ballenas, divergieron mucho más temprano. La evidencia molecular indica que ballenas e hipopótamos comparten un ancestro común reciente.

La evidencia molecular que vincula ballenas y mamíferos ungulados con dedos pares condujo a una revaloración de las ballenas fósiles tempranas. Al igual que los mamíferos ungulados de hoy, los fósiles tempranos de ballenas tenían un número par de dedos en sus apéndices. Las ballenas fósiles también tienen el mismo tipo de astrágalo especializado (llamado polea doble) que los hipopótamos y otros mamíferos ungulados.

La biología del desarrollo ayuda a revelar patrones evolutivos

Ya en 1975 los biólogos sugerían que los cambios reguladores en la expresión génica, en particular de los genes involucrados en el desarrollo, eran responsables de muchas diferencias entre especies cercanamente relacionadas. En la actualidad mucha evidencia apoya la idea de que los cambios reguladores (la manera en que los genes se activan o desactivan durante el desarrollo) ayuda a explicar la diversidad de formas en especies con genes similares. Las mutaciones en los genes que regulan el desarrollo con frecuencia resultan en estructuras dramáticamente diferentes (vea la figura 17-12).

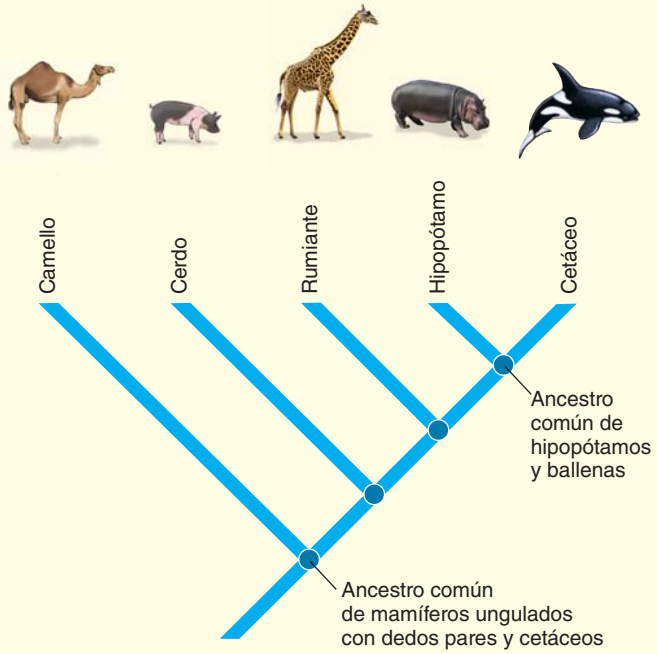
Cada vez más, la biología del desarrollo, en particular en el ámbito molecular, brinda respuestas a preguntas como: ¿en qué forma las serpientes se estiraron y perdieron sus extremidades? En muchos casos, cambios evolutivos como la pérdida de extremidades en las serpientes ocurren como resultado de variaciones en los genes que regulan la secuencia ordenada de eventos que ocurren durante el desarrollo. En las pitones, por ejemplo, la pérdida de extremidades anteriores y la elongación del cuerpo están ligadas con mutaciones en varios genes *Hox* que afectan la expresión de los patrones corporales y la formación de extremidades en una gran variedad de animales. (Vea la discusión de los grupos de genes *Hox* en el capítulo 17). Las extremidades posteriores pueden no desarrollarse porque el tejido embrionario de la pitón no responde a señales internas que disparan la elongación de las patas.

Los genetistas del desarrollo en la Escuela de Medicina en Harvard y la Universidad de Princeton estudian las bases de desarrollo para las diferentes formas de pico de los pinzones de Galápagos. Determinaron que un gen que codifica una importante molécula de señalización, la proteína morfogenética de hueso 4 (BMP4), afecta el desarrollo del esqueleto craneofacial de las aves. El gen para BMP4 se activa temprano en el desarrollo y tiene un mayor nivel de expresión en las especies de pinzones con picos más largos y más gruesos que en las de pinzones con picos más pequeños.

La evidencia científica demuestra de manera abrumadora que el desarrollo en diferentes animales está controlado por los mismos tipos de genes; tales semejanzas genéticas en una gran variedad de organismos refleja una historia evolutiva compartida. Por ejemplo, los vertebrados tienen patrones similares de desarrollo embrionario que indican que comparten un ancestro común. Todos los embriones vertebrados tienen músculos segmentados, sacos faríngeos (garganta), un corazón tubular sin lados izquierdo y derecho, un sistema de arterias conocido como *arcos aórticos* en la región faríngea y muchas otras características compartidas. Todas estas estructuras son necesarias y funcionales en el pez en desarrollo. Los pequeños músculos segmentados del embrión de pez dan lugar a los músculos segmentados usados por el pez adulto al nadar. Los sacos faríngeos salen a la superficie como hendiduras branquiales. El corazón del pez adulto sigue sin dividirse y bombea sangre hacia las branquias que se desarrollan en asociación con los arcos aórticos.

Puesto que ninguna de estas características embrionarias persisten en los adultos de reptiles, aves o mamíferos, ¿por qué estas estructuras similares a las de los peces se presentan en sus embriones? La evolución es un proceso conservador y la selección natural construye sobre lo que ya existe en vez de comenzar desde cero. La evolución de nuevas características con frecuencia no requiere la evolución de nuevos genes de desarrollo, más bien depende de una modificación en los genes del desarrollo que ya existen (vea la discusión acerca de las preadaptaciones en el capítulo 20). Se cree que los vertebrados terrestres evolucionaron a partir de ancestros con forma de pez; por tanto, comparten algunas de las primeras etapas de desarrollo que todavía se encuentran en los peces

PUNTO CLAVE **Este diagrama de ramificación, llamado *cladograma*, muestra relaciones evolutivas hipotéticas. Los organismos que se presentan aquí comparten un ancestro común.**



Adaptado de Nikaido, M., et al., "Phylogenetic Relationships among Cetartiodactyls Based on Insertions of Short and Long Interspersed Elements: Hippopotamuses Are the Closest Extant Relatives of Whales", *Proceedings of the National Academy of Sciences*, Vol. 96, 31 de agosto de 1999.

FIGURA 18-19 Cladograma de ballenas y sus parientes vivos más cercanos

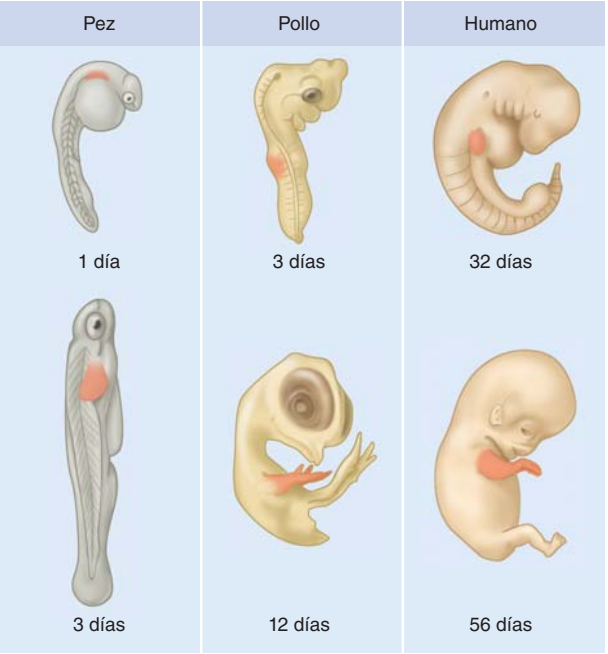
Las diferencias en secuencias de ADN entre mamíferos seleccionados sugiere que los mamíferos ungulados, como los hipopótamos y las jirafas, son los parientes vivos más cercanos de las ballenas. El hipopótamo probablemente es el pariente vivo más cercano de las ballenas y otros cetáceos. Los nodos (*círculos*) representan puntos de ramificación donde una especie se divide en dos o más linajes. (Los rumiantes son mamíferos como las vacas, ovejas y jirafas que tienen un estómago de múltiples cámaras y mastican material vegetal regurgitado para hacerlo más digerible).

actuales. La acumulación de cambios genéticos al paso del tiempo en dichos vertebrados modificó la estructura corporal básica que se encuentra en el desarrollo de los peces (**FIGURA 18-20**).

Las hipótesis evolutivas se ponen a prueba experimentalmente

Cada vez más, los biólogos diseñan experimentos imaginativos, con frecuencia en escenarios naturales, para poner a prueba hipótesis evolutivas. David Reznick, de la Universidad de California en Santa Bárbara, y John Endler, de la James Cook University en Australia, estudian evolución en poblaciones de guppies en Venezuela y Trinidad, una pequeña isla en el sur del Caribe.

Reznick y Endler observaron que diferentes corrientes tienen distintos tipos y número de peces que depredan a los guppies. Los peces



John Burgoyne/National Geographic Image Collection

FIGURA 18-20 Desarrollo de aletas de pez, alas de pollo y extremidades humanas

Peces, pollos y humanos son vertebrados con genes sorprendentemente similares. Aunque los embriones tempranos de estos organismos son muy parecidos, las áreas en color naranja siguen diferentes rutas de desarrollo, lo que resulta en aletas, alas o extremidades. (Las figuras no están a escala).

depredadores que se alimentan de los guppies más grandes están presentes en todas las corrientes a elevaciones más bajas; tales áreas de intensa presión depredadora se conocen como *hábitats de alta depredación*. Los depredadores con frecuencia son excluidos de los tributarios o áreas corriente arriba por rápidos y cascadas. Las áreas arriba de tales barreras se conocen como *hábitats de baja depredación* porque sólo contienen una especie de pequeño pez depredador que ocasionalmente se alimenta de guppies más pequeños.

Las diferencias en depredación están correlacionadas con muchas diferencias en los guppies, como la coloración del macho, el comportamiento y atributos conocidos como *rasgos de historia de vida* (que se estudian con más detalle en el capítulo 53). Dichos rasgos incluyen edad y tamaño al momento de la maduración sexual, el número de descendientes por evento reproductivo, el tamaño de los descendientes y la frecuencia de la reproducción. Por ejemplo, los adultos guppies son más grandes en las corrientes que se encuentran a mayores elevaciones mientras que los más pequeños están en corrientes a elevaciones más bajas.

¿Realmente los depredadores provocan la evolución de estas diferencias? Reznick y sus colegas pusieron a prueba esta hipótesis evolutiva al realizar experimentos de campo en Trinidad. Al sacar ventaja de las cascadas que evitan el movimiento corriente arriba de los guppies, de sus depredadores o de ambos, movieron guppies o depredadores de éstos sobre tales barreras. Por ejemplo, los guppies de un hábitat de alta depredación se introdujeron en un hábitat de baja depredación al moverlos superando una cascada hacia una sección de la corriente que estaba libre de guppies y grandes depredadores. La única especie de pez que vivía en esta sección de corriente antes de la introducción era el pez depredador pequeño.

Once años después, los investigadores capturaron hembras adultas del sitio de introducción (hábitat de baja depredación) y del sitio de control abajo de la cascada (hábitat de alta depredación). Criaron a dichas hem-

bras en sus laboratorios y compararon los rasgos de historia de vida de generaciones sucesivas. Los descendientes de los guppies introducidos en el hábitat de baja depredación maduraron a un mayor tamaño que los descendientes de los guppies en el sitio de control abajo de la cascada (**FIGURA 18-21**). También produjeron menos descendientes, aunque más grandes. Las poblaciones de peces introducidos evolucionaron para tener historias de vida similares a las de los peces que se suelen encontrar en los hábitats de baja depredación. Estudios similares demostraron que los depredadores han tenido un papel activo en la evolución de otros rasgos, como el número promedio de descendientes producidos durante la vida de una hembra individual (fecundidad), la coloración del macho y el comportamiento.

La evolución rápida en una escala de años también se ha observado en organismos tan diversos como caracoles marinos, mejillones, gusanos del jaboncillo, efímeras, lagartos anole, 'i'iwis (mieleros escarlata) y conejos silvestres. Estos y otros experimentos y observaciones demuestran no sólo que la evolución es real, sino que también ocurre ahora, impulsada por fuerzas ambientales selectivas, como la depredación, que puede manipularse experimentalmente. Darwin supuso de manera incorrecta que la evolución era tan gradual que los humanos no podían observarla. Como apunta Jonathan Weiner, autor de *The Beak of the Finch: A Story of Evolution in Our Time* (El pico de los pinzones: una historia de evolución en nuestra época): "Darwin no conocía la fuerza de su teoría. Subestimó enormemente el poder de la selección natural. Su acción no es ni rara ni lenta. Conduce a evolución todos los días y todas las horas, en todo el entorno, y uno puede observarla".

Repaso

- ¿Cómo datan fósiles los científicos?
- ¿Cómo puede explicar que los fósiles de *Mesosaurus*, un reptil extinto que no podía nadar en mar abierto, se encuentren en las partes sureñas tanto de África como de América del Sur?
- ¿En qué forma las características homólogas y homoplásticas ofrecen evidencia de la evolución?
- ¿De qué manera la biología del desarrollo proporciona evidencia de una ascendencia común para vertebrados tan diversos como reptiles, aves, cerdos y humanos?
- ¿Cómo favorecen las preferencias de los depredadores la evolución de tamaño en los guppies?

RESUMEN: ENFOQUE EN LOS OBJETIVOS DE APRENDIZAJE

18.1 *(página 392)*

1 Definir *evolución*.

- **Evolución** es la acumulación de cambios heredados dentro de una **población** a lo largo del tiempo. Evolución es el concepto unificador de la biología, porque vincula todos los campos de las ciencias de la vida en un cuerpo coherente de conocimiento.

18.2 *(página 392)*

2 Discutir el desarrollo histórico de la teoría evolutiva.

- Jean Baptiste de Lamarck fue el primer científico en proponer que los organismos experimentan cambio con el correr del tiempo como resultado de algún fenómeno natural y no por intervención divina. Lamarck pensó que los organismos estaban dotados con una fuerza vital que los impulsaba a cambiar hacia mayor complejidad con el tiempo. Consideró que los organismos podían transmitir a sus descendientes caracteres adquiridos durante sus vidas.
- Las observaciones de Charles Darwin mientras viajó en el HMS *Beagle* fueron la base para su teoría evolutiva. Darwin trató de explicar las semejanzas entre animales y plantas de las áridas islas Galápagos y el húmedo continente sudamericano.
- Darwin estuvo influido por la **selección artificial**, en la que los criadores desarrollan muchas variedades de plantas y animales domesticados sólo en pocas generaciones. Darwin aplicó a las poblaciones naturales las ideas de Thomas Malthus acerca del aumento natural en poblaciones humanas. Darwin estuvo influido por la idea de que la Tierra era extremadamente antigua, una idea promovida por Charles Lyell y otros geólogos.

18.3 *(página 393)*

3 Explicar las cuatro premisas de la evolución mediante selección natural propuestas por Charles Darwin.

- Charles Darwin y Alfred Wallace propusieron de manera independiente la evolución mediante **selección natural**, que se basa en cuatro observaciones. Primero: la variación genética existe entre los individuos en una población. Segundo: la capacidad reproductiva de cada especie hace que sus poblaciones tengan el potencial de aumentar geométricamente en número con el transcurso del tiempo. Tercero: los organismos compiten unos con otros por los recursos necesarios para la vida, como alimento, espacio vital, agua y luz. Cuarto: los descendientes con la combinación más favorable de características heredadas tienen más probabilidad de sobrevivir y reproducirse, y transmiten dichas características genéticas a la siguiente generación.
- La selección natural resulta en **adaptaciones**, modificaciones evolutivas que mejoran las posibilidades de supervivencia y éxito reproductivo en un ambiente particular. Con el tiempo, pueden acumularse suficientes cambios en poblaciones geográficamente separadas para producir nuevas especies.

CENGAGENOW™ **Aprenda más acerca de las islas Galápagos y los pinzones de estas islas haciendo clic sobre las figuras en CengageNOW.**

4 Comparar la síntesis moderna con la teoría evolutiva original de Darwin.

- La **síntesis moderna** combina la teoría evolutiva mediante selección natural de Darwin con la genética moderna para explicar por qué varían los individuos en una población y cómo las especies se adaptan a su ambiente.
- La **mutación** brinda la variabilidad genética sobre la que actúa la selección natural durante la evolución.

18.4 *(página 397)*

5 Resumir la evidencia de la evolución obtenida a partir del registro fósil.

- La evidencia directa de la evolución proviene de los **fósiles**, los restos o trazas de organismos antiguos. Las capas de roca sedimentaria por lo general se presentan en su secuencia de deposición, con las capas más recientes encima de las más antiguas. Los **fósiles índice** caracterizan una capa específica a lo largo de grandes áreas geográficas. Los **radioisótopos** presentes en una roca ofrecen una forma de medir con precisión la edad de la roca.

CENGAGENOW™ **Aprenda más acerca de los intermediarios fósiles haciendo clic sobre la figura en CengageNOW.**

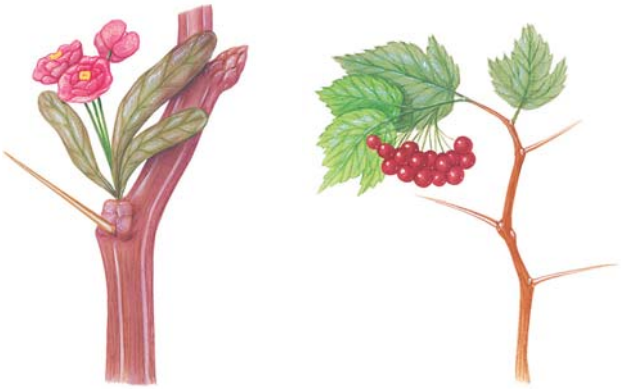
6 Definir *biogeografía* y describir cómo la distribución de los organismos da apoyo a la evolución.

- La **biogeografía**, la distribución geográfica de los organismos, afecta su evolución. Las áreas que han estado separadas del resto del mundo durante mucho tiempo contienen organismos que evolucionaron en aislamiento y por tanto son únicos para dichas áreas.
- En una época los continentes estaban unidos y formaban un supercontinente. La **deriva continental**, la cual hizo que las diversas masas de tierra se rompieran y separaran, tuvo un importante papel en la evolución.

CENGAGENOW™ **Observe la deriva continental haciendo clic en la figura en CengageNOW.**

7 Describir la evidencia de la evolución obtenida a partir de la anatomía comparada.

- Las **características homólogas** tienen semejanzas estructurales básicas, aun cuando las estructuras puedan usarse en diferentes formas porque las características homólogas se derivan de la misma estructura en un ancestro común. Entre los organismos que tienen características homólogas existen afinidades evolutivas.
- Las **características homoplásticas** evolucionaron independientemente para tener funciones similares en organismos con relaciones distantes. Las características homoplásticas demuestran **evolución convergente**, en la que los organismos con ascendientes separados se adaptaron en formas similares ante demandas ambientales semejantes.



- Las **estructuras vestigiales** son restos no funcionales o degenerados de estructuras que estuvieron presentes y eran funcionales en organismos ancestrales. Las estructuras ocasionalmente se convierten en vestigiales conforme las especies se adaptan a diferentes modos de vida.

CENGAGENOW™ **Aprenda más acerca de las estructuras vestigiales haciendo clic sobre la figura en CengageNOW.**

8 Explicar brevemente cómo la biología molecular y la biología del desarrollo brindan comprensión del proceso evolutivo.

- La evidencia molecular para la evolución incluye el código genético universal y las secuencias conservadas de aminoácidos en proteínas y de nucleótidos en ADN.
- Los cambios evolutivos con frecuencia son resultado de mutaciones en genes que afectan la secuencia ordenada de eventos durante el desarrollo. El desarrollo en diferentes animales está controlado por el mismo tipo de genes, lo que indica que dichos animales tienen una historia evolutiva compartida.
- La acumulación de cambios genéticos desde que los organismos divergieron, o tomaron rutas evolutivas separadas, modificó el patrón de desarrollo en los embriones de vertebrados más complejos.

9 Proporcionar un ejemplo de cómo se ponen a prueba experimentalmente las hipótesis evolutivas.

- Reznick y Endler estudiaron los efectos de la intensidad de depredación sobre la evolución de poblaciones de guppies en el laboratorio y en la naturaleza. Dichos experimentos son una poderosa herramienta para que los investigadores pongan a prueba los procesos subyacentes de la selección natural.

EVALÚE SU COMPRENSIÓN

1. ¿En cuál de los siguientes conceptos se basa la evolución? (a) los organismos comparten un origen común (b) con el tiempo, los organismos divergieron de un ancestro común (c) las partes corporales de un animal pueden cambiar a lo largo de su vida y dichos cambios adquiridos se transmiten a la siguiente generación (d) a y b (e) a, b y c
2. La evolución es la acumulación de cambios genéticos dentro de _____ a lo largo del tiempo. (a) los individuos (b) las poblaciones (c) las comunidades (d) a y b (e) a y c
3. Charles Darwin propuso que la evolución podía explicarse mediante el éxito reproductivo diferencial de los organismos resultado de su variación que ocurre de manera natural. Darwin llamó a este proceso (a) coevolución (b) evolución convergente (c) selección natural (d) selección artificial (e) homoplasia
4. ¿Cuál de los siguientes *no* es parte del mecanismo de evolución de Darwin? (a) éxito reproductivo diferencial (b) variación en una población (c) herencia de caracteres adquiridos (no genéticos) (d) sobreproducción de descendientes (e) lucha por la existencia
5. La síntesis moderna (a) se basa en la secuencia de fósiles en las capas de rocas (b) usa la genética para explicar la fuente de variación hereditaria que es esencial para la selección natural (c) la propusieron por primera vez los antiguos pensadores griegos (d) considera la influencia de la distribución geográfica de los organismos sobre su evolución (e) es reforzada por homologías que se explican mediante ascendencia común
6. La evolución del tamaño del pico en las diversas especies de pinzones de las Galápagos se asocia con sus (a) cantos (b) dietas (c) tamaños corporales (d) depredadores (e) ninguno de los anteriores
7. El registro fósil (a) por lo general ocurre en roca sedimentaria (b) en ocasiones parece fragmentaria (c) es relativamente completo para organismos de la selva pluvial pero incompleto para organismos acuáticos (d) a y b (e) a, b y c
8. En la _____, el agente de selección es el ambiente, mientras que en la _____, el agente de selección son los humanos. (a) selección natural; evolución convergente (b) mutación; selección artificial (c) homoplasia; homología (d) selección artificial; selección natural (e) selección natural; selección artificial
9. Los cerdos hormigueros, osos hormigueros y pangolines están relacionados sólo de manera distante, pero son similares en estructura y forma como resultado de (a) homología (b) evolución convergente (c) biogeografía (d) estructuras vestigiales (e) selección artificial
10. Las especies de las islas Galápagos (a) son similares a las de otras islas en la misma latitud (b) son similares a las de tierra firme en América del Sur (c) son idénticas a las de otras islas en la misma latitud (d) son idénticas a las de tierra firme en América del Sur (e) son similares a las que hay tanto en tierra firme de África como de América del Sur
11. Los cambios en sólo algunos genes que regulan _____ con frecuencia son responsables de la evolución de nuevas características anatómicas en una población. (a) la formación de fósiles (b) las estructuras vestigiales (c) el desarrollo (d) la biogeografía (e) la adaptación

PENSAMIENTO CRÍTICO

1. **VÍNCULO CON LA EVOLUCIÓN.** El uso de organismos modelo, como el ratón, para la investigación y las pruebas biomédicas de las enfermedades humanas se basa en la suposición de que todos los organismos comparten un ancestro común. ¿En qué evidencia se basa esta suposición?
2. **VÍNCULO CON LA EVOLUCIÓN.** ¿Qué adaptaciones deben poseer los animales para nadar en el océano? ¿Por qué organismos tan genéticamente diferentes como las marsopas, que son mamíferos, y los tiburones, que son peces, son tan similares en forma?
3. **VÍNCULO CON LA EVOLUCIÓN.** El feto humano produce un recubrimiento de pelo fino (el lanugo) que pierde antes o poco después del nacimiento. Los fetos de chimpancés y otros primates también producen recubrimientos de pelo, pero ellos no lo pierden. Explique estas observaciones con base en lo que aprendió en este capítulo.
4. **VÍNCULO CON LA EVOLUCIÓN.** Charles Darwin dijo alguna vez: "No es la más fuerte de las especies la que sobrevive, ni la más inteligente, sino la que responde mejor al cambio". Explique qué trató de decir.
5. **VÍNCULO CON LA EVOLUCIÓN.** Escriba breves párrafos en los que explique cada uno de los siguientes enunciados:
   a. La selección natural elige entre los individuos de una población a aquellos más adaptados a las condiciones ambientales *actuales*. Ello no garantiza la supervivencia en condiciones futuras.
   b. Los individuos no evolucionan, sino las poblaciones.
   c. Los organismos que existen en la actualidad lo hacen porque sus ancestros tuvieron caracteres que permitieron que ellos y sus descendientes proliferaran.
   d. En el ámbito molecular la evolución puede tener lugar mediante el reemplazo de un nucleótido por otro.
   e. Se dice que la evolución ha ocurrido dentro de una población cuando se detectan cambios genéticos mesurables.
6. **VÍNCULO CON LA EVOLUCIÓN.** Aunque la mayoría de las salamandras tienen cuatro patas, algunas especies que viven en aguas poco profundas carecen de extremidades posteriores y tienen extremidades anteriores extremadamente pequeñas (*vea la fotografía*). Desarrolle una hipótesis para explicar cómo se originaron las salamandras sin extremidades de acuerdo con el mecanismo de evolución mediante selección natural propuesto por Darwin. ¿Cómo podría poner a prueba su hipótesis?

Suzanne L. Collins y Joseph T. Collins/Photo Researchers, Inc.

La sirena listada (*Pseudobranchus striatus axanthus*) es una salamandra acuática que se asemeja a una anguila. Es nativa de Florida.

7. **ANÁLISIS DE DATOS.** ¿Cuál de los primates en la figura 18-18 es el pariente más distante de los humanos? Explique su respuesta.
8. **CIENCIA, TECNOLOGÍA Y SOCIEDAD.** Los granjeros enfrentan con frecuencia un predicamento, conocido como ciclo infinito de los pesticidas, en el que el costo de emplear pesticidas aumenta porque éstos tienen que aplicarse con más frecuencia o en dosis mayores a medida que su efectividad disminuye. Relacionado a lo aprendido en este capítulo, ofrezca una explicación de por qué los pesticidas pierden su efectividad.

CENGAGENOW™ **Preguntas adicionales están disponibles en CengageNOW en www.cengage.com/login.**

19 Cambio evolutivo en poblaciones

G. I. Bernard/Animals Animals

Variación genética en conchas de caracol. Aquí se muestran patrones y colores de conchas en una sola especie de caracol (*Cepaea nemoralis*), nativa de Escocia. La variación de color en la concha pudo tener valor adaptativo en estos caracoles porque algunos colores predominan en ambientes más fríos, mientras que otros son más comunes en hábitats más cálidos.

CONCEPTOS CLAVE

19.1 Es posible calcular el genotipo, el fenotipo y las frecuencias alélicas del acervo genético (todos los alelos de todos los loci) de una población.

19.2 El principio de Hardy-Weinberg predice las frecuencias alélicas y genotípicas de una población que no evoluciona.

19.3 La selección natural, así como el apareamiento no aleatorio, las mutaciones, la deriva genética y el flujo genético son fuerzas que impulsan los cambios en el acervo genético de una población a lo largo de generaciones sucesivas (microevolución). Los modos de selección natural incluyen selección estabilizadora, selección direccional y selección disruptiva.

19.4 Por lo general, las poblaciones muestran variación genética, que puede incluir polimorfismo genético, polimorfismo equilibrado o variación geográfica.

Como aprendió en el capítulo 18, la evolución ocurre en las poblaciones, no en los individuos. Aunque la selección natural actúa sobre los individuos provocando supervivencia y reproducción diferencial, los individuos no evolucionan durante sus vidas. El cambio evolutivo, que incluye modificaciones en estructura, fisiología, ecología y comportamiento, se hereda de una generación a la siguiente. Aunque Darwin reconoció que la evolución ocurre en las poblaciones, no entendió cómo los atributos de los organismos se transmiten a generaciones sucesivas. Uno de los avances más significativos de la biología desde la época de Darwin fue la demostración de la base genética de la evolución.

Recuerde del capítulo 18 que una **población** consiste de todos los individuos de la misma especie que viven en un lugar particular al mismo tiempo. Los individuos dentro de una población varían en muchos caracteres reconocibles. Por ejemplo, una población de caracoles puede variar en tamaño de concha, peso o color (vea la fotografía). Algunas de estas variaciones se deben a la herencia y algunas se deben al ambiente (variación no hereditaria), como las diferencias individuales que se observan en el color rosa de los flamencos, que en parte es atribuible a diferencias en la dieta.

Los biólogos estudian la variación en un carácter (característica) particular al tomar mediciones de dicho carácter en una población. Al compa-

rar el carácter en progenitores y descendientes, es posible estimar la cantidad de variación observada, esto es genética, la cual se representa mediante el número, frecuencia y tipos de alelos en una población. (Recuerde del capítulo 11 que un **alelo** es una de dos o más formas alternativas de un gen. Los alelos ocupan posiciones correspondientes, o **loci**, en cromosomas homólogos).

Este capítulo le ayudará a comprender la importancia de la variación genética como la materia prima para la evolución y los conceptos básicos de la **genética de poblaciones**, el estudio de la variabilidad genética dentro de una población y de las fuerzas evolutivas que actúan sobre ella. La genética de poblaciones representa una extensión de los principios de la herencia de Gregor Mendel (consulte el capítulo 11). Aprenderá cómo distinguir entre equilibrio genético y cambio evolutivo, y a valorar las funciones de los cinco factores responsables del cambio evolutivo: apareamiento no aleatorio, mutación, deriva genética, flujo genético y selección natural.

19.1 GENOTIPO, FENOTIPO Y FRECUENCIAS ALÉLICAS

OBJETIVOS DE APRENDIZAJE

1 Definir qué se entiende por acervo genético de una población.
2 Distinguir entre genotipo, fenotipo y frecuencias alélicas.

Cada población posee un **acervo genético** que incluye todos los alelos para todos los loci representados en la población. Puesto que los organismos diploides tienen un máximo de dos alelos diferentes en cada locus genético, un solo individuo suele tener sólo una pequeña fracción de los alelos presentes en el acervo genético de una población. La variación genética que es evidente entre los individuos de una población dada indica que cada individuo tiene un subconjunto distinto de los alelos en el acervo genético.

La evolución de la población se entiende mejor en términos de genotipo, fenotipo y frecuencias alélicas. Por ejemplo, suponga que se pone a prueba el genotipo de los 1000 individuos de una población hipotética y se obtienen los siguientes resultados:

Genotipo	Número	Frecuencia genotípica
AA	490	0.49
Aa	420	0.42
aa	90	0.09
Total	1000	1.00

Cada **frecuencia genotípica** es la proporción de un genotipo particular en la población. La frecuencia genotípica por lo general se expresa como una fracción decimal y la suma de todas las frecuencias genotípicas es igual a 1.0 (de manera similar a las probabilidades, que se estudiaron en el capítulo 11). Por ejemplo, la frecuencia genotípica para el genotipo *Aa* es $420 \div 1000 = 0.42$.

Una **frecuencia fenotípica** es la proporción de un fenotipo particular en la población. Si cada genotipo corresponde a un fenotipo específico, entonces las frecuencias fenotípica y genotípica son iguales. Sin embargo, si el alelo *A* es dominante sobre el alelo *a*, las frecuencias fenotípicas en la población hipotética serían las siguientes:

Fenotipo	Número	Frecuencia fenotípica
Dominante	910	0.91
Recesivo	90	0.09
Total	1000	1.00

En este ejemplo, el fenotipo dominante es la suma de dos genotipos, *AA* y *Aa*, de modo que el número 910 se obtiene al sumar $490 + 420$.

Una **frecuencia alélica** es la proporción de un alelo específico (esto es, de *A* o *a*) en una población particular. Como se mencionó antes, cada individuo, al ser diploide, tiene dos alelos en cada locus genético. Puesto que se comenzó con una población de 1000 individuos, debe considerarse un total de 2000 alelos. Los 490 individuos *AA* tienen 980 alelos *A*, mientras que los 420 individuos *Aa* tienen 420 alelos *A*, lo que hace un total de 1400 alelos *A* en la población. El número total de alelos *a* en la población es $420 + 90 + 90 = 600$. Ahora es fácil calcular las frecuencias alélicas:

Alelo	Número	Frecuencia alélica
A	1400	0.7
a	600	0.3
Total	2000	1.0

Repaso

- ¿El término *acervo genético* se aplica a individuos, poblaciones o ambos?
- ¿Las frecuencias de todos los genotipos en una población pueden determinarse directamente con respecto a un locus que sólo tenga dos alelos, uno dominante y el otro recesivo?
- En una población humana de 1000, 840 pueden enrollar la lengua (*TT* o *Tt*) y 160 no pueden enrollar la lengua (*tt*). ¿Cuál es la frecuencia del alelo dominante (*T*) en la población?

19.2 EL PRINCIPIO DE HARDY-WEINBERG

OBJETIVOS DE APRENDIZAJE

3 Discutir el significado del principio de Hardy-Weinberg en su relación con la evolución y elaborar una lista de las cinco condiciones requeridas para el equilibrio genético.
4 Usar el principio de Hardy-Weinberg para resolver problemas que involucren poblaciones.

En el ejemplo recién estudiado se observó que sólo 90 de los 1000 individuos en la población presentan el fenotipo recesivo característico del genotipo *aa*. Los restantes 910 individuos presentan el fenotipo dominante y son *AA* o *Aa*. Es posible suponer que, después de muchas generaciones, la recombinación genética durante la reproducción sexual haría que el alelo dominante se volviera más común en la población. También es posible suponer que el alelo recesivo desaparecería a la larga por completo. Éstas eran suposiciones comunes de muchos biólogos a principios del siglo XX. Sin embargo, tales suposiciones son incorrectas porque las frecuencias de los alelos y los genotipos no cambian de generación en generación a menos que reciban influencia de factores externos (que se estudian más adelante en este capítulo).

Se dice que una población cuyas frecuencias alélicas y genotípicas no cambian de generación en generación está en **equilibrio genético**. Dicha población, sin cambio en frecuencias alélicas o genotípicas no experimenta variación evolutiva en el tiempo. Una población que está en equilibrio genético no evoluciona con respecto al locus por estudiar. Sin embargo, si las frecuencias alélicas cambian a lo largo de generaciones sucesivas, ocurre evolución.

La explicación de la estabilidad de generaciones sucesivas en poblaciones con equilibrio genético la proporcionaron de manera independiente Godfrey Hardy, un matemático inglés, y Wilhelm Weinberg, un médico alemán, en 1908. Ambos puntualizaron que las frecuencias esperadas de varios genotipos en una población pueden describirse de manera matemática. El resultante **principio de Hardy-Weinberg** muestra que, si la población es grande, el proceso de herencia no causa por sí mismo cambios en las frecuencias alélicas. También explica por qué los alelos dominantes no necesariamente son más comunes que los recesivos. El principio de Hardy-Weinberg representa una situación ideal que rara vez ocurre en el mundo natural. Sin embargo, es útil porque proporciona un modelo para ayudar a comprender el mundo real. El conocimiento del principio de Hardy-Weinberg es esencial para entender los mecanismos del cambio evolutivo en poblaciones que se reproducen sexualmente.

Ahora se extenderá el ejemplo original para ilustrar el principio de Hardy-Weinberg. Tenga en mente, conforme realice estos cálculos, que en la mayoría de los casos sólo se conocen las frecuencias fenotípicas. Cuando los alelos son dominantes y recesivos, por lo general es imposible distinguir visualmente entre individuos heterocigotos e individuos dominantes homocigotos. El principio de Hardy-Weinberg permite usar frecuencias fenotípicas para calcular las frecuencias genotípicas y alélicas esperadas si se supone tener una comprensión clara de la base genética del carácter motivo de estudio.

Como se mencionó líneas arriba, la frecuencia de cualquier alelo, *A* o *a*, se representa mediante un número que varía de 0 a 1. Un alelo que esté totalmente ausente de la población tiene una frecuencia de cero. Si todos los alelos de un locus dado son iguales en la población, entonces la frecuencia de dicho alelo es 1.

Dado que sólo dos alelos, *A* y *a*, existen en el locus del ejemplo, la suma de sus frecuencias debe ser igual a 1. Si p representa la frecuencia del alelo dominante (A) en la población y q la frecuencia del alelo recesivo (a), entonces puede resumir su relación con una ecuación binomial simple, $p + q = 1$. Cuando se conoce el valor de p o de q, puede calcular el valor del otro: $p = 1 - q$, y $q = 1 - p$.

Al elevar al cuadrado ambos lados de $p + q = 1$ se obtiene $(p + q)^2 = 1$. Esta ecuación puede expandirse para describir la relación de las frecuencias de los alelos con los genotipos en la población. Cuando se expande, se obtiene la frecuencia de los genotipos de la descendencia:

$$\underbrace{p^2}_{\text{Frecuencia de } AA} + \underbrace{2pq}_{\text{Frecuencia de } Aa} + \underbrace{q^2}_{\text{Frecuencia de } aa} = \underbrace{1}_{\text{Todos los individuos en la población}}$$

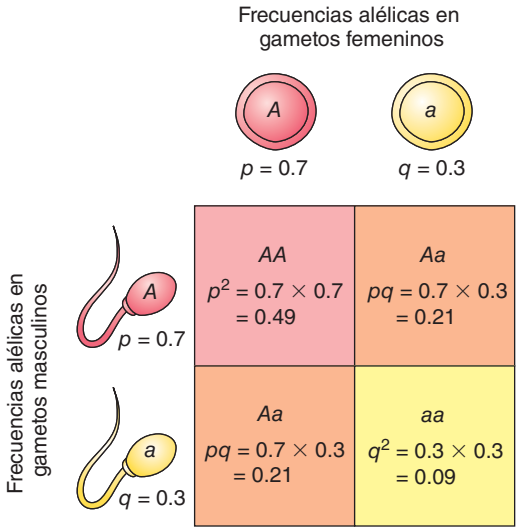
Los cálculos Hardy-Weinberg siempre comienzan con la determinación de la frecuencia del genotipo recesivo homocigoto. A partir del hecho de que en la población de 1000 se tienen 90 individuos recesivos homocigotos, se infiere que la frecuencia del genotipo *aa*, q^2, es 90/1000 o 0.09. Dado que q^2 es igual a 0.09, q (la frecuencia del alelo recesivo *a*) es igual a la raíz cuadrada de 0.09 o 0.3. A partir de la relación entre p y q se concluye que la frecuencia p del alelo dominante *A* es igual a $1 - q = 1 - 0.3 = 0.7$.

Dada esta información, se puede calcular la frecuencia de los individuos homocigotos dominantes (AA): $p^2 = 0.7 \times 0.7 = 0.49$ (**FIGURA 19-1**). La frecuencia esperada de los individuos heterocigotos (Aa) sería $2pq = 2 \times 0.7 \times 0.3 = 0.42$. Por ende, se espera que aproximadamente 490 individuos sean homocigotos dominantes y que 420 sean heterocigotos. Observe que la suma de los individuos homocigotos dominantes y heterocigotos es igual a 910, el número de individuos que muestran el fenotipo dominante con el que se inició.

Cualquier población en la que la distribución de genotipos cumple con esta relación $p^2 + 2pq + q^2 = 1$, sea cual sea el valor de p y q, se dice que está en equilibrio genético. El principio de Hardy-Weinberg permite a los biólogos calcular las frecuencias alélicas en una población dada si se conocen las frecuencias genotípicas y viceversa. Dichos valores proporcionan una base de comparación con las frecuencias alélicas o

Genotipos	*AA*	*Aa*	*aa*
Frecuencia de genotipos en la población	0.49	0.42 (0.21 + 0.21)	0.09
Frecuencia de alelos en gametos	*A* = 0.49 + 0.21 = 0.7		*a* = 0.21 + 0.09 = 0.3

(a) Frecuencias genotípicas y alélicas. La figura ilustra cómo calcular frecuencias de los alelos *A* y *a* en los gametos producidos por cada genotipo.



(b) Segregación de alelos y fertilización aleatoria. Cuando los óvulos y espermatozoides que contienen alelos *A* o *a* se unen al azar, la frecuencia de cada uno de los posibles genotipos (*AA*, *Aa*, *aa*) entre la descendencia se calcula al multiplicar las frecuencias de los alelos *A* y *a* en óvulos y espermatozoides.

FIGURA 19-1 ***Animada*** **El principio de Hardy-Weinberg**

genotípicas de una población en generaciones sucesivas. Durante dicho tiempo, si las frecuencias alélicas o genotípicas se desvían de los valores predichos por el principio de Hardy-Weinberg, entonces la población está en evolución.

El equilibrio genético ocurre si se satisfacen ciertas condiciones

El principio de Hardy-Weinberg de equilibrio genético dice qué esperar cuando una población que se reproduce sexualmente no está en evolución. Las proporciones relativas de alelos y genotipos en generaciones sucesivas siempre será la misma, en tanto se cumplan las siguientes cinco condiciones:

1. *Apareamiento aleatorio.* En el apareamiento aleatorio sin restricciones, cada individuo en una población tiene igual posibilidad de aparearse con cualquier individuo del sexo opuesto. En el ejemplo, los individuos representados por los genotipos *AA*, *Aa* y *aa* deben aparearse entre ellos al azar y no seleccionan sus parejas por el genotipo o cualquier otra característica que resulte entonces en un apareamiento no aleatorio.
2. *No mutaciones netas.* No debe haber mutaciones que conviertan *A* en *a* o viceversa. Esto es: las frecuencias de *A* y *a* en la población no deben cambiar debido a mutaciones.
3. *Tamaño de población grande.* Las frecuencias alélicas en una población pequeña tienen más probabilidad de cambiar por fluctuaciones aleatorias (esto es; por deriva genética, que se estudia más adelante) que las frecuencias alélicas en una población grande.
4. *No migración.* No puede haber intercambio de alelos con otras poblaciones que puedan tener diferentes frecuencias alélicas. En otras palabras: no puede haber migración de individuos hacia una población o fuera de ella.[1]
5. *No selección natural.* Si ocurre selección natural, ciertos fenotipos (y sus genotipos correspondientes) son favorecidos sobre los demás. Se dice que estos genotipos más exitosos tienen mayor **adaptabilidad**, que es la capacidad relativa para realizar una aportación genética a generaciones posteriores. En consecuencia, las frecuencias alélicas cambiarán y la población evolucionará.

Los grupos sanguíneos humanos MN son una valiosa ilustración del principio de Hardy-Weinberg

Los humanos tienen docenas de antígenos sobre la superficie de sus células sanguíneas. (Un *antígeno* es una molécula, por lo general una proteína o carbohidrato, que es reconocida como extraña por las células del sistema inmunológico de otro organismo). Un grupo de antígenos, designados como grupo sanguíneo MN, estimulan la producción de anticuerpos cuando se inyectan en conejos o conejillos de Indias. Sin embargo, los humanos no producen anticuerpos para M y N, de modo que el grupo sanguíneo MN no es médicamente importante, por ejemplo, cuando se realizan transfusiones de sangre. (Recuerde la discusión, en el capítulo 11, de los alelos ABO con importancia médica). El grupo sanguíneo MN es de interés para los genetistas de poblaciones porque los alelos para el grupo sanguíneo MN, comúnmente designados *M* y *N*, son codominantes (el genotipo *MM* sólo produce antígeno M, el genotipo *NN* sólo produce antígeno N y el genotipo heterocigoto *MN* produce ambos antígenos). Esto permite a los genetistas en poblaciones observar directamente las tres posibles frecuencias genotípicas y compararlas con las frecuencias calculadas. Los siguientes datos son típicos del grupo sanguíneo MN en la población de Estados Unidos:

Genotipo	Observado
MM	320
MN	480
NN	200
Total	1000

Dado que en la muestra hay 1000 individuos diploides, existe un total de 2000 alelos. La frecuencia de los alelos *M* en la población $= p = (2 \times 320 + 480) \div 2000 = 0.56$. La frecuencia de los alelos *N* en la población $= q = (2 \times 200 + 480) \div 2000 = 0.44$. Como comprobación rápida, la suma de las frecuencias debe ser igual a 1. ¿Lo es?

Si esta población está en equilibrio genético, entonces la frecuencia genotípica *MM* esperada $= p^2 = (0.56)^2 = 0.31$. La frecuencia genotípica *MN* esperada $= 2pq = 2 \times 0.56 \times 0.44 = 0.49$. La frecuencia genotípica *NN* esperada $= q^2 = (0.44)^2 = 0.19$. Como comprobación rápida, la suma de las tres frecuencias genotípicas debe ser igual a 1. ¿Es así? El lector puede usar las frecuencias genotípicas calculadas para determinar cuántos individuos en una población de 1000 deberían tener las frecuencias genotípicas esperadas. Al comparar los números esperados con los resultados reales observados, se aprecia cuán cerca está la población del equilibrio genético. Simplemente al multiplicar cada frecuencia genotípica por 1000:

Genotipo	Observada	Esperada
MM	320	313.6
MN	480	492.8
NN	200	193.6
Total	1000	1000.0

Los números esperados coinciden estrechamente con los números observados, lo que indica que los grupos sanguíneos *MN* en la población humana casi están en equilibrio genético. Esto no es de sorprender porque la falta de significancia médica sugiere que la característica *MN* no está sujeta a selección natural y no produce un fenotipo visible que pueda afectar el apareamiento aleatorio.

Repaso

- En una población en equilibrio genético, la frecuencia del genotipo homocigoto recesivo (*tt*) es 0.16. ¿Cuáles son las frecuencias alélicas de *T* y *t*, y cuáles son las frecuencias esperadas de los genotipos *TT* y *Tt*?
- En una población en equilibrio genético, la frecuencia del fenotipo dominante es 0.96. ¿Cuáles son las frecuencias de los alelos dominante (*A*) y recesivo (*a*), y cuáles son las frecuencias esperadas de los genotipos *AA*, *Aa* y *aa*?
- Se determina que las frecuencias genotípicas de una población serán 0.6 *BB*, 0.0 *Bb* y 0.4 *bb*. ¿Es probable que esta población satisfaga todas las condiciones requeridas para el equilibrio genético?

[1]Observe que los biólogos evolutivos usan el término *migración* no en su sentido ordinario de movimiento periódico o estacional de individuos de una ubicación a otra, sino en referencia a un movimiento de individuos que resulta en una transferencia de alelos de una población a otra.

19.3 MICROEVOLUCIÓN

OBJETIVOS DE APRENDIZAJE

5 Definir *microevolución*.

6 Discutir cómo cada una de las siguientes fuerzas microevolutivas alteran las frecuencias alélicas en las poblaciones: apareamiento no aleatorio, mutación, deriva genética, flujo genético y selección natural.

7 Distinguir entre selección estabilizadora, selección direccional y selección disruptiva.

La evolución representa un alejamiento del principio de equilibrio genético de Hardy-Weinberg. El grado de alejamiento entre las frecuencias alélica o genotípica observadas y las esperadas por el principio de Hardy-Weinberg indica la cantidad de cambio evolutivo. Este tipo de evolución (cambio de una generación a otra en las frecuencias alélicas o genotípicas *dentro* de una población) en ocasiones se conoce como **microevolución** porque con frecuencia involucra cambios relativamente pequeños o menores, por lo general a lo largo de pocas generaciones.

Los cambios en las frecuencias alélicas de una población resultan a partir de cinco procesos microevolutivos: apareamiento no aleatorio, mutación, deriva genética, flujo genético y selección natural. Estos procesos microevolutivos son lo opuesto de las condiciones que deben satisfacerse si una población está en equilibrio genético. Cuando uno o más de dichos procesos actúa sobre una población, las frecuencias alélicas o genotípicas cambian de una generación a la siguiente.

El apareamiento no aleatorio cambia las frecuencias genotípicas

Cuando los individuos eligen parejas sexuales con base en el fenotipo (y por tanto seleccionan el genotipo correspondiente), originan cambio evolutivo en la población. Dos ejemplos de apareamiento no aleatorio son la endogamia y el apareamiento selectivo.

En muchas poblaciones, los individuos copulan con más frecuencia con vecinos cercanos que con miembros más distantes de la población. Como resultado, los vecinos tienden a estar más cercanamente emparentados; esto es, a ser genéticamente similares entre ellos. El apareamiento de individuos genéticamente similares que están más estrechamente emparentados de lo que estarían de haber elegido al azar de toda la población se conoce como **endogamia**. Aunque la endogamia no cambia la frecuencia alélica global, la frecuencia de genotipos homocigotos aumenta con cada generación sucesiva de endogamia. El ejemplo más extremo de endogamia es la autofertilización, que es particularmente común en ciertas plantas.

La endogamia no parece ser perjudicial en algunas poblaciones, pero en otras puede causar **depresión endogámica**, en la cual los individuos que se cruzan tienen menor adaptabilidad que quienes no se cruzan. La **adaptabilidad** por lo general se mide como el número promedio de descendientes sobrevivientes de un genotipo, en comparación con el número promedio de descendientes sobrevivientes de genotipos competidores. Se considera que la depresión endogámica, evidenciada por el declive en la fertilidad y la alta mortalidad de jóvenes, es causada por la expresión de alelos recesivos nocivos conforme aumenta el homocigotismo con la endogamia.

Muchos estudios durante la década de 1990 proporcionaron evidencia directa de las consecuencias nocivas de la endogamia en la naturaleza. Por ejemplo, ratones de patas blancas (*Peromyscus leucopus*) se tomaron de un campo y se usaron para criarlos en poblaciones tanto endogámicas como no endogámicas en el laboratorio. Cuando las poblaciones criadas en laboratorio regresaron a la naturaleza, se estimó su supervivencia a partir de datos obtenidos por liberación-recaptura. Los ratones no endogámicos tuvieron una mayor tasa de supervivencia estadísticamente significativa (**FIGURA 19-2**). No se sabe por qué los ratones endogámicos tuvieron una tasa de supervivencia más baja. Algunas posibilidades incluyen mayor susceptibilidad a las enfermedades, menor capacidad para evadir a los depredadores, menor capacidad para encontrar alimento y menor habilidad para ganar combates con otros ratones de patas blancas.

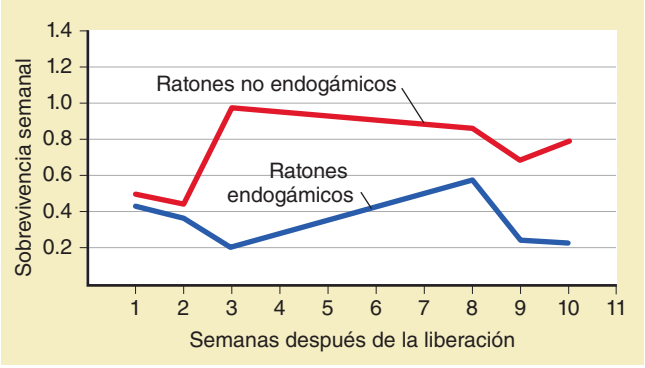
El **apareamiento selectivo**, en el que los individuos seleccionan parejas sexuales por sus fenotipos, es otro ejemplo de apareamiento no aleatorio. Por ejemplo, los biólogos seleccionaron dos fenotipos (gran número de cerdas y bajo número de cerdas) en una población de moscas de la fruta (*Drosophila melanogaster*). Aunque los investigadores no hicieron esfuerzos para controlar los apareamientos, observaron que las moscas se apareaban preferentemente con las que tenían fenotipo similar. Las hembras con gran número de cerdas tendían a aparearse con machos con gran número de cerdas y las hembras con bajo número de cerdas tendían a aparearse con machos con menos número de cerdas.

EXPERIMENTO CLAVE

PREGUNTA: ¿La endogamia afecta a la supervivencia?

HIPÓTESIS: Los ratones de patas blancas (*Peromyscus leucopus*) no endogámicos tendrán una ventaja de supervivencia sobre los ratones endogámicos en un ambiente natural.

EXPERIMENTO: Ratones capturados en el campo se usaron para establecer poblaciones de laboratorio endogámicas y no endogámicas. Los ratones se marcaron y luego liberaron de vuelta en la población de campo. Después se tomaron muestras de la población al capturar ratones, anotar el número de ratones endogámicos y no endogámicos, y volver a liberar a los ratones. El eje *x* representa el período de 10 semanas durante el cual se recolectaron las muestras. Los valores sobre el eje *y* son las proporciones estimadas de ratones que sobrevivieron de una semana a la siguiente. Por ejemplo, el valor de 0.2 en la semana 3 para los ratones endogámicos significa que 20% de los ratones endogámicos que estuvieron vivos al comienzo de la semana sobrevivieron a lo largo de dicha semana.



RESULTADOS Y CONCLUSIÓN: Los ratones no endogámicos (*rojo*) tuvieron una tasa de supervivencia consistentemente más alta que los ratones endogámicos (*azul*). Por ende, la endogamia tiene un efecto negativo sobre la supervivencia de esta especie en la naturaleza.

Adaptado con permiso de Jiménez, J. A., et al., "An experimental Study of Inbreeding Depression in a Natural Habitat", *Science*, vol. 266, 14 de octubre de 1994. Copyright © 1994 American Association for the Advancement of Science.

FIGURA 19-2 Supervivencia de ratones endogámicos y no endogámicos

A dicha selección de parejas sexuales con el mismo fenotipo se le conoce como *apareamiento selectivo positivo* (en oposición al fenómeno menos común, *apareamiento selectivo negativo*, en el que se seleccionan compañeros sexuales con fenotipos opuestos).

El apareamiento selectivo positivo se practica en muchas sociedades humanas, en las que hombres y mujeres tienden a casarse con individuos similares a ellos en características como estatura o inteligencia. Como en la endogamia, el apareamiento selectivo por lo general aumenta el homocigotismo a expensas del heterocigotismo en la población y no cambia las frecuencias alélicas globales en la misma población. Sin embargo, el apareamiento selectivo cambia las frecuencias genotípicas sólo en los loci involucrados en la elección de pareja, mientras que la endogamia afecta las frecuencias genotípicas en todo el genoma.

Las mutaciones aumentan la variación dentro de una población

La variación se introduce en una población por medio de **mutaciones**, que son cambios impredecibles en el ácido desoxirribonucleico (ADN). Como se estudió en el capítulo 13, las mutaciones, que son la fuente de todos los nuevos alelos, resultan de (1) un cambio en los pares de bases de nucleótidos de un gen, (2) un reordenamiento de genes dentro de los cromosomas de modo que sus interacciones producen diferentes efectos o (3) un cambio en la estructura de los cromosomas. Las mutaciones ocurren de manera impredecible y espontánea. Un locus particular puede tener una secuencia de ADN que haga que ciertos tipos de mutaciones ocurran con más frecuencia que otras. La tasa de mutación parece relativamente constante para un locus particular, pero puede variar en varios órdenes de magnitud entre los genes dentro de una sola especie y entre diferentes especies.

No todas las mutaciones se transmiten de una generación a la siguiente. Las que ocurren en células somáticas (corporales) no se heredan. Cuando un individuo con tal mutación muere, la mutación se pierde. Sin embargo, algunas mutaciones ocurren en las células reproductoras. Tales mutaciones pueden o no afectar abiertamente la descendencia, porque la mayor parte del ADN en una célula es "silencioso" y no codifica polipéptidos o proteínas específicos que sean responsables de características físicas. Incluso si una mutación ocurre en el ADN que codifica un polipéptido, todavía puede tener poco efecto sobre la estructura o función de dicho polipéptido (más adelante en el capítulo se estudia tal *variación neutra*). No obstante, cuando un polipéptido es suficientemente alterado para cambiar su función, la mutación por lo general es dañina. Al actuar contra fenotipos seriamente anormales, la selección natural elimina o reduce a frecuencias bajas las mutaciones más dañinas. Las mutaciones con pequeños efectos fenotípicos, incluso si son ligeramente dañinas, tienen una mejor posibilidad de incorporarse en la población, en la que, en algún momento posterior, en diferentes condiciones ambientales, pueden producir fenotipos que sean útiles o adaptativos.

Las "necesidades" de una población no determinan qué mutaciones ocurrirán. Considere una población que viva en un ambiente cada vez más seco. Una mutación que produzca un nuevo alelo que ayude a un individuo a adaptarse a condiciones secas no tiene más probabilidad de ocurrir que una para adaptarse a condiciones húmedas o uno sin relación con el ambiente cambiante. La producción de nuevas mutaciones simplemente aumenta la variabilidad genética sobre la que actúa la selección natural y, por tanto, aumenta el potencial para nuevas adaptaciones.

La mutación misma causa pequeñas desviaciones en las frecuencias alélicas a partir de las predichas por el principio de Hardy-Weinberg. Aunque las frecuencias alélicas pueden cambiar por mutación, dichos cambios por lo general son varios órdenes de magnitud menores que los cambios causados por otras fuerzas evolutivas, como la deriva genética. La mutación comúnmente es despreciable como fuerza evolutiva, pero es esencial para el proceso evolutivo porque es la fuente más importante de variación genética.

En la deriva genética, los eventos aleatorios cambian las frecuencias alélicas

El tamaño de una población tiene importantes efectos sobre las frecuencias alélicas, porque los eventos aleatorios, o el azar, tienden a provocar cambios de magnitud relativamente mayor en una población pequeña. Si una población consiste sólo de algunos individuos, un alelo presente a una frecuencia baja en la población podría perderse por completo debido al azar. Tal evento sería improbable en una población grande. Por ejemplo, considere dos poblaciones, una con 10,000 individuos y una con 10 individuos. Si un alelo poco común ocurre a una frecuencia de 10% o 0.1, en ambas poblaciones, entonces 1900 individuos en la población grande tienen el alelo.[2] Esta misma frecuencia, 0.1, en la población más pequeña significa que sólo alrededor de 2 individuos tienen el alelo.[3] A partir de este ejercicio, es fácil ver que existe mayor probabilidad de perder el alelo raro de la población más pequeña que de la más grande. Los depredadores, por ejemplo, pueden matar, simplemente por casualidad, a uno o dos individuos que posean el alelo raro en la población más pequeña, de modo que dichos individuos no dejarían descendencia.

La producción de cambios evolutivos aleatorios en poblaciones pequeñas se conoce como **deriva genética**. La deriva genética resulta en cambios en las frecuencias alélicas en una población de una generación a otra. Un alelo puede eliminarse de la población simplemente por casualidad, sin importar si es benéfico, dañino o de ninguna ventaja o desventaja particular. Por ende, la deriva genética disminuye la variación genética *dentro* de una población, aunque tiende a aumentar las diferencias genéticas *entre* distintas poblaciones.

Cuando ocurren cuellos de botella, la deriva genética se convierte en una fuerza evolutiva mayor

Debido a fluctuaciones en el ambiente, como el agotamiento en el suministro de alimentos o el surgimiento de una enfermedad, una población puede, rápida y notablemente, disminuir de tiempo en tiempo. Se dice que la población pasa por un cuello de botella durante el cual la deriva genética puede ocurrir en la pequeña población de supervivientes. Conforme la población crece nuevamente en tamaño, muchas frecuencias alélicas pueden ser muy diferentes de las que se encuentran en la población que precedió al declive.

Los científicos plantean la hipótesis de que la variación genética en el guepardo se redujo considerablemente por un cuello de botella al final de la última edad de hielo, hace unos 10,000 años (vea la figura 52-9). Los guepardos casi se extinguen quizá por la caza excesiva por parte de los humanos. Los pocos guepardos sobrevivientes tienen una variabilidad genética muy reducida y, como resultado, la población actual de guepardos es tan uniforme genéticamente que guepardos no emparentados pueden aceptar injertos de piel de otros. (Por lo general, sólo gemelos idénticos aceptan injertos de piel con tanta facilidad).

---

[2] $2pq + q^2 = 2(0.9)(0.1) + (0.1)^2 = 0.18 + 0.01 = 0.19$; $0.19 \times 10{,}000 = 1900$

[3] $0.19 \times 10 = 1.9$

El efecto fundador ocurre cuando algunos "fundadores" establecen una nueva colonia

Cuando uno o pocos individuos de una gran población establecen, o fundan, una colonia (como cuando algunas aves se separan del resto de la parvada y vuelan hacia una nueva área), llevan consigo sólo una pequeña fracción de la variación genética presente en la población original. Como resultado, los únicos alelos entre sus descendientes serán los de los colonizadores. Por lo general, las frecuencias alélicas en la población recientemente fundada son muy diferentes a las de la población progenitora. La deriva genética que resulta cuando un pequeño número de individuos de una población grande fundan una colonia nueva se llama **efecto fundador**.

Los finlandeses pueden ilustrar el efecto fundador (**FIGURA 19-3**). Los genetistas que tomaron muestras de ADN de finlandeses y de la población europea en general descubrieron que los finlandeses muestran mucha menos variación genética que otros europeos. Esta evidencia apoya la hipótesis de que son descendientes de un pequeño grupo de personas que se asentó hace aproximadamente 4000 años en el área que ahora es Finlandia y, debido a la geografía, permaneció separado de otras sociedades europeas durante siglos. La subpoblación en el oriente de Finlandia es especialmente homogénea porque existió en relativo aislamiento después de que se establecieran sólo algunos cientos de fundadores en el siglo XVI.

El efecto fundador y los cuellos de botella poblacionales también parecen haber afectado la composición genética de la población de Islandia. Los 275,000 ciudadanos de este país son descendientes de un pequeño grupo de escandinavos y celtas que se asentaron en esa isla en el siglo IX. El aislamiento y los cuellos de botella poblacionales debidos a enfermedad y desastres naturales contribuyeron a la relativa homogeneidad genética de los islandeses.

El efecto fundador puede ser de importancia médica. Por ejemplo, por casualidad, uno de los aproximadamente 200 fundadores de la población Amish de Pennsylvania portaba un alelo recesivo que, cuando es homocigoto, es responsable de una forma de enanismo, el síndrome Ellis-van Creveld. Aunque este alelo es raro en la población general (frecuencia aproximada de 0.001), en la actualidad es relativamente común en la población Amish (frecuencia aproximada de 0.07).

Yann Arthus Bertrand/Corbis

FIGURA 19-3 Los finlandeses y el efecto fundador
Se cree que los finlandeses descienden de una pequeña población fundadora que permaneció separada del resto de Europa durante siglos.

Los investigadores estudian las poblaciones finlandesa e islandesa, así como ciertas poblaciones Amish, con el propósito de identificar aportaciones genéticas a un gran número de enfermedades. La tarea se simplifica en dichos estudios porque factores cofundadores como la variabilidad en el resto del genoma y diferencias en factores ambientales como la nutrición, el acceso a la atención de la salud y la exposición a contaminantes están relativamente controlados.

El flujo genético suele aumentar la variación dentro de una población

Los individuos de una especie tienden a distribuirse en poblaciones locales que están genéticamente aisladas de otras en cierto grado. Por ejemplo, las ranas mugidoras de un estanque forman una población separada de las que habitan en un estanque adyacente. Algunos intercambios ocurren por migración entre estanques, pero es mucho más probable que las ranas en un estanque se apareen con las del mismo estanque. Puesto que cada población está aislada en cierta medida de las otras, cada una tiene diferentes caracteres genéticos y acervos genéticos.

La migración de individuos reproductivos entre las poblaciones causa un movimiento correspondiente de alelos, o **flujo genético**, que tiene significativas consecuencias evolutivas. Conforme los alelos fluyen de una población a otra, por lo general aumentan la cantidad de variabilidad genética dentro de la población receptora. Si ocurre suficiente flujo genético entre dos poblaciones, se vuelven más similares genéticamente. Dado que el flujo genético reduce la cantidad de variación entre dos poblaciones, tiende a contrarrestar los efectos de la selección natural y la deriva genética, las cuales con frecuencia hacen que las poblaciones se vuelvan cada vez más distintas.

Si la migración de los miembros de una población es considerable y si la población difiere en sus frecuencias alélicas, entonces ocurren cambios significativos en las poblaciones locales. Por ejemplo, hace 10,000 años, humanos modernos ocupaban casi todas las grandes áreas de tierra del planeta, excepto algunas islas. Dado que la densidad de población era baja en la mayoría de las ubicaciones, las pequeñas poblaciones humanas aisladas experimentaron deriva genética y selección natural aleatorias. Más recientemente (durante los pasados 300 años más o menos), grandes migraciones aumentaron el flujo genético, lo que alteró de manera significativa las frecuencias alélicas dentro de las poblaciones humanas anteriormente aisladas.

La selección natural cambia las frecuencias alélicas en una forma que aumenta la adaptación

La **selección natural** es el mecanismo de evolución propuesto inicialmente por Darwin, en el que los miembros de una población que se acomodan con más éxito al ambiente tienen mayor adaptabilidad; esto es, tienen más probabilidad de sobrevivir y reproducirse (vea el capítulo 18). A lo largo de generaciones sucesivas, la proporción de alelos favorables aumenta en la población. En contraste con otros procesos microevolutivos (apareamiento no aleatorio, mutación, deriva genética y flujo genético), la selección natural conduce a cambio evolutivo adaptativo. La selección natural no sólo explica por qué los organismos están bien adaptados a los ambientes donde viven, también ayuda a entender la notable diversidad de la vida. La selección natural permite a las poblaciones cambiar, y en consecuencia a adaptarse a diferentes ambientes y formas de vida.

La selección natural resulta en la reproducción diferencial de individuos con diferentes caracteres, o fenotipos (y por tanto diferentes genotipos), en respuesta al ambiente. La selección natural preserva a los individuos con fenotipos favorables y elimina a los que tienen fenotipos desfavorables. Los individuos que sobreviven y producen descendientes fértiles tienen una ventaja selectiva.

El mecanismo de selección natural no desarrolla un organismo "perfecto". En vez de ello, separa a los individuos cuyos fenotipos están menos adaptados a los retos ambientales, mientras permite la supervivencia de los individuos mejor adaptados para que transmitan sus alelos a sus descendientes. Al reducir la frecuencia de los alelos que resultan en la expresión de caracteres menos propicios, aumenta la probabilidad de que los alelos favorables responsables de una adaptación se reúnan en los descendientes.

La selección natural opera sobre el fenotipo de un organismo

La selección natural no actúa de manera directa sobre el genotipo de un organismo. En vez de ello, actúa sobre el fenotipo que, al menos en parte, es una expresión del genotipo. El fenotipo representa una interacción entre el ambiente y todos los alelos en el genotipo del organismo. Es raro que los alelos de un solo locus determinen el fenotipo, como originalmente observó Mendel en los guisantes de jardín. Es mucho más común la interacción de alelos de varios loci para la expresión de un solo fenotipo. Muchas características de plantas y animales están bajo este tipo de control *poligénico* (vea el capítulo 11).

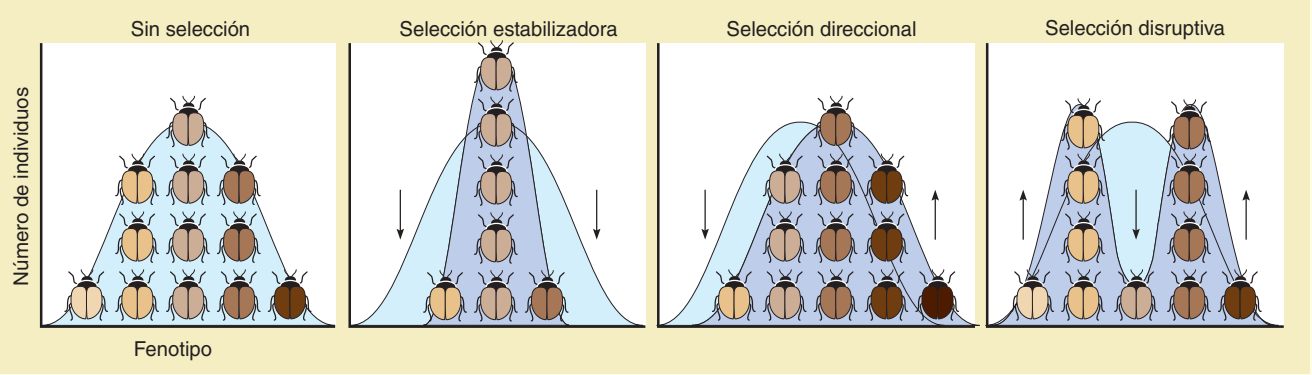
Cuando los caracteres están bajo control poligénico (como la estatura humana), ocurre un rango de fenotipos y la mayor parte de la población se ubica en el rango de la mediana, mientras unos pocos se ubican en los extremos. Ésta es una distribución normal o curva de campana estándar (**FIGURA 19-4a**; vea también la figura 11-20). Tres tipos de selección provocan cambios en la distribución normal de fenotipos en una población: las selecciones estabilizadora, direccional y disruptiva. Aunque se considerará cada proceso por separado, en la naturaleza sus influencias usualmente se traslapan.

Selección estabilizadora El proceso de selección natural asociado con una población bien adaptada a su ambiente se conoce como **selección estabilizadora**. Es probable que la mayoría de las poblaciones estén influidas por fuerzas de estabilización la mayor parte del tiempo. La selección estabilizadora selecciona contra extremos fenotípicos. En otras palabras, se favorece a los individuos con fenotipos promedio o intermedios.

Puesto que la selección estabilizadora tiende a reducir la variación al favorecer a los individuos que se ubican cerca de la media de la distribución normal a costa de los que se encuentran en los extremos, la curva de campana se estrecha (**FIGURA 19-4b**). Aunque la selección estabilizadora reduce la cantidad de variación en una población, la variación rara vez se elimina por este proceso, porque otros procesos microevolutivos actúan contra una reducción en la variación. Por ejemplo, la mutación se agrega lentamente, pero de manera continua, a la variación genética dentro de una población.

Uno de los casos de selección estabilizadora más estudiados involucra el peso de los humanos al nacer, el cual está bajo control poligénico y también está influido por factores ambientales. Extensos datos de hospitales demuestran que los infantes nacidos con pesos intermedios tienen más probabilidad de sobrevivir (**FIGURA 19-5**). Los infantes en cualquier extremo (muy pequeños o muy grandes) tienen mayores tasas de mortalidad. Cuando los infantes recién nacidos son muy pequeños, sus sistemas corporales están inmaduros, y cuando son muy grandes tienen partos difíciles porque no pueden pasar con facilidad a través del cuello uterino y la vagina. La selección estabilizadora opera para reducir

PUNTO CLAVE **Las selecciones estabilizadora, direccional y disruptiva pueden cambiar la distribución de los fenotipos en una población.**



(a) Un carácter que está bajo control poligénico (en este ejemplo, color de alas en una población hipotética de escarabajos) muestra una distribución normal de fenotipos en ausencia de selección.

(b) Como resultado de la selección estabilizadora, que elimina los fenotipos extremos, se reduce la variación en torno a la media.

(c) La selección direccional desplaza la curva en una dirección, lo que cambia el valor promedio del carácter.

(d) La selección disruptiva, que elimina los fenotipos intermedios, resulta en dos o más picos.

FIGURA 19-4 ***Animada*** **Modos de selección**

La pantalla azul representa la distribución de los individuos por fenotipo (en este ejemplo, la variación de color) en la población original. La pantalla morada representa la distribución por fenotipo en la población evolucionada. Las flechas representan la presión de la selección natural sobre los fenotipos.

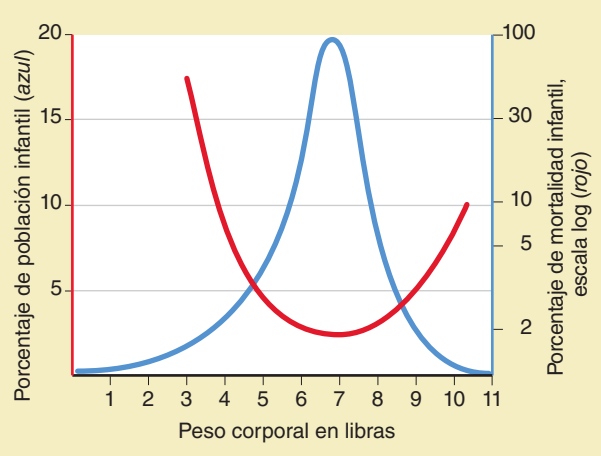


FIGURA 19-5 Selección estabilizadora

La curva azul muestra la distribución de los pesos al nacer en una muestra de 13,730 infantes. La curva roja muestra la mortalidad (muerte) en cada peso al nacer. Los infantes con pesos al nacer muy bajos o muy altos tienen mayores tasas de mortalidad que los infantes de peso promedio. El peso óptimo al nacer; esto es, el que tiene menor mortalidad, está cerca del peso promedio al nacer (alrededor de 7 lb o 3.2 kg). (Adaptado de Cavalli-Sforza, L. L. y W. F. Bodmer, *The Genetics of Human Populations*, W. H. Freeman and Company, San Francisco, 1971).

la variabilidad en el peso al nacer de modo que esté cerca del peso con la mínima tasa de mortalidad.

Selección direccional Si un ambiente cambia con el tiempo, la **selección direccional** puede favorecer los fenotipos en uno de los extremos de la distribución normal (**FIGURA 19-4c**). A lo largo de generaciones sucesivas, un fenotipo gradualmente sustituye a otro. De este modo, por ejemplo, si el tamaño más grande es ventajoso en un ambiente nuevo, los individuos más grandes se volverán cada vez más comunes en la población. Sin embargo, la selección direccional sólo ocurre si los alelos favorecidos en las nuevas circunstancias ya están presentes en la población.

Los pinzones de las Galápagos de Darwin brindan un excelente ejemplo de selección direccional. Desde 1973, Peter Grant y Rosemary Grant, de la Universidad de Princeton, han estudiado a los pinzones de las Galápagos. Los Grant realizaron un meticuloso análisis de los hábitos alimenticios y del tamaño del pico de los pinzones de la isla Daphne Mayor durante tres sequías extensas (1977-1978, 1980 y 1982), una de las cuales estuvo seguida por un fenómeno de El Niño extremadamente húmedo (1983). Durante las sequías declinó el número de insectos y semillas pequeñas, y las semillas pesadas y grandes se convirtieron en la principal fuente alimenticia de los pinzones.

Muchos pinzones murieron durante esta época, y la mayoría de los sobrevivientes fueron aves más grandes cuyos picos eran más grandes y más profundos. En pocas generaciones, estas aves más grandes se volvieron más comunes en la población (**TABLA 19-1**). Sin embargo, después del paso de El Niño, las semillas más pequeñas se volvieron la principal fuente alimenticia y se favoreció a los pinzones más pequeños con picos de tamaño promedio. En este ejemplo, la selección natural es direccional: durante la sequía, la selección natural operó en favor del fenotipo más grande; mientras que, después del período húmedo, la selección ocurrió en la dirección opuesta, lo que favoreció al fenotipo más pequeño. Las poblaciones de guppies estudiadas en Venezuela y Trinidad (vea el capítulo 18) son otro ejemplo de selección direccional.

En los borregos cimarrones (*Ovis canadensis*) de Canadá se observó selección direccional por parte de los cazadores deportivos. Éstos toman

TABLA 19-1 Cambios poblacionales en *Geospiza fortis* antes y después de la sequía de 1976-1977

Carácter	Promedio antes de sequía (634)*	Promedio después de sequía (135)*	Diferencia
Peso (g)	16.06	17.13	+1.07
Longitud ala (mm)	67.88	68.87	+0.99
Longitud tarso (pantorrilla, justo arriba de la pata) (mm)	19.08	19.29	+0.21
Longitud pico (mm)	10.63	10.95	+0.32
Profundidad pico (mm)	9.21	9.70	+0.49
Ancho pico (mm)	8.58	8.83	+0.25

Tomado de P. R. Grant y B. R. Grant, "Predicting Microevolutionary Responses to Directional Selection on Heritable Variation", *Evolution*, vol. 49, 1995.

*Número de aves en la muestra.

Giuliano Gerra and Silvio Sommazzi

Harry Engels/Photo Researchers, Inc.

FIGURA 19-6 Borrego cimarrón

Este carnero muestra los enormes cuernos que caracterizan a esta especie.

como blanco a los carneros grandes con cuernos de rápido crecimiento debido a su valor como trofeos (**FIGURA 19-6**). Puesto que estos carneros por lo general son muertos antes de alcanzar su pleno potencial reproductivo, contribuyen menos al acervo genético; el resultado ha sido un

declive de 25% en el peso promedio del carnero y en la longitud de los cuernos durante un período de 30 años. Paradójicamente, los carneros que usualmente tienen mayor adaptabilidad debido a su tamaño y habilidad para usar sus cuernos en competencias con otros machos cuando buscan parejas sexuales, se vuelven menos aptos cuando dichos atributos hacen que los prefieran los cazadores.

Selección disruptiva En ocasiones, cambios extremos en el ambiente pueden favorecer dos o más fenotipos a costa de la media. Esto es, más de un fenotipo puede resultar favorecido en el ambiente nuevo. La **selección disruptiva** es un tipo especial de selección direccional en el que existe una tendencia en varias direcciones en lugar de sólo una (**FIGURA 19-4d**). Esto resulta en una divergencia, o separación, de distintos grupos de individuos dentro de una población. La selección disruptiva, que es relativamente rara, selecciona contra el fenotipo promedio o intermedio.

Un suministro limitado de alimentos durante una sequía severa provocó que una población de pinzones en otra isla de las Galápagos experimentara selección disruptiva. La población de pinzones inicialmente mostró una variedad de tamaños y formas de pico. Dado que, durante la sequía, los únicos alimentos disponibles en esta isla eran insectos que habitaban en la madera y semillas en los frutos de cactus, la selección natural favoreció a las aves con picos adecuados para obtener estos tipos de alimentos. Los pinzones con picos más largos sobrevivieron porque podían abrir frutos de cactus y los que tenían picos más anchos sobrevivieron porque podían desgarrar la corteza de los árboles para exponer a los insectos. No obstante, los pinzones con picos intermedios no pudieron usar de manera eficiente alguna de las fuentes de alimentos y tuvieron una tasa de supervivencia más baja.

La selección natural induce el cambio en los tipos y frecuencias de los alelos en las poblaciones sólo si hay una variación preexistente heredada. La variación genética es la materia prima para el cambio evolutivo porque proporciona la diversidad sobre la que actúa la selección natural. Sin variación genética, la evolución no puede ocurrir. En la siguiente sección se explorarán las bases genéticas de la variación sobre la que actúa la selección natural.

Repaso

- ¿Cuál fuerza microevolutiva conduce a cambios adaptativos en las frecuencias alélicas?
- ¿Por qué la mutación es importante para la evolución, si es la fuerza microevolutiva que por lo general tiene el menor efecto sobre las frecuencias alélicas?
- ¿Cuáles fuerzas microevolutivas están más asociadas con un aumento en variación dentro de una población? ¿Y entre poblaciones?
- ¿Cuál fuerza microevolutiva suele cambiar las frecuencias genotípicas sin cambiar las frecuencias alélicas? Explique.

19.4 VARIACIÓN GENÉTICA EN POBLACIONES

OBJETIVO DE APRENDIZAJE

8 Describir la naturaleza y medida de la variación genética, incluido el polimorfismo genético, el polimorfismo equilibrado y la variación geográfica.

Las poblaciones contienen abundante variación genética que originalmente se introdujo por mutación. La reproducción sexual, con su entrecruzamiento asociado, ordenamiento independiente de cromosomas durante la meiosis y unión aleatoria de gametos, también contribuye a la variación genética. El proceso sexual permite que la variabilidad introducida por mutación se combine en nuevas formas, que pueden expresarse como nuevos fenotipos.

El polimorfismo genético puede estudiarse en varias formas

El **polimorfismo genético**, que es la variación genética entre individuos en una población, es extenso en poblaciones, aunque muchas de las variantes genéticas se presentan a frecuencias bajas. Mucho del polimorfismo genético no es evidente porque no produce fenotipos distintos.

Una forma en que los biólogos estiman la cantidad total de polimorfismo genético en las poblaciones es mediante la comparación de diferentes formas de una proteína particular. Cada forma consiste de una secuencia de aminoácidos ligeramente diferente que es codificada por un alelo diferente. Por ejemplo, extractos de piel que contengan una enzima particular pueden analizarse para diferentes individuos mediante electroforesis en gel. En la *electroforesis en gel* las enzimas se colocan en pozos sobre un gel de agarosa y se aplica una corriente eléctrica, lo que hace que cada enzima migre a través del gel (vea la figura 15-8). Ligeras variaciones en las secuencias de aminoácidos en las diferentes formas de una enzima particular hacen que cada una migre a una tasa diferente, lo que puede detectarse con el uso de tintes especiales o marcadores radiactivos. De acuerdo con la especie estudiada, el porcentaje de enzimas que son polimórficas puede variar de alrededor de 15% hasta 70%. En general, el polimorfismo de los loci codificadores de enzimas tiende a ser mayor en plantas que en animales.

La determinación de la secuencia de nucleótidos en ADN de individuos en una población proporciona una estimación *directa* del polimorfismo genético que es suficientemente sensible para detectar alelos que difieren sólo en un nucleótido (**polimorfismo de un solo nucleótido, SNP**, por sus siglas en inglés). (La secuenciación de ADN se muestra en las figuras 15-10 y 15-11). La secuenciación de ADN de alelos específicos en un creciente número de organismos, incluidos humanos, indica que los SNP son comunes en la mayoría de las poblaciones.

Estudios recientes revelaron que los cambios genéticos en los que se ganan o pierden segmentos de ADN (en comparación con un genoma de referencia) son comunes en organismos modelo como ratones y *Drosophila*, así como en humanos. Dichas **variaciones en el número de copias**, o **CNV**, por sus siglas en inglés, pueden involucrar segmentos de ADN que varíen desde tan pocas como 500-1000 pares de bases, hasta alrededor de dos millones de pares de bases. Actualmente se estima que el humano promedio puede tener una docena o más de CNV en su genoma. En la mayoría de los casos no parece ser un fenotipo asociado o el fenotipo es benigno, como un efecto sobre el color de los ojos. Sin embargo, conforme se desarrollan tecnologías más avanzadas para apoyar la investigación en marcha, se acumula evidencia que vincula CNV específicas con el riesgo creciente de ciertas condiciones con importancia médica, como el autismo, la enfermedad de Alzheimer y la susceptibilidad a infecciones por VIH.

El polimorfismo equilibrado existe durante largos períodos

El **polimorfismo equilibrado** es un tipo especial de polimorfismo genético en el que dos o más alelos persisten en una población a lo largo de muchas generaciones como resultado de la selección natural. La ventaja de heterocigoto y la selección dependiente de la frecuencia son mecanismos que preservan el polimorfismo equilibrado.

La variación genética puede mantenerse mediante ventaja heterocigota

Ya se vio que la selección natural con frecuencia elimina alelos desfavorables de una población mientras conserva los alelos propicios. Sin embargo, en ocasiones la selección natural ayuda a mantener la diversidad genética. En algunos casos la selección natural incluso puede mantener los alelos de una población que son desfavorables en el estado homocigoto. Esto ocurre, por ejemplo, cuando el heterocigoto *Aa* tiene un mayor grado de adaptabilidad que alguno de los homocigotos *AA* o *aa*. Este fenómeno, conocido como **ventaja heterocigota**, se demuestra en los humanos por la ventaja selectiva de los portadores heterocigotos del alelo de célula falciforme.

El alelo mutante (Hb^S) para la anemia falciforme produce una hemoglobina alterada que deforma o da forma de hoz a los eritrocitos, lo que hace que tengan más probabilidad de formar bloqueos peligrosos en los capilares y que se destruyan en el hígado, el bazo o la médula ósea (lo que se estudió en el capítulo 16). Las personas que son homocigotos para el alelo falciforme (Hb^SHb^S) por lo general mueren a una edad temprana si no disponen de tratamiento médico.

Los individuos heterocigotos portan alelos de hemoglobina tanto normal (Hb^A) como falciforme. La condición de heterocigoto (Hb^AHb^S) hace a una persona más resistente a un tipo de malaria severa (causada por el parásito *Plasmodium falciparum*) que las personas que son homocigotas al alelo de hemoglobina normal (Hb^AHb^A). En un individuo heterocigoto, cada alelo produce su propio tipo específico de hemoglobina y los eritrocitos contienen los dos tipos en cantidades aproximadamente equivalentes. Dichas células se deforman con mucha menos facilidad que las células que contienen sólo el alelo Hb^S y son más resistentes a la infección por el parásito causante de la malaria, que vive en los eritrocitos, que los eritrocitos que sólo contienen hemoglobina normal.

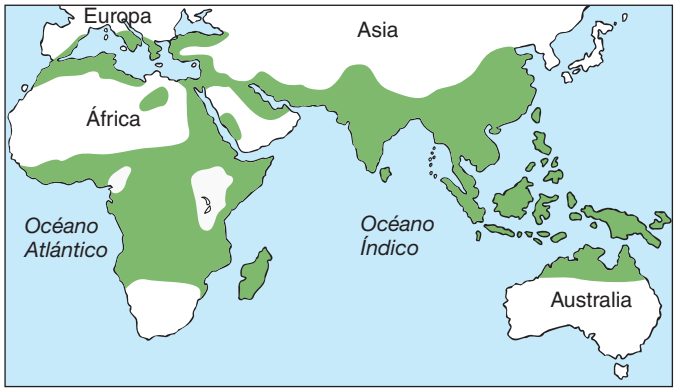
Donde la malaria es un problema, cada uno de los dos tipos de individuos homocigotos está en desventaja. Los homocigotos para el alelo de célula falciforme es probable que mueran de anemia falciforme, mientras que los homocigotos para el alelo normal pueden morir de malaria. En consecuencia, el heterocigoto es más apto que cualquier homocigoto. En partes de África, Oriente Medio y el sur de Asia, donde la malaria falciparum es frecuente, los individuos heterocigotos sobreviven en mayor cantidad que cualquier homocigoto (**FIGURA 19-7**). El alelo Hb^S se mantiene con una alta frecuencia en la población, aun cuando la condición homocigota recesiva casi siempre sea mortal.

¿Qué ocurre con la frecuencia de los alelos Hb^S en los africanos y otras personas que los poseen cuando emigran a Estados Unidos y otros países con pocos casos de malaria? Como podría esperarse, la frecuencia del alelo Hb^S gradualmente declina en dichas poblaciones, quizá porque confiere una desventaja selectiva al causar anemia falciforme en individuos homocigotos, pero ya no confiere una ventaja selectiva al evitar la malaria en los individuos heterocigotos. Sin embargo, el alelo Hb^S nunca desaparece de la población porque se "oculta" de la selección en los individuos heterocigotos y porque vuelve a introducirse en la población mediante flujo genético desde la población africana.

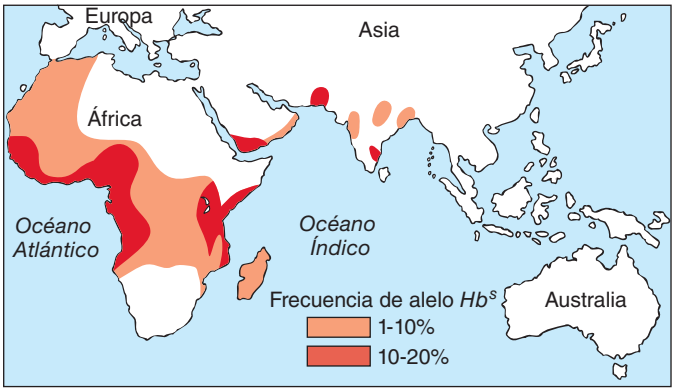
La variación genética puede mantenerse mediante selección dependiente de la frecuencia

Hasta el momento en el estudio de la selección natural se ha supuesto que la adaptabilidad de fenotipos particulares (y sus genotipos correspondientes) es independiente de su frecuencia en la población. Sin embargo, en casos de **selección dependiente de la frecuencia**, la adaptabilidad de un fenotipo particular depende de cuán frecuentemente aparece en la población. A menudo un fenotipo tiene mayor valor selectivo cuando es raro que cuando es común en la población. Dichos fenotipos pierden su ventaja selectiva conforme se vuelven más comunes.

La selección dependiente de la frecuencia usualmente actúa para mantener la variación genética en poblaciones de especies que son presas de depredadores. En este caso, el depredador captura y consume el fenotipo más común, pero puede ignorar los fenotipos más raros. En consecuencia, el fenotipo menos común produce más descendientes y por tanto realiza un mayor aporte relativo a la siguiente generación.



(a) Distribución geográfica de la malaria falciparum (*verde*).



(b) Distribución del alelo de la anemia falciforme (*rojo y anaranjado*).

FIGURA 19-7 Ventaja heterocigota

A lo largo de grandes áreas geográficas, la distribución de individuos heterocigotos para el alelo de anemia falciforme (Hb^S) es similar a la distribución de la malaria falciparum. Esta evidencia de mayor adaptabilidad de los individuos heterocigotos en regiones de malaria brinda soporte a la hipótesis de la ventaja heterocigota. (Adaptado de Allison, A. C., "Protection Afforded by Sickle Cell Traits against Subtertian Malarial Infection", *British Medical Journal*, vol. 1, 1954).

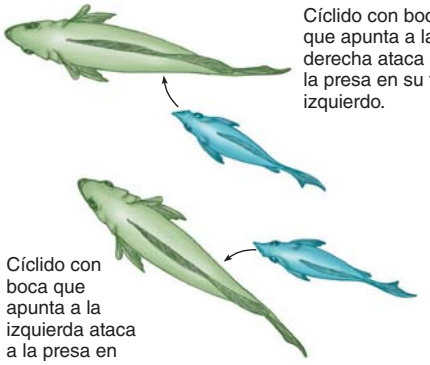
La selección dependiente de la frecuencia se demuestra en el pez comedor de escamas (cíclidos de la especie *Perissodus microlepsis*) del lago Tanganica en África (**FIGURA 19-8**). El pez comedor de escamas, que obtiene alimento al morder las escamas de otros peces, tiene bocas que apuntan a la izquierda o a la derecha. Un solo locus con dos alelos determina esta característica; el alelo para boca que apunta a la derecha es dominante sobre el alelo para la boca que apunta hacia la izquierda. Estos peces atacan a su presa por detrás y desde una sola dirección, dependiendo de la morfología de la boca. Los que tienen bocas que apuntan a la izquierda siempre atacan los flancos derechos de su presa, mientras los que tienen bocas que apuntan a la derecha siempre atacan los flancos izquierdos.

Las especies presa son más exitosas al evadir los ataques de la forma más común de pez comedor de escamas. Por ejemplo, si los cíclidos con bocas que apuntan a la derecha son más comunes que los que tienen bocas que apuntan a la izquierda, las presas son atacadas con más frecuencia desde sus flancos izquierdos. Por tanto, se vuelven más cautelosas ante dichos ataques, lo que confiere una ventaja selectiva a los cíclidos menos comunes con bocas que apuntan hacia la izquierda. Los cíclidos con bocas que apuntan hacia la izquierda tendrían más éxito al obtener alimento y en consecuencia tendrían más descendientes. Con el tiempo, la frecuencia de peces con bocas que apuntan a la izquierda aumentaría en la población, hasta que su abundancia haga que la selección dependiente de la frecuencia opere en su contra y confiera una ventaja a los ahora peces menos comunes con bocas que apuntan a la derecha. Por tanto, la selección dependiente de la frecuencia mantiene ambas poblaciones de peces en números aproximadamente iguales.

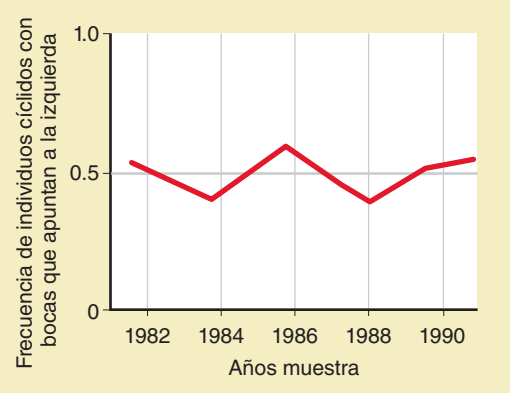
EXPERIMENTO CLAVE

PREGUNTA: ¿Puede encontrarse evidencia de selección dependiente de la frecuencia en poblaciones naturales?

HIPÓTESIS: Iguales proporciones de cíclidos comedores de escamas con bocas que apuntan a la derecha frente a los que tienen bocas que apuntan a la izquierda en una población se mantienen mediante selección dependiente de la frecuencia.



EXPERIMENTO: Durante un período de 10 años se supervisan las frecuencias relativas de cíclidos comedores de escamas con bocas que apuntan a la izquierda y que apuntan a la derecha en el lago Tanganica en África.



RESULTADOS Y CONCLUSIONES: Las frecuencias relativas de cíclidos con bocas que apuntan a la izquierda y que apuntan a la derecha variaron ligeramente de año en año, pero permanecieron cerca de 0.5. Esta razón aproximada de 1:1 es consistente con la selección dependiente de la frecuencia porque el pez presa se vuelve especialmente cauteloso a los ataques por el tipo de cíclido que actualmente es más común; por tanto, cualquier tipo está en desventaja selectiva si su frecuencia se eleva por arriba de 0.5.

FIGURA 19-8 Selección dependiente de la frecuencia en cíclidos comedores de escamas

(Adaptado con permiso de Hori, M., "Frequency-Dependent Natural Selection in the Handedness of Scale-Eating Cichlid Fish", *Science*, vol. 260, 9 de abril de 1993. Copyright © 1993 American Association for the Advancement of Science).

La variación neutra puede no brindar ventaja o desventaja selectiva

Parte de la variación genética observada en una población puede no conferir aparente ventaja o desventaja selectiva en un ambiente particular. Por ejemplo, los cambios aleatorios en el ADN que no alteran la estructura proteica por lo general no afectan el fenotipo. La variación que no altera la capacidad de un individuo para sobrevivir y reproducirse y, por tanto, no es adaptativa, se conoce como **variación neutra**.

La extensión de la variación neutra en los organismos es difícil de determinar. Es relativamente sencillo demostrar que un alelo es benéfico o dañino si su efecto es observable. Pero la variación en los alelos que sólo involucra ligeras diferencias en las proteínas que codifican puede o no ser neutra. Dichos alelos pueden influir en el organismo en formas sutiles que sean difíciles de medir o valorar. Además, un alelo que es neutro en un ambiente puede ser benéfico o dañino en otro.

Las poblaciones en diferentes áreas geográficas con frecuencia muestran adaptaciones genéticas a ambientes locales

Además de la variación genética entre los individuos dentro de una población, con frecuencia existen diferencias genéticas entre distintas poblaciones dentro de la misma especie, un fenómeno conocido como **variación geográfica**. Un tipo de variación geográfica es la **clina**, que es un cambio gradual en las frecuencias fenotípica y genotípica de una especie, a través de una serie de poblaciones geográficamente separadas, como resultado de un gradiente ambiental. Una clina muestra variación en la expresión de atributos como color, tamaño, forma, fisiología o comportamiento. Las clinas son comunes entre especies con variaciones continuas a lo largo de grandes áreas geográficas. Por ejemplo, los tamaños corporales de muchas aves y mamíferos con distribuciones amplias aumentan en forma gradual conforme se incrementa la latitud, presuntamente porque los animales más grandes están mejor adaptados para soportar las temperaturas invernales más frías.

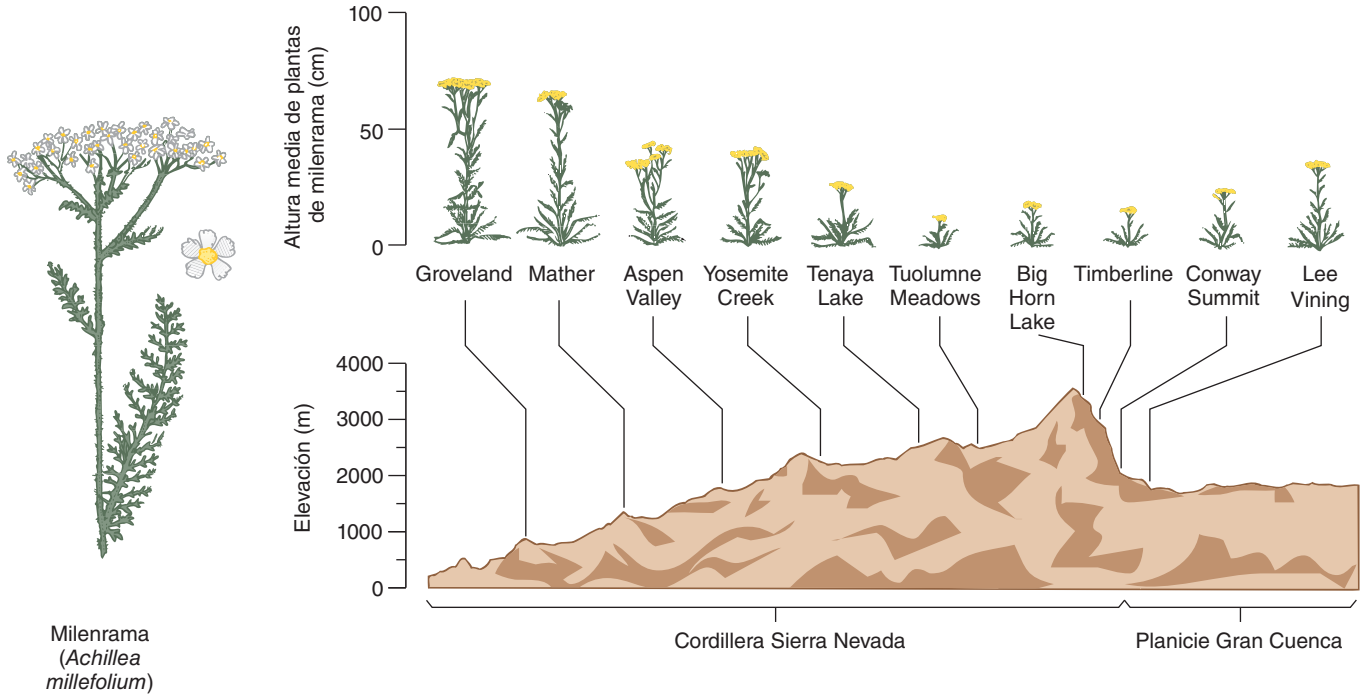


FIGURA 19-9 Variación clinal en milenrama (*Achillea millefolium*)
(Tomado de J. Clausen, D. D. Keck y W. M. Hiesey, "Experimental Studies on the Nature of Species: III. Environmental Responses of Climatic Races of Achillea", Carnegie Institute Washington Publication, vol. 58, 1948).

La milenrama común (*Achillea millefolium*), una flor silvestre que crece en varios hábitats de América del Norte, desde las tierras bajas hasta las cimas de las montañas, muestran variación clinal en altura en respuesta a distintos climas a diferentes elevaciones. Aunque existe variación sustancial entre los individuos dentro de cada población, los de las poblaciones a mayores elevaciones son, en promedio, más pequeños que los de las elevaciones más bajas. La base genética de estas diferencias clinales se demostró en un conjunto de experimentos clásicos en los que series de poblaciones de diferentes áreas geográficas se criaron en el mismo ambiente (**FIGURA 19-9**). A pesar de estar expuestas a idénticas condiciones ambientales, cada población experimental muestra los rasgos característicos de la elevación de la que se recolectó.

Repaso

- ¿Cómo el alelo de anemia falciforme ilustra la ventaja heterocigota?
- ¿Cómo la selección dependiente de la frecuencia afecta la variación genética dentro de una población a lo largo del tiempo?
- ¿Cómo pueden los investigadores poner a prueba la hipótesis de que la variación clinal entre las poblaciones de una especie particular tiene una base genética?

RESUMEN: ENFOQUE EN LOS OBJETIVOS DE APRENDIZAJE

19.1 *(página 412)*

1 Definir qué se entiende por acervo genético de una población.

- Todos los individuos que viven en un lugar particular al mismo tiempo constituyen una **población**. Cada población tiene un acervo genético que incluye todos los **alelos** para todos los **loci** presentes en la población.
- La **genética de poblaciones** es el estudio de la variabilidad genética dentro de una población y de las fuerzas que actúan sobre ella.

2 Distinguir entre genotipo, fenotipo y frecuencias alélicas.

- Una **frecuencia genotípica** es la proporción de un genotipo particular en la población. Una **frecuencia fenotípica** es la proporción de un fenotipo particular en la población. Una **frecuencia alélica** es la proporción de un alelo específico de un locus genético dado en la población.

19.2 *(página 412)*

3 Discutir el significado del principio de Hardy-Weinberg en su relación con la evolución y elaborar una lista de las cinco condiciones requeridas para el equilibrio genético.

- El **principio de Hardy-Weinberg** afirma que las frecuencias alélicas y genotípicas no cambian de generación en generación (no ocurre evolución) en una población en **equilibrio genético**.
- El principio de Hardy-Weinberg sólo se aplica si el apareamiento es aleatorio en la población, no hay mutaciones netas que cambien las frecuencias alélicas, la población es grande, los individuos no migran entre poblaciones y no ocurre selección natural.

4 Usar el principio de Hardy-Weinberg para resolver problemas que involucren poblaciones.

- En la ecuación de Hardy-Weinberg, p = la frecuencia del alelo dominante, q = la frecuencia del alelo recesivo: $p + q = 1$.
- Las frecuencias genotípicas de una población se describen mediante la relación $p^2 + 2pq + q^2 = 1$, donde p^2 es la frecuencia del genotipo dominante homocigoto, $2pq$ es la frecuencia del genotipo heterocigoto y q^2 es la frecuencia del genotipo recesivo homocigoto.

CENGAGENOW™ **Interactúe con el principio de Hardy-Weinberg al hacer clic sobre la figura en CengageNOW.**

19.3 *(página 415)*

5 Definir *microevolución*.

- **Microevolución** es un cambio en las frecuencias alélicas o genotípicas dentro de una población a lo largo de generaciones sucesivas.

6 Discutir cómo cada una de las siguientes fuerzas microevolutivas alteran las frecuencias alélicas en las poblaciones: apareamiento no aleatorio, mutación, deriva genética, flujo genético y selección natural.

- En el apareamiento no aleatorio, los individuos seleccionan parejas sexuales con base en el fenotipo e indirectamente eligen el genotipo correspondiente. La **endogamia** es el apareamiento de individuos genéticamente similares que están más estrechamente emparentados de lo que estarían de haber elegido al azar de entre toda la población. La endogamia en algunas poblaciones causa **depresión endogámica**, en la que los individuos que se aparean tienen menor **adaptabilidad** (capacidad relativa para realizar una aportación genética a la siguiente generación) que los individuos que no se aparean. En el **apareamiento selectivo** los individuos seleccionan parejas sexuales por sus fenotipos. Tanto la endogamia como el apareamiento selectivo aumentan la frecuencia de genotipos homocigotos.
- Las **mutaciones**, cambios impredecibles en el ADN, son la fuente de nuevos alelos. Las mutaciones aumentan la variabilidad genética sobre la que actúa la selección natural.
- La **deriva genética** es un cambio aleatorio en las frecuencias alélicas de una población pequeña. La deriva genética reduce la variación genética dentro de una población y por lo general los cambios generados por la deriva genética no son adaptativos. Una súbita reducción en el tamaño de la población causado por factores ambientales adversos se conoce como cuello de botella. El **efecto fundador** es deriva genética que ocurre cuando una población pequeña coloniza un área nueva.
- El **flujo genético**, un movimiento de alelos causado por la migración de individuos entre poblaciones, provoca cambios en las frecuencias alélicas.
- La **selección natural** causa cambios en las frecuencias alélicas que conducen a adaptación. La selección natural opera sobre el fenotipo de un organismo, pero cambia la composición genética de una población en una dirección favorable para un ambiente particular.

7 Distinguir entre selección estabilizadora, selección direccional y selección disruptiva.

- La **selección estabilizadora** favorece la media a costa de los extremos fenotípicos. La **selección direccional** favorece un extremo fenotípico sobre otro, lo que genera un desplazamiento en la media fenotípica. La **selección disruptiva** favorece dos o más extremos fenotípicos.

© Twildlife/Dreamstime

CENGAGENOW™ **Observe la selección natural en acción al hacer clic sobre la figura en CengageNOW.**

19.4 *(página 420)*

8 Describir la naturaleza y medida de la variación genética, incluido el polimorfismo genético, el polimorfismo equilibrado y la variación geográfica.

- El **polimorfismo genético** es la presencia de variación genética dentro de una población.
- El **polimorfismo equilibrado** es un tipo especial de polimorfismo genético en el que dos o más alelos persisten en una población a lo largo de muchas generaciones como resultado de selección natural.
- La **ventaja heterocigota** ocurre cuando el heterocigoto muestra mayor adaptabilidad que cualquier homocigoto. En la **selección dependiente de la frecuencia** el valor selectivo de un genotipo varía con la frecuencia con que se presenta.
- La **variación neutra** es variación genética que no confiere ventaja selectiva detectable.
- La **variación geográfica** es variación genética que existe entre diferentes poblaciones dentro de la misma especie. Una **clina** es un cambio gradual en las frecuencias fenotípica y genotípica de una especie a través de una serie de poblaciones geográficamente separadas.

EVALÚE SU COMPRENSIÓN

1. La descripción genética de un individuo es su genotipo, mientras que la descripción genética de una población es su (a) fenotipo (b) acervo génico (c) deriva genética (d) efecto fundador (e) cambios en las frecuencias alélicas

2. En una especie diploide cada individuo posee (a) un alelo por cada locus (b) dos alelos por cada locus (c) tres o más alelos por cada locus (d) todos los alelos que se encuentran en el acervo genético (e) la mitad de los alelos que se encuentran en el acervo genético

3. El grupo sanguíneo MN es de interés para los genetistas de poblaciones porque (a) las personas con genotipo *MN* no pueden recibir transfusiones sanguíneas de individuos *MM* o *NN* (b) las frecuencias genotípicas *MM*, *MN* y *NN* pueden observarse directamente y compararse con las frecuencias calculadas esperadas (c) el alelo *M* es dominante para el alelo *N* (d) las personas con el genotipo *MN* muestran selección dependiente de la frecuencia (e) las personas con el genotipo *MN* muestran ventaja heterocigota

4. Si todas las copias de un locus dado tienen el mismo alelo a lo largo de la población, entonces la frecuencia alélica es (a) 0 (b) 0.1 (c) 0.5 (d) 1.0 (e) 10.0

5. Si los acervos genético y genotípico de una población permanecen constantes de generación en generación, (a) la población experimenta cambio evolutivo (b) se dice que la población está en equilibrio genético (c) tiene lugar microevolución (d) ocurre selección direccional, pero sólo durante algunas generaciones (e) la deriva genética es una fuerza evolutiva importante

6. El análisis de secuencias de ADN para un locus particular entre los individuos dentro de una población proporciona a los biólogos un mecanismo para estimar (a) la deriva genética (b) el polimorfismo genético (c) el flujo genético (d) la ventaja heterocigota (e) la selección dependiente de la frecuencia

7. La presencia continua del alelo que causa anemia falciforme en áreas donde la malaria falciparum es común demuestra, ¿cuál de los siguientes fenómenos? (a) depresión endogámica (b) selección dependiente de la frecuencia (c) ventaja heterocigota (d) deriva genética (e) un cuello de botella genético

8. De acuerdo con el principio de Hardy-Weinberg, (a) las frecuencias alélicas no dependen de la dominancia o recesividad sino que permanecen esencialmente invariables de generación en generación (b) la

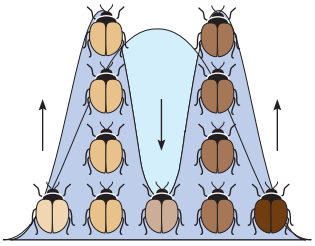
suma de las frecuencias alélicas para un locus dado siempre es mayor que 1 (c) si un locus sólo tiene un alelo, la frecuencia de dicho alelo es cero (d) las frecuencias alélicas cambian de generación en generación (e) el proceso de herencia, por sí mismo, causa cambios en las frecuencias alélicas

9. El principio de Hardy-Weinberg puede aplicarse si (a) el tamaño de la población es pequeño (b) la migración ocurre sólo al comienzo de la época de reproducción (c) las mutaciones ocurren a una tasa constante (d) los apareamientos ocurren exclusivamente entre individuos del mismo genotipo (e) no ocurre selección natural

10. La mutación (a) conduce a cambio evolutivo adaptativo (b) se suma a la variación genética de una población (c) es resultado de la deriva genética (d) casi siempre beneficia al organismo (e) a y b

11. ¿Cuál de las siguientes aseveraciones *no* es verdadera acerca de la selección natural? (a) la selección natural actúa para preservar los caracteres favorables y eliminar los desfavorables (b) la descendencia de los individuos que están mejor adaptados al ambiente constituirá una proporción mayor de la siguiente generación (c) la selección natural dirige el curso de la evolución al conservar los rasgos adquiridos durante la vida de un individuo (d) la selección natural actúa sobre la variabilidad genética de una población que surge mediante mutación (e) la selección natural puede resultar en cambios en las frecuencias alélicas de una población

12. La distribución de fenotipos que se muestra en la figura es más consistente con (a) no selección (b) selección estabilizadora (c) selección direccional (d) selección disruptiva (e) equilibrio genético



PENSAMIENTO CRÍTICO

1. **VÍNCULO CON LA EVOLUCIÓN.** ¿Por qué las mutaciones casi siempre son neutras o dañinas? Si esto es cierto, ¿por qué las mutaciones son esenciales para la evolución?

2. **VÍNCULO CON LA EVOLUCIÓN.** Explique esta aparente paradoja: los científicos discuten la evolución en términos de adaptabilidad del *genotipo* (la ventaja selectiva que un genotipo particular le confiere a un individuo), aunque la selección natural actúa sobre el *fenotipo* de un organismo.

3. **VÍNCULO CON LA EVOLUCIÓN.** ¿Por qué es más fácil que los investigadores estudien la aportación genética a la enfermedad en las poblaciones de Finlandia o Islandia en lugar de las de Estados Unidos?

4. **VÍNCULO CON LA EVOLUCIÓN.** En ocasiones la evolución se caracteriza como "supervivencia del más apto". ¿Esto es consistente con las definiciones de *adaptabilidad* y *selección natural* de un biólogo evolutivo? ¿Ésta es una buena forma de pensar en la evolución o es deficiente?

5. **ANÁLISIS DE DATOS.** Recuerde que el alelo para boca que apunta a la derecha en cíclidos (A) es dominante sobre el de boca que apunta a la izquierda (a). Use el principio de Hardy-Weinberg para calcular las frecuencias alélicas que corresponderían a iguales frecuencias de los dos fenotipos. ¿Cuál alelo tiene mayor frecuencia? ¿Por qué? ¿En qué forma estos peces comedores de escamas son un ejemplo de polimorfismo equilibrado?

6. **ANÁLISIS DE DATOS.** El alelo recesivo que causa el síndrome de Ellis-van Creveld cuando es homocigoto tiene una frecuencia de aproximadamente 0.07 en la población Amish de Pennsylvania, aunque su frecuencia sólo es de más o menos 0.001 en la población general. ¿Cuántas personas de 1000 en la población Amish esperaría que tuvieran la enfermedad? ¿Cuántas de un millón en la población general?

7. **ANÁLISIS DE DATOS.** El lector estudia machos en poblaciones de cierta especie de pececillos en una serie de lagos en diferentes latitudes. Encuentra que presentan variación clinal en el peso promedio en la madurez y plantea la hipótesis de que las diferencias de peso se deben a factores genéticos. El lector predice que los pesos promedio en la madurez de representantes de cada población criados en acuarios diferirán en formas que son consistentes con las diferencias observadas entre las poblaciones silvestres. Sin embargo, cuando realiza el experimento, no encuentra diferencias entre los promedios poblacionales. ¿Cuál es su conclusión?

8. **CIENCIA, TECNOLOGÍA Y SOCIEDAD.** Se desarrollan técnicas automatizadas que proporcionarán nueva información acerca de la extensión del polimorfismo genético entre los humanos, en particular con respecto a polimorfismos de un solo nucleótido (SNP) y variaciones en el número de copias (CNV). ¿En qué formas puede resultar útil esta información? ¿En qué formas puede presentar desafíos?

CENGAGENOW™ **Preguntas adicionales están disponibles en CengageNOW en www.cengage.com/login.**

20 Especiación y macroevolución

© iStockphoto.com/Mariko Yuki

Pájaro bobo de patas azules. Los pájaros bobos de patas azules son grandes aves marinas que anidan en las islas Galápagos y muchas otras islas áridas en el Pacífico oriental. Las parejas macho y hembra son monógamas y por lo general anidan en lava negra. La población reproductora más grande de pájaros bobos de patas azules se encuentra en las islas Galápagos.

CONCEPTOS CLAVE

20.1 De acuerdo con el concepto de especie biológica, una especie consiste de individuos que pueden aparearse con éxito entre ellos, mas no con individuos de otra especie.

20.2 La evolución de diferentes especies comienza con el aislamiento reproductivo, en el que dos poblaciones ya no pueden aparearse con éxito.

20.3 En la especiación alopátrica, las poblaciones divergen en diferentes especies debido a aislamiento geográfico o separación física. En la especiación simpátrica las poblaciones quedan aisladas reproductivamente una de otra a pesar de vivir en la misma área geográfica.

20.4 La especiación puede requerir millones de años, pero en ocasiones ocurre mucho más rápidamente.

20.5 La evolución de las especies y los taxones superiores se conoce como macroevolución.

Una selva pluvial brasileña contiene miles de especies de insectos, anfibios, reptiles, aves y mamíferos. La Gran Barrera de Arrecifes en la costa de Australia tiene miles de especies de esponjas, corales, moluscos, crustáceos, estrellas de mar y peces. Los diversos ambientes sobre la Tierra abundan en ricos ensamblajes de especies. En la actualidad, los científicos han nombrado más o menos 1.8 millones de especies.

No se sabe con exactitud cuántas especies existen hoy, ¡pero muchos biólogos estiman que el número está en el orden de 4 millones a 100 millones! Con frecuencia, esta diversidad se representa como muchas ramas en un "árbol de la vida". Conforme uno sigue las ramas desde la punta hacia el cuerpo principal del árbol, forman conexiones que representan ancestros comunes que ahora están extintos. De hecho, más de 99.9% de todas las especies que alguna vez existieron ahora están extintas. Al seguir las ramas del árbol de la vida hasta conexiones cada vez más grandes conduce a la larga a un solo tronco que representa los pocos organismos unicelulares simples que evolucionaron temprano en la historia de la Tierra y se convirtieron en ancestros de todas las especies que viven en la actualidad.

En consecuencia, la vida de hoy es el producto de 3 a 4 mil millones de años de evolución. ¿Cómo se diversificaron todas estas especies a lo largo de la historia de la Tierra? Los estudios de Darwin lo condujeron a concluir que las islas Galápagos fueron el lugar de nacimiento de muchas nuevas especies (vea la fotografía). La comprensión de cómo evolucionaron las especies avanzó de manera significativa desde que Darwin publicó *El origen de las especies*.

En este capítulo se consideran las barreras reproductivas que aíslan a las especies unas de otras y los posibles mecanismos evolutivos que explican cómo los millones de especies que viven hoy o vivieron en el pasado se originaron a partir de especies ancestrales. Luego examina la tasa de cambio evolutivo y la evolución de las categorías taxonómicas superiores (especie, género, familia, orden, clase y filo), que es el foco de la macroevolución.

20.1 ¿QUÉ ES UNA ESPECIE?

OBJETIVO DE APRENDIZAJE

1 Describir el concepto de especie biológica y mencionar dos problemas potenciales con el concepto.

El concepto de distintos tipos de organismos, conocidos como **especie** (del latín *species* que significa "tipo"), no es nuevo. Sin embargo, existen muchas definiciones distintas de especie, y cada una tiene algún tipo de limitación. Linnaeus fue el biólogo del siglo XVIII que fundó la taxonomía moderna: la ciencia de nombrar, describir y clasificar los organismos. Él clasificó plantas y otros organismos en especies separadas con base en sus diferencias estructurales visibles, como plumas o número de partes de la flor. Este método, conocido como *concepto de especie morfológica*, todavía se utiliza para ayudar a caracterizar a las especies, pero las meras diferencias estructurales no son adecuadas para explicar qué constituye una especie.

El concepto de especie biológica se basa en el aislamiento reproductivo

La genética de poblaciones hizo mucho para aclarar el concepto de especie. De acuerdo con el **concepto de especie biológica**, que expresó por primera vez el biólogo evolutivo Ernst Mayr en 1942, una especie consiste de una o más poblaciones cuyos miembros se aparean en la naturaleza para producir descendencia fértil y no se aparean con (esto es, están aislados reproductivamente) miembros de diferentes especies. El flujo genético ocurre entre los individuos de una especie cuando se aparean, pero barreras reproductivas restringen a los individuos de una especie para aparearse, o intercambiar genes, con miembros de otra especie. Como resultado, las barreras reproductivas mantienen a una especie dada genéticamente distinta de otra. Una extensión del concepto de especie biológica sostiene que las nuevas especies evolucionan cuando las poblaciones que antes se apareaban quedan reproductivamente aisladas unas de otras.

El concepto de especie biológica es en la actualidad la definición de especie más aceptada, pero tiene varias limitaciones. Un problema con el concepto de especie biológica es que sólo se aplica a los organismos que se reproducen sexualmente. La reproducción de las bacterias es asexual, aunque pueden tener considerable intercambio de material genético mediante *transferencia horizontal de genes* entre individuos bacteriales que se clasifican como especies diferentes. Por ende, el aislamiento reproductivo no es un buen criterio para definir especies de bacterias.

FIGURA 20-1 Rotífero inmortal (*Philodina roseola*)
Los rotíferos inmortales son todas hembras. Dado que no se reproducen sexualmente, es difícil clasificar a estos pequeños animales marinos como especies de acuerdo con el concepto de especie biológica.

Los pequeños animales marinos conocidos como rotíferos inmortales son un ejemplo de animales que se reproducen asexualmente (**FIGURA 20-1**). Todos los rotíferos inmortales son hembras y producen descendencia sin necesidad de machos. Estos organismos y también los organismos extintos deben clasificarse con base en sus características estructurales y bioquímicas; el concepto de especie biológica no se aplica a ellos.

Otro problema potencial con el concepto de especie biológica es que, aunque los individuos asignados a diferentes especies usualmente no se aparean entre ellos, *en ocasiones* pueden tener cruzas exitosas. Por ejemplo, donde sus territorios se solapan, se tienen noticias de que algunos coyotes se aparean con lobos. Como resultado, algunos lobos portan genes de coyote y viceversa. Sin embargo, la mayoría de los biólogos concuerda en que lobos y coyotes son especies separadas.

El concepto de especie filogenética define las especies con base en evidencia como la secuenciación molecular

Algunos biólogos prefieren el **concepto de especie filogenética**, también llamado *concepto de especie evolutiva*, en el que una población se

declara como especie separada si experimentó suficiente evolución para que surjan diferencias significativas estadísticamente en caracteres diagnósticos. Si una población tiene un carácter diagnóstico único (por ejemplo, un conjunto de espinas que corren por la espalda) que puede demostrarse es hereditario, entonces esta población se considera una especie separada. Este enfoque tiene la ventaja de ser verificable al comparar secuencias de genes entre dos grupos. Sin embargo, muchos biólogos no quieren abandonar el concepto de especie biológica, en parte porque el concepto de especie filogenética no puede aplicarse si la historia evolutiva (como determina la secuenciación de ADN) de un grupo taxonómico no se ha estudiado con cuidado; la mayoría de los grupos no se han analizado con rigor. Además, si el concepto de especie filogenética se aceptara universalmente, el número de especies nombradas quizá se duplicaría. Este aumento ocurriría porque muchas poblaciones estrechamente relacionadas que se clasifican como **subespecies** (una subdivisión taxonómica de una especie) de acuerdo con el concepto de especie biológica cumplirían los requisitos de especie separada según el concepto de especie filogenética.

Por ende, la definición exacta de especie sigue siendo borrosa. A menos que se indique con claridad lo contrario, cuando en este texto se mencione *especie*, se hará referencia al concepto de especie biológica.

Repaso

- ¿Qué es una especie, de acuerdo con el concepto de especie biológica? ¿Cuáles son algunas de las limitaciones de esta definición?

20.2 AISLAMIENTO REPRODUCTIVO

OBJETIVO DE APRENDIZAJE

2 Explicar el significado de los mecanismos de aislamiento reproductivo y distinguir entre las diversas barreras precigóticas y postcigóticas.

Varios **mecanismos de aislamiento reproductivo** evitan el apareamiento entre dos diferentes especies cuyos *rangos* (áreas donde vive cada una) se solapan. Dichos mecanismos conservan la integridad genética de cada especie porque evitan el flujo genético entre las dos especies.

La mayoría de las especies tienen dos o más mecanismos que bloquean la posibilidad de que individuos de dos especies cercanamente emparentadas superen un solo mecanismo de aislamiento reproductivo. Aunque la mayoría de los mecanismos operan antes de que ocurra la copulación o la fecundación (*precigóticos*), otros funcionan después de que tiene lugar la fecundación (*postcigóticos*).

Las barreras precigóticas interfieren con la fecundación

Las **barreras precigóticas** son mecanismos de aislamiento reproductivo que evitan la fecundación. Puesto que los gametos macho y hembra nunca entran en contacto, jamás se produce un *cigoto interespecífico;* esto es, un óvulo fecundado que se forma por la unión de un óvulo de una especie y un espermatozoide de otra especie. Las barreras precigóticas incluyen aislamientos de diversos tipos: temporal, de hábitat, conductual, mecánico y gamético.

En ocasiones el intercambio genético entre dos grupos se evita porque se reproducen en diferentes momentos del día, la estación o el año. Dichos ejemplos demuestran **aislamiento temporal**. Por ejemplo, dos especies muy similares de mosca de la fruta, *Drosophila pseudoobscura* y *D. persimilis*, tienen rangos que se solapan en gran medida, pero no se cruzan entre ellas. La *Drosophila pseudoobscura* es sexualmente activa sólo en la tarde y la *D. persimilis* sólo en la mañana. De igual modo, dos especies de ranas tienen rangos que se solapan en el este de Canadá y Estados Unidos. La rana de la madera (*Rana sylvatica*) por lo general copula a finales de marzo o principios de abril, cuando la temperatura del agua es de aproximadamente 7.2°C, mientras la rana leopardo del norte (*R. pipiens*) comúnmente copula a mediados de abril, cuando la temperatura del agua es 12.8°C (**FIGURA 20-2**).

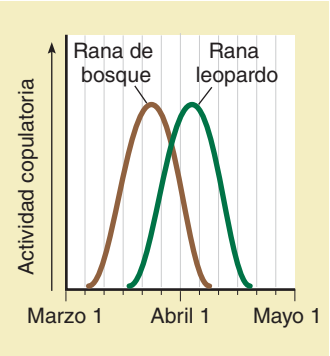
Aunque dos especies cercanamente emparentadas pueden encontrarse en la misma área geográfica, por lo general viven y crían en diferentes hábitats en dicha área. Esto brinda **aislamiento de hábitat** entre las dos especies. Por ejemplo, las cinco especies de aves pequeñas conocidas como atrapamoscas (papamoscas) son casi idénticas en apariencia y tienen rangos que se solapan en la parte este de América del Norte. Ellas presentan aislamiento de hábitat porque, durante la temporada de reproducción, cada especie permanece en un hábitat particular dentro

L. & D. Klein/Photo Researchers, Inc.

(a) La rana de la madera (*Rana sylvatica*) copula a principios de la primavera, con frecuencia antes de que el hielo se funda por completo en los estanques.

© Jason Patrick Ross/Shutterstock

(b) La rana leopardo (*Rana pipiens*) usualmente se aparea algunas semanas después.



(c) Gráfica de actividad copulatoria pico en ranas de bosque y leopardo. En la naturaleza, las ranas de bosque y leopardo no se cruzan.

FIGURA 20-2 ***Animada*** **Aislamiento temporal en ranas de la madera y leopardo**

R. Brown/VIREO

FIGURA 20-3 Aislamiento comportamental en emparradores
Cada especie de emparrador tiene patrones de cortejo muy especializados que evitan su apareamiento con otras especies. El macho de ave del paraíso (*Ptilonorhynchus violacens*) construye un lugar cerrado, o emparrado, con ramas para atraer una hembra. (El emparrado es el "túnel" oscuro a la izquierda). Observe las flores blancas y las decoraciones azules, incluidos objetos fabricados por los humanos, como tapas de botellas, que coloca en la entrada de su emparrado.

de su rango, de modo que las potenciales parejas sexuales de diferentes especies no se encuentran. El atrapamoscas mínimo (*Empidonax minimus*) frecuenta bosques, granjas y huertos abiertos; mientras que el atrapamoscas verdoso (*E. virescens*) se encuentra en bosques caducifolios, particularmente en hayas y bosques pantanosos. El atrapamoscas ailero (*E. alnorum*) prefiere matorrales de alisos húmedos, el atrapamoscas vientre amarillo (*E. flaviventris*) anida en bosques de coníferas y el atrapamoscas saucero (*E. traillii*) frecuenta pastizales con arbustos y sauces.

Muchas especies de animales intercambian una serie distintiva de señales antes de copular. Dichos comportamientos de cortejo ilustran el **aislamiento conductual** (también conocido como **aislamiento sexual**). Los ave del paraíso, por ejemplo, muestran patrones de cortejo específicos de la especie. El macho de ave del paraíso de Australia construye un elaborado emparrado de ramas, y agrega plumas azules y flores blancas decorativas en la entrada (**FIGURA 20-3**). Cuando una hembra se aproxima al emparrado, el macho baila alrededor de ella y sostiene en su pico una decoración particularmente atrayente. Mientras baila, esponja sus plumas, extiende sus alas y entona un canto de cortejo que consiste en varios sonidos, incluidos fuertes zumbidos y aullidos. Estos comportamientos de cortejo específicos mantienen a especies de aves cercanamente emparentadas en aislamiento reproductivo del ave del paraíso. Si un macho y una hembra de dos especies de emparradores diferentes comienzan el cortejo, se detienen cuando un miembro no reconoce o no responde a las señales del otro.

Otro ejemplo de aislamiento conductual involucra a las ranas de la madera y las ranas leopardo recién mencionadas como ejemplo de aislamiento temporal. Los machos de estas dos especies tienen vocalizaciones específicas muy diferentes para atraer hembras de sus especies con el fin de aparearse. Dichas vocalizaciones refuerzan el aislamiento reproductivo de cada especie.

En ocasiones, los miembros de diferentes especies se cortejan e incluso tratan de copular, pero las estructuras incompatibles de sus órganos genitales evitan el apareamiento exitoso. Las diferencias estructurales que inhiben el apareamiento entre especies producen **aislamiento mecánico**. Por ejemplo, muchas especies de plantas con flores tienen diferencias físicas en las partes de su flor que les ayudan a mantener su aislamiento reproductivo mutuo. En tales plantas, las partes de la flor están adaptadas para insectos polinizadores específicos. Por ejemplo, dos especies de salvias tienen rangos que se solapan en el sur de California. La salvia negra (*Salvia mellifera*), que es polinizada por pequeñas abejas, tiene una estructura floral diferente a la de la salvia blanca (*S. apiana*), que es polinizada por grandes abejas carpinteras (**FIGURA 20-4**). Es interesante que las salvias negra y blanca también evitan el apareamiento mediante una barrera temporal: la salvia negra florece a principio de la primavera y la salvia blanca florece a finales de la primavera y principios de verano. Se presume que el aislamiento mecánico evita que los insectos realicen polinización cruzada de las dos especies en caso de que florezcan al mismo tiempo.

Si el apareamiento tiene lugar entre dos especies, sus gametos pueden no combinarse. Diferencias moleculares y químicas entre especies generan **aislamiento gamético**, en el que óvulo y espermatozoide de diferentes especies son incompatibles. En los animales acuáticos que liberan de manera simultánea sus óvulos y espermatozoides en el agua circundante, la fecundación interespecífica es extremadamente rara. La superficie del óvulo contiene proteínas específicas que sólo se enlazan con moléculas complementarias en la superficie de los espermatozoides de la misma especie (vea el capítulo 51). Un tipo similar de reconoci-

(a) El pétalo de la salvia negra funciona como plataforma de aterrizaje para las abejas pequeñas. Las abejas grandes no pueden encajar en esta plataforma.

(b) La plataforma de aterrizaje más grande y los estambres más largos de la salvia blanca permiten la polinización por parte de abejas carpinteras de California más grandes (una especie diferente). Si abejas más pequeñas aterrizan en la salvia blanca, sus cuerpos no se frotan contra los estambres. (En la figura se removió la parte superior de la flor de salvia blanca).

FIGURA 20-4 Aislamiento mecánico en salvia negra y salvia blanca
Las diferencias en sus estructuras florales permiten a la salvia negra y a la salvia blanca ser polinizadas por diferentes insectos. Puesto que las dos especies explotan diferentes polinizadores, no pueden cruzarse.

miento molecular ocurre con frecuencia entre los granos de polen y el estigma (superficie receptora de la parte femenina de la flor). De modo que el polen no germina en el estigma de una especie de planta diferente.

Las barreras postcigóticas evitan el flujo genético cuando ocurre fecundación

En ocasiones ocurre fecundación entre gametos de dos especies cercanamente emparentadas a pesar de la existencia de barreras precigóticas. Cuando esto sucede, entran en juego **barreras postcigóticas** que aumentan la probabilidad de falla reproductiva. Por lo general, el embrión de un híbrido interespecífico aborta de manera espontánea. El **desarrollo**, la secuencia ordenada de eventos que ocurren conforme crece y madura un organismo, es un proceso complejo que requiere la interacción y la coordinación precisas de muchos genes. Parece que los genes de progenitores que pertenecen a diferentes especies no interactúan de manera adecuada para regular los mecanismos del desarrollo normal. En este caso, el aislamiento reproductivo ocurre mediante **inviabilidad del híbrido**. Por ejemplo, en las cruzas entre diferentes especies de lirios, los embriones mueren antes de llegar a la madurez. De igual modo, casi todos los híbridos mueren en la etapa embrionaria cuando los óvulos de una rana de la madera se fecundan artificialmente con espermatozoides de una rana leopardo.

Si un híbrido interespecífico sobrevive, es posible que sea estéril, por varias razones. Los animales híbridos pueden presentar comportamientos de cortejo incompatibles con los de cualquiera de las especies progenitoras y como resultado no se aparearán. Con más frecuencia, la **esterilidad del híbrido** ocurre cuando problemas durante la meiosis hacen que los gametos de un híbrido interespecífico sean anormales. La esterilidad del híbrido es particularmente común si las dos especies progenitoras tienen diferente número de cromosomas. Por ejemplo, una mula es descendiente de una yegua ($2n = 64$) y un burro ($2n = 62$) (**FIGURA 20-5**). Este tipo de unión casi siempre resulta en descendencia estéril ($2n = 63$) porque la sinapsis (el apareamiento de cromosomas homólogos durante la meiosis) y la segregación de los cromosomas no puede ocurrir de manera adecuada.

Ocasionalmente, el apareamiento entre dos híbridos F_1 produce una segunda generación híbrida (F_2). El híbrido F_2 puede presentar **degradación del híbrido**, la incapacidad de un híbrido para reproducirse debido a algún defecto. Por ejemplo, la degradación del híbrido en la generación F_2 de una cruza entre dos especies de girasoles fue de 80%. En otras palabras, 80% de la generación F_2 fue defectuosa en alguna forma y no podía reproducirse con éxito. La degradación del híbrido también ocurre en las generaciones F_3 y posteriores.

La **TABLA 20-1** resume las diversas barreras precigóticas y postcigóticas que evitan el entrecruzamiento de dos especies.

John Eastcott/Yva Momatiuk/Earth Scenes/Animals Animals

FIGURA 20-5 Esterilidad de híbridos en mulas
Las mulas son híbridos interespecíficos formados por apareamiento de una yegua (*izquierda*) con un burro (*derecha*). Aunque la mula (*centro*) presenta características valiosas de cada uno de sus progenitores, es estéril.

Los biólogos descubren genes responsables de los mecanismos de aislamiento reproductivo

Se han hecho avances en la identificación de algunos de los genes involucrados en el aislamiento reproductivo. Por ejemplo, científicos han determinado la base genética del aislamiento precigótico en especies de abulón, grandes moluscos que se encuentran a lo largo de la costa del Pacífico de América del Norte. En los abulones, la fecundación del óvulo por los espermatozoides requiere *lisina*, una proteína del espermatozoide que se une a una proteína receptora de lisina ubicada en el recubrimiento del óvulo. Después de la unión, la lisina produce un agujero en el recubrimiento del óvulo que permite al espermatozoide penetrar en el óvulo. Los científicos clonaron el gen receptor de lisina y demostraron que este gen varía entre especies de abulón. Diferencias en la proteína receptora de lisina en varias especies de abulones determinan la compatibilidad del espermatozoide con el óvulo. El espermatozoide de una especie de abulón no se une a una proteína receptora de lisina de un óvulo de una especie diferente de abulón.

Otros genes relacionados con los mecanismos de aislamiento reproductivo, a los que de manera imprecisa se les refiere como "genes de especiación", se han identificado en un grupo diverso de organismos, como el ratón de playa de Florida, pinzones de cacto, especies de mosca de la fruta (*Drosophila*) y papamoscas en el Pacífico sur.

Repaso

- ¿Qué barreras evitan que las ranas de la madera y las ranas leopardo se apareen en la naturaleza?
- ¿En qué se diferencia el aislamiento temporal del aislamiento conductual?
- ¿En qué se diferencia el aislamiento mecánico del aislamiento gamético?
- ¿De cuál barrera postcigótica es ejemplo la mula?

20.3 ESPECIACIÓN

OBJETIVOS DE APRENDIZAJE

3 Explicar el mecanismo de especiación alopátrica y proporcionar un ejemplo.

4 Explicar los mecanismos de especiación simpátrica y proporcionar ejemplos tanto de plantas como de animales.

Ahora el lector está listo para considerar cómo pueden surgir especies por completo nuevas a partir de las ya existentes. La evolución de una nueva especie se llama **especiación**. La formación de dos especies a partir de una sola ocurre cuando una población se aísla reproductivamente de otras poblaciones de la especie y los **acervos genéticos** de las dos poblaciones separadas comienzan a divergir en composición genética. Cuando una población es suficientemente diferente de su especie ancestral, de modo que ya no hay intercambio genético entre ellas, se considera que ocurrió especiación. La especiación ocurre en dos formas: especiación alopátrica y especiación simpátrica.

TABLA 20-1 ***Animada*** **Mecanismos de aislamiento reproductivo**

Mecanismo	Cómo funciona		Ejemplo
Barreras precigóticas evitan la fecundación			
Aislamiento temporal	Especies similares se reproducen en épocas diferentes		Dos especies de mosca de la fruta del género *Drosophila* viven en la misma área geográfica, pero una es sexualmente activa sólo en la tarde y la otra sólo en la mañana.
Aislamiento de hábitat	Especies similares se reproducen en hábitats diferentes		Varias especies de atrapamoscas del género *Empidonax* viven en la misma área geográfica pero en diferentes hábitats; por ejemplo, el atrapamoscas mínimo en bosques, granjas y huertos abiertos, y el atrapamoscas verdoso en bosques caducifolios y pantanosos.
Aislamiento conductual	Especies similares tienen distintos comportamientos de cortejo		El macho de ave del paraíso de Australia construye un elaborado emparrado, baila alrededor de la hembra y entona un canto específico de cortejo que mantiene a las especies de emparradores cercanamente emparentadas en aislamiento reproductivo del ave del paraíso.
Aislamiento mecánico	Especies similares tienen diferencias estructurales en sus órganos reproductores		La salvia negra (género *Salvia*) es polinizada por abejas pequeñas, mientras que la salvia blanca es polinizada por grandes abejas carpinteras. Debido a diferencias en las estructuras florales, ningún tipo de abeja puede polinizar con éxito a la otra especie de salvia.
Aislamiento gamético	Gametos de especies similares son químicamente incompatibles		En los animales acuáticos como las esponjas, que liberan simultáneamente sus óvulos y espermatozoides en el agua, la fertilización interespecífica rara vez ocurre, porque la superficie del óvulo es compatible sólo con la superficie del espermatozoide de la misma especie.
Barreras postcigóticas reducen la viabilidad o fertilidad del híbrido			
Inviabilidad del híbrido	Híbrido interespecífico muere en etapa temprana de desarrollo embrionario		En las cruzas entre diferentes especies de lirios (género *Iris*), la fecundación ocurre, pero el embrión en las semillas muere antes de llegar a la madurez.
Esterilidad del híbrido	Híbrido interespecífico sobrevive hasta la adultez pero no puede reproducirse con éxito		Una mula, el descendiente de una yegua y un burro, tiene descendencia estéril porque la sinapsis y la segregación de los cromosomas no ocurren de manera adecuada durante la formación del gameto.
Degradación de híbridos	Descendencia de híbrido interespecífico es incapaz de reproducirse con éxito		En una cruza entre dos especies de girasoles, la mayor parte de la generación F_2 es defectuosa en alguna forma y no puede reproducirse con éxito. La degradación del híbrido también ocurre en generaciones posteriores.

El prolongado aislamiento físico y las diferentes presiones selectivas resultan en especiación alopátrica

La especiación que ocurre cuando una población queda geográficamente separada del resto de la especie y después evoluciona mediante selección natural y/o deriva genética se conoce como **especiación alopátrica** (del griego *allo*, "diferente", y *patri*, "tierra natal"). Recuerde del capítulo 18 que la *selección natural* ocurre conforme los individuos que poseen adaptaciones favorables al ambiente sobreviven y se convierten en progenitores de la siguiente generación. La *deriva genética* es un cambio aleatorio en la frecuencia alélica que resulta de los efectos del azar sobre la sobrevivencia y el éxito reproductivo de los individuos en una pequeña población de crianza (vea el capítulo 19). Tanto la selección natural como la deriva genética resultan en cambios en las frecuencias alélicas en una población, pero sólo en la selección natural el cambio en la frecuencia alélica es adaptativa.

La especiación alopátrica es el método más común de especiación y es responsable de casi toda la evolución de las nuevas especies animales. El aislamiento geográfico requerido para la especiación alopátrica puede ocurrir en varias formas. La superficie de la Tierra está en un constante estado de cambio. Dicho cambio incluye ríos que desvían sus cursos, glaciares que migran, formación de cordilleras montañosas y de puentes terrestres que separan poblaciones acuáticas antes unidas, y la reducción de grandes lagos en varios estanques más pequeños separados geográficamente.

Lo que puede ser la imposición de una barrera geográfica para una especie puede no tener consecuencias para otra. Aves y espadañas, por ejemplo, no quedan aisladas cuando un lago se reduce a estanques más pequeños; las aves vuelan fácilmente de un estanque a otro, y las espadañas dispersan su polen y frutos mediante corrientes de aire. Los peces, en contraste, por lo general no pueden cruzar las barreras terrestres entre los estanques y por tanto quedan aislados reproductivamente.

En la región del Valle de la Muerte de California y Nevada, se formaron grandes lagos interconectados durante los climas más húmedos de la última Edad de Hielo. Dichos lagos estaban poblados por una o muchas especies de peces cachorrito. Con el tiempo el clima se volvió más seco y los grandes lagos se secaron, lo que dejó estanques aislados. Se presume que cada estanque contenía una pequeña población de peces cachorrito que gradualmente divergieron a partir de la especie ancestral común mediante deriva genética y selección natural en respuesta a diferencias de hábitat: las altas temperaturas, elevadas concentraciones de sal y bajos niveles de oxígeno característicos de los manantiales del desierto. En la actualidad, existen más o menos 20 especies, subespecies y poblaciones distintas en el área del Valle de la Muerte, California, y Ash Meadows, Nevada (**FIGURA 20-6**). Muchas, como el pez cachorrito del Agujero del Diablo y el pez cachorrito de Owens, están restringidas a uno o dos manantiales aislados.

La especiación alopátrica también ocurre cuando una población pequeña migra o se dispersa (como, por ejemplo, debido a una tormenta ocasional) y coloniza una nueva área lejos del rango de la especie original. Esta colonia está geográficamente aislada de su especie parental y los pequeños cambios *microevolutivos* que se acumulan en el acervo genético aislado a lo largo de muchas generaciones pueden ser suficientes para formar una nueva especie con el paso del tiempo. Dado que las islas proporcionan el aislamiento geográfico requerido para la especiación alopátrica, ofrecen excelentes oportunidades para estudiar este mecanismo evolutivo. Por ejemplo, es probable que algunos individuos de algunas pocas especies colonizaran las islas Galápagos y las islas hawaianas. Se supone que los cientos de especies únicas que se encuentran actualmente en cada isla descendieron de estos colonizadores originales (**FIGURA 20-7**).

La especiación es más probable que ocurra si la población original aislada es pequeña. Recuerde del capítulo 19 que la deriva genética, incluido el efecto fundador, tiene más consecuencias en las poblaciones pequeñas. La deriva genética tiende a resultar en cambios rápidos en las frecuencias alélicas de una pequeña población aislada. Las diferentes presiones selectivas del nuevo ambiente al que se expone la población acentúan aún más la divergencia causada por la deriva genética.

©Stone Nature Photography/Alamy

(a) Pez cachorrito del Agujero del Diablo (*Cyprinodon diabolis*), fotografiado en el Agujero del Diablo, Refugio Nacional de la Vida Salvaje Ash Meadows, Nevada.

©Stone Nature Photography/Alamy

(b) Pez cachorrito amargosa de Ash Meadows (*Cyprinodon nevadensis ssp. mionectes*), fotografiado en Point of Rocks Springs, Refugio Nacional de la Vida Salvaje Ash Meadows, Nevada.

FIGURA 20-6 Especiación alopátrica de peces cachorrito (*Cyprinodon*)

Aquí se muestran dos especies de pez cachorrito que evolucionaron cuando los lagos más grandes en el sur de Nevada se secaron hace aproximadamente 10,000 años, lo que dejó tras ellos pequeños estanques desérticos aislados alimentados por manantiales. El cuerpo rechoncho y corto del pez cachorrito es característico de los peces que viven en manantiales; los que viven en cuerpos de agua más grandes son más delgados.

Victoria McCormick/Earth Scenes/Animals Animals

FIGURA 20-7 Especiación alopátrica del ganso hawaiano (el nené)

Los nenés (*Branta sandvicencis*) son gansos que originalmente sólo se encuentran en las montañas volcánicas de las islas geográficamente aisladas de Hawai y Maui, que están aproximadamente a 4200 km del continente más cercano. Comparados con las de otros gansos, las patas de los gansos hawaianos no están completamente palmadas, sus uñas son más largas y más fuertes, y las almohadillas de sus patas son más gruesas; estas adaptaciones les permiten caminar con facilidad sobre flujos de lava. Es probable que los nenés evolucionaran a partir de pequeñas poblaciones de gansos originarios de América del Norte. Fotografía en el Parque Nacional Volcanes, Hawai.

La ardilla Kaibab es un ejemplo de especiación alopátrica en progreso

Hace aproximadamente 10,000 años, cuando el sureste estadounidense era menos árido, los bosques de pino ponderosa en el área daban sustento a una ardilla arborícola con visibles mechones de pelo que salen de sus orejas. Una pequeña población de ardilla arborícola que vive en la planicie Kaibab del Gran Cañón quedó aislada geográficamente cuando el clima cambió, lo cual causó que áreas del norte, oeste y este se convirtieran en desierto. Sólo algunos kilómetros al sur vivía el resto de las ardillas, que se conocen como ardillas Abert, pero los dos grupos quedaron separados por el Gran Cañón. Con cambios a lo largo del tiempo, tanto en su apariencia como en su ecología, la ardilla Kaibab está en vías de convertirse en una nueva especie.

Durante sus muchos años de aislamiento geográfico, la pequeña población de ardillas Kaibab divergió de las ampliamente distribuidas ardillas Abert en varias formas. Acaso las más evidentes son los cambios en el color de pelaje. La ardilla Kaibab ahora tiene una cola blanca y abdomen gris, en contraste con la cola gris y el abdomen blanco de la ardilla Abert (**FIGURA 20-8**). Los biólogos creen que estos cambios notables en las ardillas Kaibab surgieron como resultado de deriva genética.

Los científicos todavía no llegan a un consenso acerca de si las dos poblaciones de ardillas son especies separadas y la mayoría de los biólogos de hoy consideran que la ardilla Kaibab (*Sciurus aberti ssp. kaibabensis*) y la ardilla Abert (*Sciurus aberti*) son subespecies distintas. Dado que las ardillas Kaibab y Abert continúan aisladas reproductivamente una de otra, se supone que seguirán evolucionando en especies separadas.

Los conejos Porto Santo divergieron rápidamente de los conejos europeos

La especiación alopátrica tiene el potencial de ocurrir muy rápidamente. A principios del siglo XV, una pequeña población de conejos se liberó en Porto Santo, una pequeña isla en la costa de Portugal. Puesto que ahí no había otros conejos o competidores ni depredadores, los conejos proliferaron. Hacia el siglo XIX, dichos conejos eran notablemente diferentes de sus ancestros europeos. Sólo eran la mitad de grandes (pesaban un poco más de 500 g), con un patrón de color diferente y un estilo de vida más nocturno. Lo más significativo, los intentos por aparear conejos Porto Santo con conejos de la Europa continental fracasaron. Muchos biólogos concluyeron que, en 400 años, un período extremadamente corto en la historia evolutiva, evolucionó una nueva especie de conejo.

No todos los biólogos están de acuerdo en que los conejos Porto Santo son una especie nueva. La objeción surge de un experimento de cruza más reciente y se basa en la falta de consenso de los biólogos acerca de la definición de especie. En el experimento, madres sustitutas del conejo mediterráneo silvestre criaron conejos Porto Santo recién nacidos. Cuando llegaron a la adultez, los conejos Porto Santo se aparearon exitosamente con conejos mediterráneos para producir descendientes sanos y fértiles. Para algunos biólogos, este experimento demuestra claramente que los conejos Porto Santo no son una especie separada, sino una subespecie. Estos biólogos citan a los conejos Porto Santo como un ejemplo de especiación en progreso, muy parecida a la de las ardillas Kaibab recién discutidas.

Muchos otros biólogos consideran que el conejo Porto Santo es una especie separada porque no se cruza con los otros conejos en condiciones naturales. Señalan que el experimento de cruza fue exitoso sólo después de que los conejos Porto Santo bebés se criaron en condiciones artificiales que quizá modificaron su comportamiento natural.

© Deep desert/Dreamstime

(a) La ardilla Kaibab, con su cola blanca y abdomen gris, se encuentra al norte del Gran Cañón.

Kent and Donna Dannen

(b) La ardilla Abert, con su cola gris y abdomen blanco, se encuentra al sur del Gran Cañón.

FIGURA 20-8 ***Animada*** **Especiación alopátrica en progreso**

Dos poblaciones divergen en la misma ubicación física mediante especiación simpátrica

Aunque el aislamiento geográfico es un importante factor en muchos casos de evolución, no es un requisito absoluto. En la **especiación simpátrica** (del griego *sym*, "junto", y *patri*, "tierra natal"), una nueva especie evoluciona dentro de la misma región geográfica que la especie progenitora. La divergencia de dos poblaciones en el mismo rango geográfico ocurre cuando los mecanismos de aislamiento reproductivo evolucionan al *comienzo* del proceso de especiación. La especiación simpátrica es particularmente común en las plantas. El papel de la especiación simpátrica en la evolución animal es quizá mucho menos importante que la especiación alopátrica; hasta fechas recientes, la especiación simpátrica en los animales ha sido difícil de demostrar en la naturaleza.

La especiación simpátrica ocurre en al menos dos formas: un cambio en **ploidía** (el número de conjuntos de cromosomas que constituyen el genoma de un organismo) y un cambio en ecología. Ahora se examinará cada uno de estos mecanismos.

La alopoliploidía es un importante mecanismo de especiación simpátrica en plantas

Como resultado de los mecanismos de aislamiento reproductivo estudiados antes, la unión de dos gametos de diferentes especies rara vez forman descendencia viable; si se produce descendencia, suele ser estéril. Por lo general no puede ocurrir sinapsis en la descendencia híbrida interespecífica porque no todos los cromosomas son homólogos. Sin embargo, si el número de cromosomas se duplica *antes* de la meiosis, entonces los cromosomas homólogos pueden experimentar sinapsis. Aunque no es común, esta duplicación espontánea de los cromosomas se ha documentado en varias plantas y algunos animales. Produce núcleos con múltiples conjuntos de cromosomas.

La **poliploidía**, la posesión de más de dos conjuntos de cromosomas, es un factor principal en la evolución vegetal. El aislamiento reproductivo ocurre en una sola generación cuando una especie poliploide con múltiples conjuntos de cromosomas surge a partir de progenitores diploides. Existen dos tipos de poliploidía: autopoliploidía y alopoliploidía. Un **autopoliploide** contiene múltiples conjuntos de cromosomas de una sola especie, y un **alopoliploide** contiene múltiples conjuntos de cromosomas de dos o más especies. Aquí sólo se estudiará la alopoliploidía, porque es mucho más común en la naturaleza.

La alopoliploidía ocurre en conjunción con la **hibridación**, que es la reproducción sexual entre individuos de especies cercanamente relacionadas. La alopoliploidía produce un híbrido interespecífico fértil porque la condición poliploide proporciona los pares de cromosomas homólogos necesarios para la sinapsis durante la meiosis. Como resultado, los gametos pueden ser viables (**FIGURA 20-9**). Un alopoliploide; esto es, un híbrido interespecífico producido por alopoliploidía, se reproduce consigo mismo (autofecundación) o con un individuo similar. Sin embargo, los alopoliploides están aislados reproductivamente de ambos progenitores porque sus gametos tienen un número de cromosomas diferente al de sus padres.

Si una población de alopoliploides (esto es, una nueva especie) se establece, las presiones selectivas causan uno de tres resultados. Primero: la nueva especie no puede competir exitosamente contra especies que ya están establecidas, de modo que se extingue. Segundo: los individuos alopoliploides pueden asumir un nuevo papel en el ambiente y en consecuencia coexistir con ambas especies paternas. Tercero: la especie nueva puede competir exitosamente con cualquiera o ambas de sus especies progenitoras. Si tiene una combinación de caracteres que confieran mayor adaptabilidad que una o ambas especies progenitoras para todo el rango original del (los) progenitor(es) o parte de él, la especie híbrida puede sustituir al (los) progenitor(es).

Aunque la alopoliploidía es extremadamente rara en los animales, es significativa en la evolución de las especies de plantas con flores. Hasta 80% de todas las especies de plantas con flores son poliploides y la mayoría de ellas son alopoliploides. Más aún, la alopoliploidía proporciona

PUNTO CLAVE Cambios en el número de cromosomas con frecuencia conducen a la especiación en plantas.

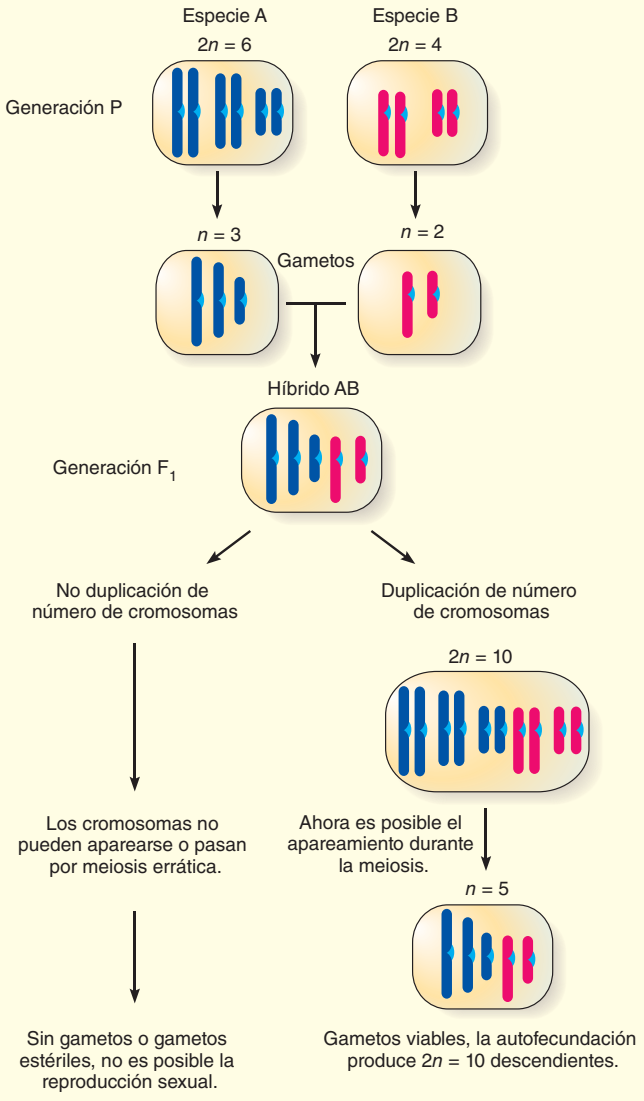


FIGURA 20-9 Especiación simpátrica mediante alopoliploidía en plantas

Cuando dos especies (designadas generación P) se cruzan exitosamente, la descendencia híbrida interespecífica (la generación F_1) casi siempre es estéril (*abajo izquierda*). Si los cromosomas se duplican, puede ocurrir sinapsis y segregación de cromosomas adecuados, y pueden producirse gametos viables (*abajo derecha*). (Por claridad, se muestran los cromosomas no duplicados).

un mecanismo de especiación extremadamente rápido. Una sola generación es todo lo que se necesita para formar una nueva especie aislada reproductivamente. La alopoliploidía puede explicar la rápida aparición de muchas especies de plantas con flores en el registro fósil y su notable diversidad hoy en día (al menos 300,000 especies).

La prímula Kew (*Primula kewensis*) es un ejemplo de especiación simpátrica que se documentó en los Royal Botanic Gardens en Kew, Inglaterra, en 1898 (**FIGURA 20-10**). Los criadores de plantas desarrollaron la *P. kewensis* como un híbrido interespecífico de dos especies de prímula, *P. floribunda* ($2n = 18$) y *P. verticillata* ($2n = 18$). La *Primula kewensis* tenía 18 cromosomas, pero era estéril. Entonces, en tres diferentes momentos, se reportó haber formado de manera espontánea una rama fértil, que era un alopoliploide ($2n = 36$) que producía semillas viables de *P. kewensis*.

El mecanismo de especiación simpátrica se ha verificado experimentalmente en muchas especies de plantas. Un ejemplo es un grupo de especies, llamadas colectivamente *ortigas de cáñamo*, que existen en zonas templadas de Europa y Asia. Una ortiga de cáñamo, *Galeopsis tetrahit* ($2n = 32$), es un alopoliploide natural que se cree se formó a partir de la hibridación de dos especies, *G. pubescens* ($2n = 16$) y *G. speciosa* ($2n = 16$). Este proceso ocurrió en la naturaleza pero se reprodujo experimentalmente. La *Galeopsis pubescens* y la *G. speciosa* se cruzaron para producir híbridos F_1 cuya mayoría eran estériles. No obstante, se produjeron las generaciones F_2 y F_3. La generación F_3 incluyó una planta poliploide con $2n = 32$ que se autofecundó para producir descendencia F_4 fértil que no podía cruzarse con alguna de las especies progenitoras. Dichas plantas alopoliploides tenían la misma apariencia y número de cromosomas que la *G. tetrahit* que existía en la naturaleza. Cuando las plantas producidas de manera experimental se cruzaron con la *G. tetrahit* natural, se formó una generación F_1 fértil. En consecuencia, el experimento duplicó el proceso de especiación que ocurría en la naturaleza.

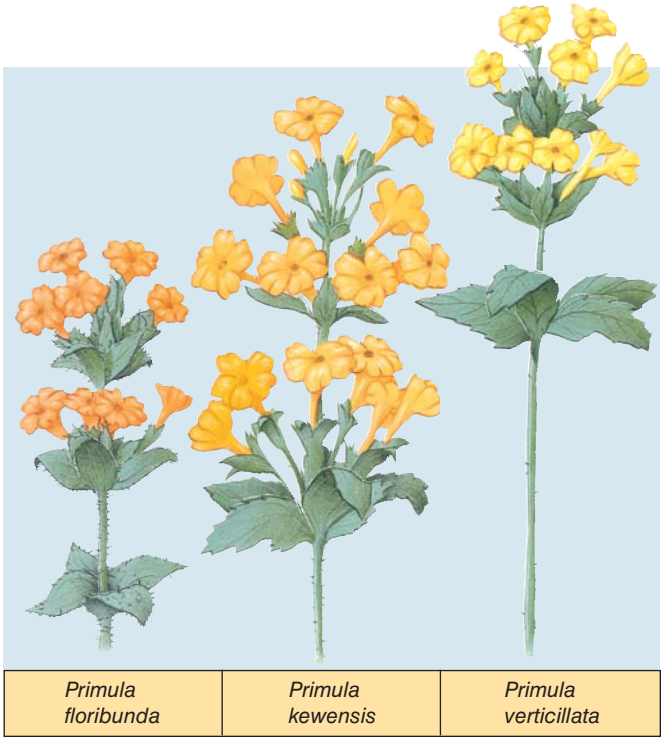


FIGURA 20-10 ***Animada*** **Especiación simpátrica de una prímula**
Una nueva especie de prímula, *Primula kewensis*, surgió en 1898 como un alopoliploide derivado de la hibridación interespecífica de *P. floribunda* y *P. verticillata*. En la actualidad, la *P. kewensis* es una popular planta doméstica.

La ecología cambiante produce especiación simpátrica en animales

Los biólogos han observado que ocurre especiación simpátrica en animales, pero todavía se debate su significado (con cuánta frecuencia ocurre y en qué condiciones). Muchos ejemplos de especiación simpátrica en animales involucran insectos parásitos y dependen de mecanismos genéticos distintos a la poliploidía. Por ejemplo, en la década de 1860 se documentó que en el valle del río Hudson en Nueva York, una población de larvas de mosca de la fruta (*Rhagoletis pomonella*) parásita de los pequeños frutos rojos de los espinos nativos, cambiaron a un nuevo huésped, las manzanas domésticas que se introdujeron desde Europa. Aunque las poblaciones hermanas (larvas de mosca del espino y mosca de la manzana) siguen ocupando la misma área geográfica, no ocurre flujo genético entre ellas porque se alimentan, aparean y ponen sus huevos en diferentes huéspedes (**FIGURA 20-11**). En otras palabras, puesto que las larvas de moscas del espino y del manzano divergieron y están reproductivamente aisladas una de otra, en efecto se convirtieron en especies separadas. Sin embargo, la mayoría de los entomólogos todavía reconocen las larvas de moscas del espino y del manzano como una sola especie, porque su apariencia es virtualmente idéntica.

FIGURA 20-11 **Rangos de larvas de moscas del manzano y del espino**
Las larvas de moscas del manzano y del espino son simpátricas a lo largo de la mitad norte del rango de la larva de la mosca del espino. (Adaptado de G. L. Bush, "Sympatric Host Race Formation and Speciation in Frugivorous Files on the Genus *Rhagoletis* [Diptera, Tephritidae]", *Evolution*, vol. 23, núm. 2, junio de 1969.

En situaciones como la de las larvas de moscas de la fruta, una mutación surge en un individuo y se dispersa a lo largo de un pequeño grupo de insectos vía reproducción sexual. La mutación particular conduce a *selección disruptiva* (vea el capítulo 19), en el que se favorecen tanto el fenotipo antiguo como el nuevo. La selección es disruptiva porque la población original todavía es favorecida cuando parasita al huésped original y los mutantes son favorecidos mediante una nueva oportunidad ecológica; en este caso, para parasitar una especie huésped diferente. Pueden ocurrir mutaciones adicionales que hagan que las poblaciones hermanas diverjan todavía más.

Los cíclidos del oriente de África intrigan a los biólogos evolutivos

Los biólogos han estudiado la especiación de los coloridos peces conocidos como *cíclidos* en varios lagos del oriente de África. Las diferentes especies de cíclidos en cierto lago tienen hábitos alimenticios notablemente diferentes que se reflejan en las formas de sus mandíbulas y dientes. Algunos comen algas; algunos consumen material orgánico muerto en el fondo del lago; y otros son depredadores y se alimentan de plancton (organismos acuáticos microscópicos), larvas de insectos, escamas que se desprenden de los peces o incluso de otras especies de cíclidos. En algunos cíclidos, las preferencias alimenticias se relacionan con el tamaño (los cíclidos más pequeños consumen plancton), que a su vez se relaciona con la preferencia de apareamiento (los pequeños cíclidos comedores de plancton sólo se aparean con otros pequeños cíclidos comedores de plancton).

En otros cíclidos, las especies relacionadas no difieren en tamaño, sólo en color y hábitos de apareamiento. Los machos de cada especie tienen una coloración distinta, que coincide con las preferencias de las hembras de dicha especie en la elección de parejas sexuales (**FIGURA 20-12**).

Charles Darwin llamó a la elección de pareja sexual con base en su color o alguna otra característica **selección sexual**. Reconoció que la preferencia de las hembras por colores llamativos u ornamentos elaborados en los machos, si se basaba en variación *hereditaria*, podía resultar en que dichos caracteres sexuales en los machos se volvieran más comunes y más pronunciados con el paso del tiempo. La preferencia de las hembras por un carácter particular del macho confiere una ventaja selectiva para los machos que muestran dicho carácter, porque tienen una mayor posibilidad de aparearse y transmitir sus genes. Darwin sugirió que la selección sexual, como la selección natural, con el tiempo podía resultar en la evolución de nuevas especies. (La selección sexual se estudia con más detalle en el capítulo 52).

Los datos de secuencias de ADN indican que las especies de cíclidos dentro de un solo lago están más estrechamente emparentadas entre sí que con los peces en los lagos o ríos cercanos. Estos datos moleculares sugieren que las especies de cíclidos evolucionaron de manera simpátrica, o al menos dentro de los confines de un lago, en lugar de mediante colonizaciones repetidas por poblaciones de peces en los ríos cercanos.

¿Cuán rápidamente ocurrió la especiación simpátrica en los cíclidos? Datos sísmicos y de perforación brindan evidencia de que el lago Victoria se secó por completo durante el Pleistoceno tardío, cuando gran parte del norte de África y la zona ecuatorial del continente eran áridas. Las varias especies de cíclidos pudieron surgir después de que el clima se volvió más húmedo y el lago Victoria volvió a llenarse. Más aún, las más de 500 especies **endémicas** (que no se encuentran en ninguna otra parte) de cíclidos del lago Victoria pudieron evolucionar a partir de uno o algunos ancestros comunes en un período notablemente corto, tan poco como 12,000 años. Otros biólogos ofrecen hipótesis alternativas acerca del tiempo y el origen geográfico de los cíclidos del lago Victoria. Sin importar la incertidumbre de ciertos detalles, los cíclidos del lago Victoria son ampliamente reconocidos como ejemplo de la más rápida tasa de evolución conocida para un grupo tan grande de especies de vertebrados.

La pérdida de diversidad de los cíclidos del lago Victoria. En años recientes, muchas de las especies de cíclidos que habitan el lago Victoria comenzaron a extinguirse. La perca del Nilo, un voraz depredador que se introdujo de manera deliberada en el lago en 1960 para estimular la economía pesquera local y cuya población explotó en la década de 1980, se considera la culpable de la extinción de la mayoría de las especies de cíclidos que han desaparecido.

Sin embargo, biólogos de la Universidad de Leyden, en Holanda, observaron que las especies también desaparecían en los hábitats del lago donde es conocido que la perca del Nilo tiene poco o ningún impacto. Ole Seehausen y sus colaboradores midieron características ambientales en 22 localidades con dichos hábitats y descubrieron fuerte correlación entre los brillantes y diversos colores del macho y el agua clara bien iluminada. El macho de cada especie tiene su propia coloración distintiva que usan las hembras de dicha especie para elegir compañeros sexuales. En el agua clara, los miembros de cada especie no se cruzan con los miembros de otras.

Conforme los bosques cercanos se talaron, la erosión del suelo hizo que el agua del lago Victoria fuera más turbia. Las prácticas agrícolas en el área también contribuyeron a la contaminación con fertilizantes y sedi-

(a) Los machos de *Pundamilia pundamilia* tienen cuerpos azul-plateado.

(b) Los machos de *Pundamilia nyererei* tienen lomos rojizos.

(c) Los machos de *Pundamilia* "cabeza roja" tienen "pecho" rojo. (La especie "cabeza roja" todavía no tiene nombre científico).

a–c: Ole Seehausen, University of Bern

FIGURA 20-12 Variación de color en cíclidos del lago Victoria

Cierta evidencia sugiere que los cambios en la coloración de los machos puede ser el primer paso en la especiación de los cíclidos del lago Victoria. Más tarde, otros rasgos, incluidas características ecológicas, divergen. Los cíclidos hembra por lo general tienen coloración difícil de descifrar; sus colores parduscos las ayudan a mezclarse con sus alrededores.

mentos. Seehausen demostró que, conforme el agua se vuelve más turbia por la contaminación, la luz no puede penetrar con facilidad. Él planteó la hipótesis de que, como resultado, las hembras no podían distinguir a los machos de su propia especie de entre los machos de especies cercanamente relacionadas.

Como ya se discutió, los cíclidos evolucionaron durante los pasados 12,000 años. Su relativa juventud como especie significa que es posible que todavía no evolucionen otros mecanismos de aislamiento reproductivo distintos a la preferencia de pareja con base en el color. Ello también significa que es posible esperar que las especies cercanamente relacionadas se crucen sin pérdida de fertilidad. Con el incremento en la turbiedad, los machos pierden sus brillantes colores porque ya no son favorecidos por la selección sexual y las hembras se aparean con machos de otras especies (**FIGURA 20-13**). En consecuencia, muchas especies son sustituidas por pocos híbridos.

El estudio de las zonas híbridas ha hecho importantes aportaciones a lo que se sabe acerca de la especiación

Cuando dos poblaciones divergen de manera significativa como resultado de separación geográfica, no hay forma sencilla de determinar si el proceso de especiación está completo (recuerde el desacuerdo acerca de si los conejos Porto Santo son una especie separada o una subespecie). Si dichas poblaciones, subespecies o especies entran en contacto secundario antes de que evolucionen fuertes mecanismos de aislamiento precigóticos, pueden cruzarse y producir descendencia fértil donde se encuentren. Una **zona híbrida** es un área de solapamiento entre dos poblaciones con divergencia reciente en las que tienen lugar cruzas y la descendencia híbrida es común. Las zonas híbridas suelen ser estrechas, supuestamente porque los híbridos no están bien adaptados a alguno de los ambientes paternos. Por lo común, la población híbrida es muy pequeña en comparación con las poblaciones progenitoras.

En las grandes planicies de América del Norte, el carpintero alirrojo y el carpintero escapulario se encuentran y se cruzan. El carpintero alirrojo, llamado así por el color rojo bajo las alas y la cola del macho, se encuentra en la parte occidental de América del Norte, desde las grandes planicies hasta el océano Pacífico. Los machos del carpintero escapulario, que tienen color amarillo bajo las alas y la cola, se encuentran al este de las Rocosas. Los carpinteros híbridos, que forman una zona híbrida estable desde Texas hasta el sur de Alaska, varían en apariencia, aunque muchos tienen color anaranjado bajo las alas y la cola.

De acuerdo con el concepto de especie biológica, si los carpinteros alirrojos y escapularios son dos especies, deberían mantener su aislamiento reproductivo. Puesto que se formó una zona híbrida, la mayoría de los biólogos piensa que los carpinteros alirrojos y escapularios son subespecies geográficas en lugar de especies separadas; los carpinteros alirrojos, escapularios e híbridos se llaman colectivamente carpinteros del norte.

Tres procesos evolutivos pueden ocurrir en las zonas híbridas

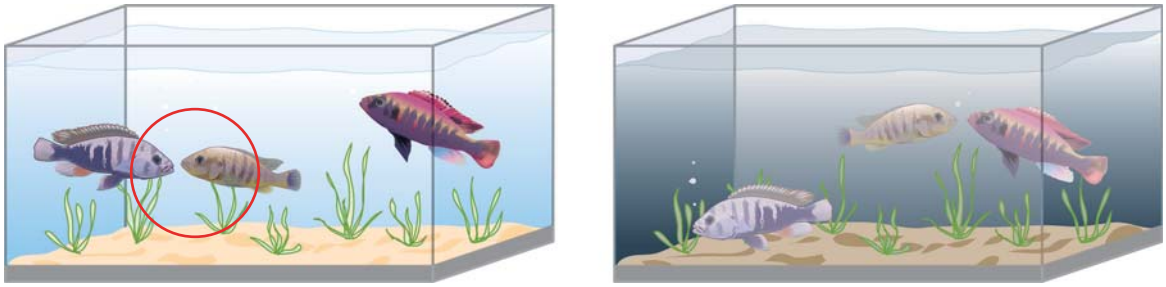
Cuando dos poblaciones divergentes o cercanamente relacionadas entran en contacto y forman una zona híbrida, puede ocurrir una de tres posibilidades: reforzamiento, que ayuda a mantener dos especies separadas; fusión de las dos especies en una o estabilidad de la zona híbrida (**FIGURA 20-14**). El **reforzamiento** ocurre cuando los híbridos en la zona híbrida son menos aptos que las dos poblaciones progenitoras. El reforzamiento es el aumento en el aislamiento reproductivo que con frecuencia ocurre a lo largo del tiempo en una zona híbrida; esto es, la selección natural fortalece y aumenta el número de barreras precigóticas entre las dos especies. Como resultado, se forman cada vez menos híbridos y la zona híbrida desaparece gradualmente.

EXPERIMENTO CLAVE

PREGUNTA: ¿Por qué la diversidad de los cíclidos declina en el lago Victoria?

HIPÓTESIS: Los cíclidos desaparecen del lago Victoria debido a cambios en su hábitat.

EXPERIMENTO: Seehausen y colaboradores tomaron mediciones de campo en 22 diferentes localidades del lago Victoria y más tarde verificaron estas observaciones de campo con experimentos de laboratorio en los cuales dos especies de cíclidos se colocaron en acuarios que estaban bien iluminados o mal iluminados.

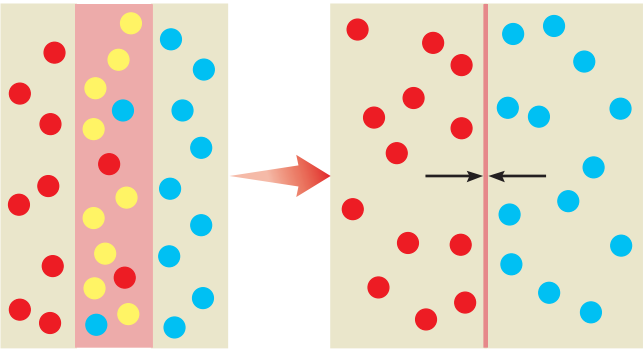


RESULTADOS Y CONCLUSIÓN: Cuando los acuarios estaban bien iluminados (izquierda), las hembras de dos especies de cíclido cercanamente emparentadas (uno rojo, el otro azul) de manera consistente eligieron parejas sexuales de su propia especie (área en círculo) en lugar de las de otras especies. Cuando la luz se bloqueaba para simular las condiciones de turbiedad que se encuentran en partes del lago Victoria (derecha), las hembras con frecuencia elegían machos de otras especies.

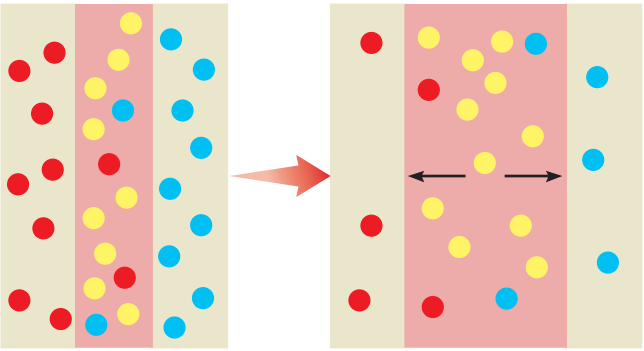
En consecuencia, la creciente turbiedad del agua del lago Victoria evita que las hembras de las especies de cíclidos usen el color para seleccionar a los machos de su propia especie. Como resultado, las hembras se cruzan con machos de otras especies y el número de especies de cíclidos declina conforme se fusionan los diversos acervos genéticos de las diferentes especies.

Fuente: Seehausen, O., et al. "Speciation through Sensory Drive in Cichlid Fish", *Nature*, vol. 455, 2 de octubre de 2008.

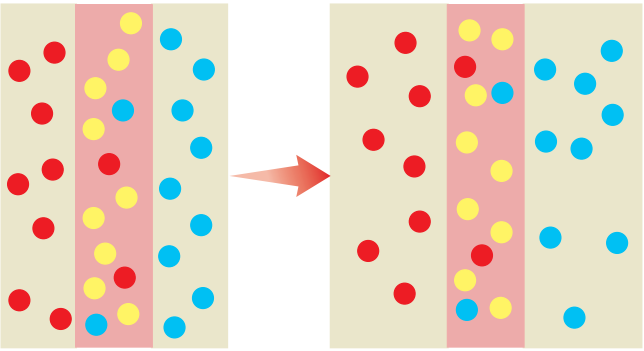
FIGURA 20-13 Explicación de la rápida pérdida de la diversidad en los cíclidos en el lago Victoria



(a) Reforzamiento. Los híbridos no son tan aptos como los padres. Con el tiempo, aumentan las diferencias entre las dos poblaciones progenitoras y ya no se producen híbridos. Conforme la zona híbrida se reduce, la consecuencia resultante son dos especies.



(b) Fusión. Los híbridos son tan aptos como las dos poblaciones progenitoras. Con el tiempo las diferencias entre las dos poblaciones paternas se debilitan y la zona híbrida se alarga. El resultado esencial es una sola especie.



(c) Estabilidad. Los híbridos son más aptos que cualquiera de las poblaciones paternas. La aptitud de los híbridos resulta en una zona híbrida estable. Con el tiempo, puede formarse una tercera especie en la zona híbrida.

FIGURA 20-14 Cómo pueden cambiar con el tiempo las zonas híbridas entre dos especies cercanamente relacionadas o poblaciones divergentes

En la **fusión** los híbridos en una zona híbrida son tan aptos como cualquiera de las especies progenitoras. Con el tiempo, se debilitan las diferencias en las barreras reproductivas entre las dos poblaciones progenitoras y la zona híbrida se alarga. El resultado último es una fusión de dos especies (o subespecies) en una. La hibridación de los cíclidos del lago Victoria (que se estudió antes en el capítulo) es un ejemplo de pérdida de especies debido a la fusión.

La **estabilidad** es un proceso evolutivo en el que los híbridos son más aptos que cualquiera de las poblaciones paternas. Se siguen produciendo híbridos, lo que resulta en una zona híbrida estable. Las zonas híbridas estables con frecuencia ocurre en **ecotonos**, áreas de transición entre dos diferentes ambientes. En este caso, las dos especies incipientes se adaptan a dos comunidades diferentes y la combinación de caracteres de los híbridos de ambas poblaciones progenitoras les permite florecer en el ecotono. Con el tiempo, puede formarse una tercera especie en dicha zona híbrida. (En el capítulo 56 se estudia un poco más de los ecotonos).

En el ejemplo de la zona híbrida de los carpinteros, parece que no ocurre el reforzamiento. Al mismo tiempo, los dos tipos de carpinteros no se fusionan en un grupo distinto. La zona híbrida del carpintero no se expande; los dos tipos de carpinteros mantienen su particularidad y no vuelven a unirse en una sola población que se cruza libremente. Por tanto, en este momento, los híbridos carpinteros formaron una zona híbrida estable.

Repaso

- ¿Cuáles son las cinco barreras geográficas que pueden conducir a especiación alopátrica?
- ¿Cómo la hibridación y la poliploidía hacen que se forme una nueva especie de planta en tan corto período como el de una generación?
- ¿Cuál es el probable mecanismo de especiación de los peces cachorrito? ¿Y de los cíclidos?

20.4 LA TASA DE CAMBIO EVOLUTIVO

OBJETIVO DE APRENDIZAJE

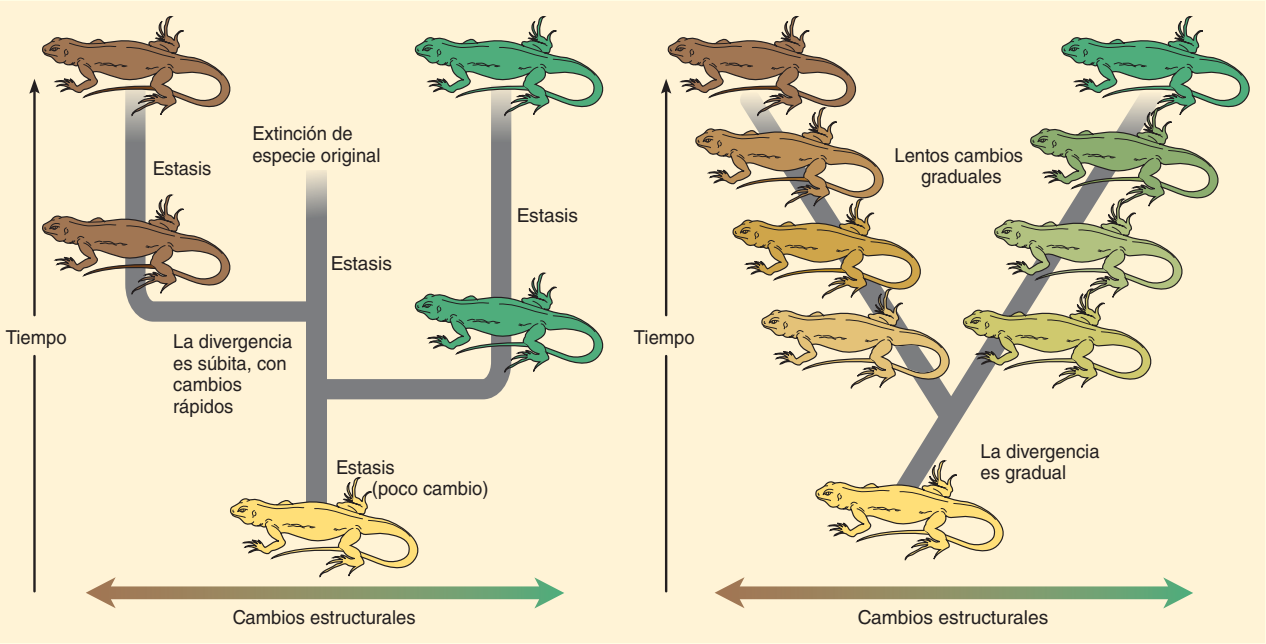
5 Discutir el ritmo de la evolución al describir el equilibrio puntuado y el gradualismo filético.

Ya se vio que la especiación es difícil de observar directamente conforme ocurre. ¿El registro fósil brinda pistas acerca de con qué rapidez surgen nuevas especies? Desde hace mucho los biólogos reconocen que el registro fósil carece de muchas formas transicionales; los puntos de partida (especies ancestrales) y los puntos finales (nuevas especies) están presentes, pero con frecuencia faltan las etapas intermedias en la evolución de una especie a otra. Esta observación tradicionalmente se explica por el estado incompleto del registro fósil, aunque los científicos en ocasiones realizan nuevos descubrimientos de fósiles que llenan las partes faltantes.

Dos modelos diferentes, el equilibrio puntuado y el gradualismo filético, explican la evolución como se observa en el registro fósil (**FIGURA 20-15**). El modelo de **equilibrio puntuado** lo propusieron paleontólogos que cuestionaron si el registro fósil realmente es tan incompleto como parecía al principio. En la historia de una especie, los largos períodos de **estasis** (poco o nulo cambio evolutivo) parecían estar puntuados, o interrumpidos, por períodos cortos de rápida especiación que acaso fueron activados por cambios en el ambiente; esto es, períodos de gran tensión evolutiva. Por ende, la especiación avanzó en "rachas". Estos períodos relativamente cortos de evolución activa (acaso 100,000 años) fueron seguidos por largos períodos (acaso 2 millones de años) de estabilidad.

El equilibrio puntuado explica la abrupta aparición de una nueva especie en el registro fósil, con poca o nula evidencia de formas intermedias. Los proponentes de esta idea plantean la hipótesis de que en el registro fósil aparecen escasas formas transicionales porque durante la especiación ocurrieron pocas.

PUNTO CLAVE El equilibrio puntuado y el gradualismo filético representan extremos opuestos de un espectro de patrones de especiación. La especiación con frecuencia avanza en un patrón intermedio o mixto.



(a) En el **equilibrio puntuado**, largos períodos de estasis se interrumpen por cortos períodos de rápida especiación.

(b) En el **gradualismo filético**, a lo largo del tiempo ocurre un lento cambio constante en la especie.

FIGURA 20-15 Equilibrio puntuado y gradualismo

En esta figura, los cambios estructurales en las lagartijas se representan mediante cambios en el color de la piel.

En contraste, la tradicional visión darwiniana de la evolución abraza el modelo del **gradualismo filético**, en el que la evolución avanza de manera continua a través de largos períodos. El gradualismo rara vez se observa en el registro fósil porque éste es incompleto. (Recuerde del capítulo 18 que se requieren condiciones precisas para la formación de fósiles. La mayoría de los organismos no dejan trazas de su existencia porque se descomponen cuando mueren). Ocasionalmente se descubre un registro fósil completo de formas transicionales y se cita como fuerte evidencia del gradualismo. El modelo del gradualismo sostiene que las poblaciones divergen lentamente una de otra mediante la acumulación gradual de características adaptativas resultado de diferentes presiones selectivas que se encuentran en los distintos ambientes.

Los científicos que apoyan el gradualismo filético sostienen que cualquier período de estasis evidente en el registro fósil es resultado de *selección estabilizadora* (vea el capítulo 19). También enfatizan que la estasis en los fósiles es engañosa, porque éstos no revelan todos los aspectos de la evolución. Aunque los fósiles muestran cambios en las estructuras externa y esquelética, otros cambios genéticos (en fisiología, estructura interna, resistencia a las infecciones y comportamiento), que también representan evolución, no son evidentes. Los gradualistas reconocen evolución rápida sólo cuando ocurre fuerte *selección direccional*.

Muchos biólogos de hoy aceptan ambos modelos para explicar el registro fósil. Sostienen que el ritmo de la evolución puede ser abrupto en ciertas instancias y gradual en otras, y que ni el equilibrio puntuado ni el gradualismo caracterizan exclusivamente los cambios asociados con la evolución. Muchos biólogos no ven la distinción entre equilibrio puntuado y gradualismo filético como real. Sugieren que los cambios genéticos ocurren en forma gradual y a un ritmo más o menos constante, y que la mayoría de estas mutaciones no causan especiación. Cuando ocurren mutaciones que sí causan especiación, son dramáticas y producen un patrón consistente con el modelo de equilibrio puntuado.

Repaso

- ¿Los modelos de gradualismo filético y equilibrio puntuado son mutuamente excluyentes? Explique su respuesta.

20.5 MACROEVOLUCIÓN

OBJETIVOS DE APRENDIZAJE

6 Definir *macroevolución*.
7 Discutir la macroevolución en el contexto de características novedosas, incluidas preadaptaciones, crecimiento alométrico y pedomorfosis.
8 Discutir el significado macroevolutivo de la radiación adaptativa y la extinción.

La **macroevolución** son cambios fenotípicos a gran escala en poblaciones que suelen garantizar su colocación en grupos taxonómicos en el

nivel de especie y superiores; esto es, nuevas especies, géneros, familias, órdenes, clases e incluso filos, reinos y dominios. Una preocupación de la macroevolución es explicar las novedades evolutivas, que son grandes cambios fenotípicos como la aparición de extremidades articuladas durante la evolución de los artrópodos (crustáceos, insectos y arañas). Estos cambios fenotípicos son tan grandes que las nuevas especies que los poseen se asignan a diferentes géneros o categorías taxonómicas superiores. Los estudios de la macroevolución también buscan descubrir y explicar cambios mayores en la diversidad de las especies a lo largo del tiempo, como los que ocurren durante la *radiación adaptativa*, cuando aparecen muchas especies, y las *extinciones en masa*, cuando desaparecen muchas especies. Por ende, las novedades evolutivas, la radiación adaptativa y la extinción en masa son importantes aspectos de la macroevolución.

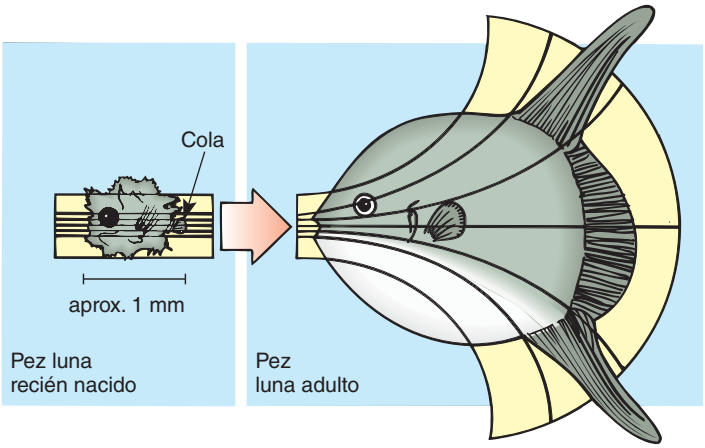
Las novedades evolutivas se originan mediante modificaciones de las estructuras preexistentes

Los nuevos diseños surgen a partir de estructuras ya existentes. Un cambio en el patrón básico de un organismo produce algo único, como las alas en los insectos, flores en las plantas y alas con plumas en las aves. Por lo general, estas novedades evolutivas son variaciones de algunas estructuras preexistentes, llamadas **preadaptaciones**, que originalmente satisfacen un papel, pero después cambian en una forma que es adaptativa para un papel diferente. Las plumas, que evolucionaron a partir de escamas reptilianas y acaso en un principio proporcionaban aislamiento térmico a las aves primitivas y algunos dinosaurios, representan una preadaptación para el vuelo. Con la modificación gradual, las plumas evolucionaron para funcionar en el vuelo así como para satisfacer su papel termorregulador original. (Es interesante que existan pocas especies de aves con patas emplumadas; este fenotipo es resultado de un cambio en la regulación genética que altera las escamas, que usualmente se encuentran en las patas de las aves, en plumas).

¿Cómo se originan tales novedades evolutivas? Es probable que muchas se deban a cambios durante el desarrollo. Los *genes reguladores* ejercen control sobre cientos de otros genes durante el desarrollo y cambios genéticos muy leves en los genes reguladores que a final de cuentas podrían causar cambios estructurales mayores en el organismo (vea los capítulos 17 y 18).

Por ejemplo, durante el desarrollo, la mayoría de los organismos muestra tasas de crecimiento variadas para diferentes partes del cuerpo, conocidas como **crecimiento alométrico** (del griego *allo*, "diferente", y *metr*, "medir"). El tamaño de la cabeza en el humano recién nacido es grande en proporción con el resto del cuerpo. Conforme el humano crece y madura, el torso, las manos y las piernas crecen más rápido que la cabeza. El crecimiento alométrico se encuentra en muchos organismos, incluidos el cangrejo violinista macho con su exclusiva garra desproporcionada y el pez luna con su gran cola (**FIGURA 20-16**). Si las tasas de crecimiento se alteran incluso ligeramente, pueden resultar cambios drásticos en la forma de un organismo, los cuales pueden o no ser adaptativos. Por ejemplo, el crecimiento alométrico puede ayudar a explicar las extremadamente pequeñas y relativamente inútiles patas delanteras del dinosaurio *Tyrannosaurus rex*, en comparación con las de sus ancestros.

En ocasiones, los cambios evolutivos novedosos ocurren cuando una especie experimenta cambios en el *tiempo* del desarrollo. Considere, por ejemplo, los cambios que ocurrirían si las características juveniles se retuvieran en la etapa adulta, un fenómeno conocido como **pedomorfosis** (del griego *paed*, "niño", y *morph*, "forma"). Los adultos de algunas especies de salamandras tienen branquias externas y aletas caudales, características que sólo se encuentran en las etapas larvarias (inmaduras) de otras salamandras.



(a) Un pez luna recién salido del cascarón, de sólo 1 mm de largo, tiene una cola en extremo pequeña.

(b) Esta transformación alométrica se visualiza al dibujar coordenadas rectangulares a través de una imagen del pez juvenil y luego cambiar matemáticamente las coordenadas.

Richard Herrmann

(c) Un pez luna nada en la costa del sur de California. El pez luna adulto puede alcanzar 4 m de largo y pesar alrededor de 1500 kg.

FIGURA 20-16 Crecimiento alométrico en el pez luna
El extremo caudal de un pez luna (*Mola mola*) crece más rápido que el extremo cefálico, lo que resulta en la forma única del adulto.

La retención de branquias externas y aletas caudales a lo largo de la vida obviamente altera las características conductuales y ecológicas de la salamandra (**FIGURA 20-17**). Tal vez dichas salamandras triunfaron porque tuvieron una ventaja selectiva sobre las salamandras adultas "normales"; esto es, al permanecer acuáticas, no tenían que competir por alimento con las formas adultas terrestres de especies emparentadas. Las formas pedomórficas también escapaban de los depredadores típicos de las salamandras terrestres (aunque tenían otros depredadores en su ambiente acuático). Los estudios sugieren que la pedomorfosis en las salamandras quizá sea resultado de mutaciones en los genes que bloquean la producción de hormonas que estimulan los cambios metamórficos. Cuando las salamandras pedomórficas reciben inyecciones de hormonas, se desarrollan en adultos que carecen de branquias externas y aletas caudales.

Stephen Dalton/Photo Researchers, Inc.

FIGURA 20-17 Pedomorfosis en una salamandra
Un ajolote adulto (*Ambystoma mexicanum*) retiene las características juveniles de branquias externas (las estructuras plumosas que sobresalen del cuello) y una aleta caudal (*no visible*). La pedomorfosis permite al ajolote ser acuático de manera permanente y reproducirse sin desarrollar las características adultas usuales.

La radiación adaptativa es la diversificación de una especie ancestral en muchas especies

Algunas especies ancestrales dieron origen a muchas más especies que otros linajes evolutivos. La **radiación adaptativa** es la diversificación evolutiva de muchas especies relacionadas a partir de una o algunas especies ancestrales en un período relativamente corto.

Innovaciones evolutivas como las que se consideraron en la última sección pueden disparar una radiación adaptativa. Alternativamente, una radiación adaptativa puede ocurrir porque la especie ancestral estuvo en el lugar correcto en el momento adecuado para aprovechar numerosas oportunidades ecológicas.

Los biólogos desarrollaron el concepto de zonas de adaptación para ayudar a explicar este tipo de radiación adaptativa. Las **zonas adaptativas** son nuevas oportunidades ecológicas que no explotó un organismo ancestral. A nivel de especies, una zona adaptativa es en esencia idéntica a uno o más *nichos ecológicos* similares (los papeles funcionales de las especies dentro de una comunidad; vea el capítulo 54). Los ejemplos de zonas adaptativas incluyen vuelo nocturno para capturar insectos pequeños, pastorear mientras se migra a través de la sabana y nadar en la superficie del océano para filtrar plancton. Cuando muchas zonas adaptativas están vacías, como lo era el lago Victoria cuando volvió a llenarse hace unos 12,000 años (lo que ya se estudió antes en el capítulo), las especies colonizadoras, como los cíclidos, pueden diversificarse rápidamente y explotarlas.

Puesto que las islas tienen menos especies que las áreas de tierra firme con tamaño, latitud y topografía similares, las zonas adaptativas vacantes son más comunes en las islas que en los continentes. Considere los mieleros hawaianos, un grupo de aves relacionadas que se encuentran en las islas Hawai. Cuando los ancestros mieleros llegaron a Hawai, había pocas aves. Las generaciones sucesivas de mieleros se diversificaron con rapidez en muchas nuevas especies y, en el proceso, ocuparon las muchas zonas adaptativas disponibles que en tierra firme estaban habitadas por pinzones, melifágidos, agateadores y carpinteros. La variedad de sus picos es una ilustración particularmente buena de radiación adaptativa (**FIGURA 20-18**). Los picos de algunos mieleros son curvos para extraer néctar de las flores tubulares, mientras que otros son cortos y gruesos para rasgar la corteza en busca de insectos.

Otro ejemplo de zonas adaptativas vacantes involucran las espadas plateadas hawaianas, 28 especies de plantas cercanamente emparentadas que sólo se encuentran en las islas Hawai. Cuando el ancestro de las espadas plateadas, una planta californiana emparentada con las margaritas, llegó a las islas hawaianas, muchos ambientes diversos, como frías montañas áridas, flujos de lava expuestos, arboledas secas, bosques húmedos y sombríos, y pantanos húmedos estaban presentes y más o menos desocupados. Las generaciones sucesivas de espadas plateadas se diversificaron rápidamente en estructura y fisiología para ocupar las muchas zonas adaptativas disponibles para ellas. La diversidad de sus hojas, que cambiaron durante el curso de la selección natural conforme diferentes poblaciones se adaptaron a varios niveles de luz y humedad, es una ilustración particularmente buena de la radiación adaptativa (**FIGURA 20-19**). Por ejemplo, las hojas de las espadas plateadas que se adaptaron a los bosques húmedos sombríos son grandes, mientras que las de las espadas plateadas que viven en áreas áridas son pequeñas. Las hojas de las espadas plateadas que viven en pendientes volcánicas expuestas están cubiertas con densos capilares plateados que pueden reflejar parte de la intensa radiación ultravioleta.

La radiación adaptativa parece más común durante períodos de grandes cambios ambientales, pero es difícil determinar cómo se relacionan éstos con la radiación adaptativa. Es posible que los grandes cambios ambientales afecten de manera indirecta la radiación adaptativa al aumentar la tasa de extinción. La extinción produce zonas adaptativas vacías, que brindan nuevas oportunidades para las especies que permanecen. Los mamíferos, por ejemplo, diversificaron y explotaron varias zonas adaptativas relativamente poco después de la extinción de los dinosaurios. Los murciélagos voladores, las gacelas corredoras, los topos cavadores y las ballenas nadadoras se originaron todos a partir de los mamíferos primitivos que coexistieron con los reptiles durante millones de años.

La extinción es un importante aspecto de la evolución

La **extinción**, el fin de un linaje, ocurre cuando muere el último individuo de una especie. La pérdida es permanente, pues una vez que la especie se extingue, nunca vuelve a aparecer. Las extinciones han ocurrido de manera continua desde el origen de la vida; como estimación, sólo una especie está viva hoy por cada 2000 que se extinguieron. La extinción es la meta final de todas las especies, en la misma forma que la muerte es el destino de todos los organismos vivientes.

Aunque la extinción tiene un impacto negativo a corto plazo sobre el número de especies, facilita la evolución durante un período de miles a millones de años. Como se mencionó antes, cuando las especies se extinguen, sus zonas adaptativas quedan vacantes. En consecuencia, las especies sobrevivientes se presentan con nuevas oportunidades evolutivas y pueden divergir, con lo que llenan algunas de las zonas desocupadas. En otras palabras, la especie extinta a la larga puede ser sustituida por nuevas especies.

Durante la larga historia de la vida, la extinción parece haber ocurrido a dos diferentes tasas. La extinción continua a bajo nivel de las especies en ocasiones se llama **extinción de fondo**. En contraste, cinco o quizá seis veces durante la historia de la Tierra, han tenido lugar **extinciones en masa** de numerosas especies y grupos taxonómicos superiores tanto en ambientes terrestres como marinos. La extinción en masa más reciente, que ocurrió hace aproximadamente 65 millones de años, mató a muchos organismos marinos, plantas terrestres y vertebrados, incluido el último de los dinosaurios. El lapso durante el cual ocurre la extinción en masa puede ser de varios millones de años, pero esto es relativamente corto comparado con los más o menos 3500 millones de años de la historia de vida de la Tierra. Cada período de extinción en

PUNTO CLAVE La radiación adaptativa ocurre cuando una sola especie ancestral se diversifica en varias especies, cada una adaptada a un nicho ecológico diferente.

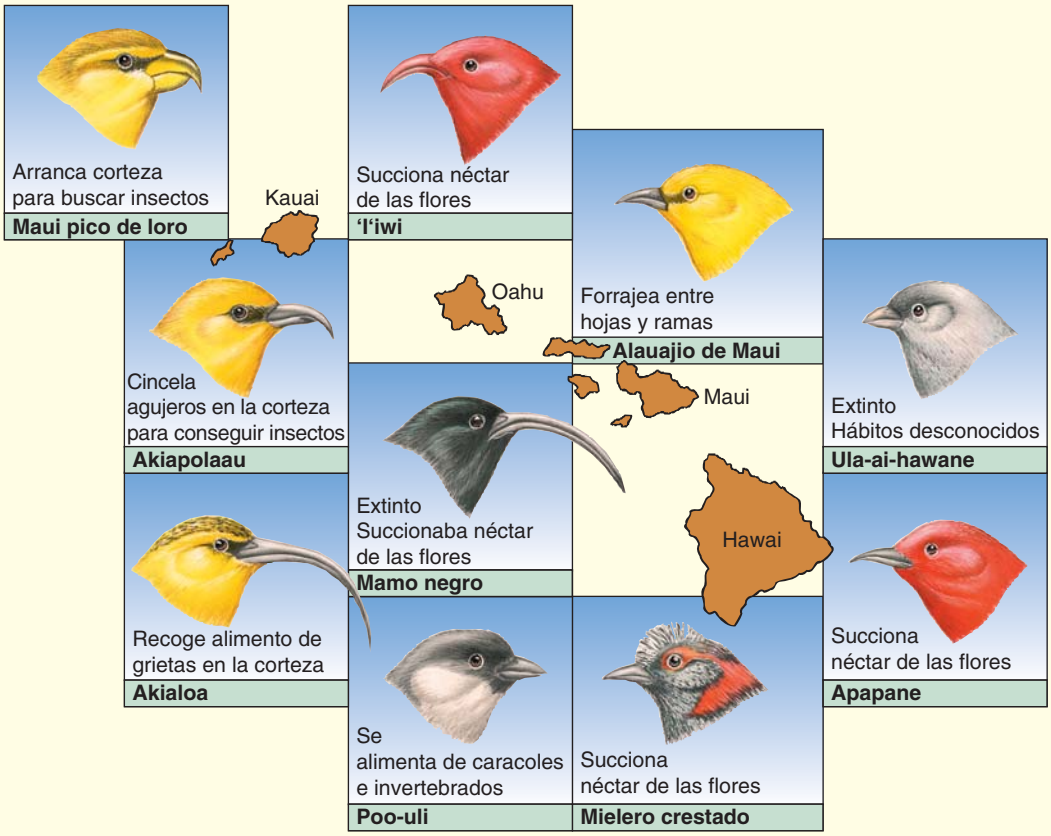


FIGURA 20-18 Radiación adaptativa en mieleros hawaianos
Compare las varias formas de picos y los métodos de obtención de alimento. Muchas especies de mieleros ahora están extintas o casi extintas como resultado de actividades humanas, incluidas la destrucción del hábitat y la introducción de depredadores como ratas, perros y cerdos.

masa fue seguido por un período de radiación adaptativa de algunos de los grupos sobrevivientes.

Las causas de los anteriores episodios de extinción en masa no están bien comprendidas. Parece que estuvieron involucrados factores tanto ambientales como biológicos. Los grandes cambios de clima pudieron afectar de manera adversa a aquellas plantas y animales que carecían de flexibilidad genética para adaptarse. Los organismos marinos, en particular, están adaptados a un clima estable invariable. Si la temperatura de la Tierra aumentara o disminuyera sólo en algunos grados de manera global, es probable que muchas especies marinas peligraran.

También es posible que las anteriores extinciones en masa se debieran a cambios en el ambiente inducidos por catástrofes. Si un gran cometa o pequeño asteroide chocó con la Tierra, el polvo expulsado a la atmósfera durante el impacto pudo bloquear gran parte de la luz solar. Además de perturbar la cadena alimenticia al matar muchas plantas (y por tanto animales terrestres), este evento habría reducido la temperatura de la Tierra, lo que condujo a la muerte de muchos organismos marinos. Existe evidencia de que la extinción de los dinosaurios fue causada por la colisión de un objeto extraterrestre con la Tierra (vea el capítulo 21).

Factores biológicos también activan la extinción. La competencia entre especies puede conducir a la extinción de las que no pueden competir de manera efectiva. En particular la especie humana ha tenido un profundo impacto sobre la tasa de extinción. Los humanos alteran o destruyen hábitats de muchas especies animales y vegetales, lo cual puede resultar en la extinción de dichas especies. Algunos biólogos consideran que ya se ingresó al mayor episodio de extinción en masa en la historia de la Tierra. (En el capítulo 57 se discute más acerca de la extinción).

¿La microevolución se relaciona con la especiación y la macroevolución?

Los conceptos presentados en los capítulos 18 y 19 representan la **síntesis moderna**, en la que la mutación proporciona la variación genética sobre la que actúa la selección natural. La síntesis moderna combina la teoría de Darwin con importantes aspectos de genética. Muchas facetas de la síntesis

(a) La espada plateada de Haleakala (*Argyroxyphium sandwicense ssp. macrocephalum*) sólo se encuentra en las cenizas de la parte superior de la pendiente del cráter Haleakala, en la isla de Maui. Esta planta está adaptada a baja precipitación pluvial y altos niveles de radiación ultravioleta.

(b) Esta especie de espada plateada (*Wilkesia gymnoxiphium*), que superficialmente parece una yuca, sólo se encuentra a lo largo de las pendientes del cañón Waimea, en la isla de Kauai.

(c) La *Daubautia scabra* es una pequeña espada plateada herbácea que se encuentra en ambientes de húmedos a mojados en varias islas hawaianas. (Las frondas del helecho en el fondo dan una idea del pequeño tamaño de la *D. scabra*).

FIGURA 20-19 Radiación adaptativa en espadas plateadas hawaianas
Las 28 especies de espada plateada, que se clasifican en tres géneros estrechamente relacionados, viven en diversos hábitats.

moderna se han puesto a prueba y verificado en los niveles de población y subespecie. Muchos biólogos aseveran que los procesos microevolutivos explican la macroevolución. Afirman que selección natural, mutación, deriva genética y flujo genético explican no sólo la variación genética dentro de las poblaciones, sino también el origen de las nuevas especies y los taxones superiores.

Un considerable cuerpo de datos provenientes de muchos campos dan soporte a la síntesis moderna en su relación con la especiación y la macroevolución. Considere, por ejemplo, la *transición pez-cuadrúpedo* (la evolución de anfibios de cuatro patas a partir de los peces) que fue un gran evento macroevolutivo en la historia de los vertebrados (vea el capítulo 32). La transición pez-cuadrúpedo está bien documentada en el registro fósil. Los estudios de los fósiles intermedios muestran que la transición de peces acuáticos a anfibios terrestres ocurrió conforme se agregaron novedades evolutivas, como los cambios en las extremidades y la parte superior del cráneo. Estas novedades se acumularon como una sucesión de pequeños cambios a lo largo de un período de 9 a 14 millones de años. Esta escala de tiempo es suficiente para permitir que la selección natural y otros procesos microevolutivos produzcan las características novedosas.

Aunque algunos biólogos dudan del papel de la selección natural y la microevolución en la generación de adaptaciones específicas, algunos cuestionan el *alcance* del papel de la microevolución en el patrón global de la historia de la vida. Estos biólogos preguntan si la especiación y la macroevolución están dominadas por los procesos microevolutivos o por eventos azarosos externos, como el impacto de un asteroide. Los eventos azarosos no tienen que ver con la superioridad adaptativa y más bien conducen a la extinción o la supervivencia aleatoria de las especies. Por ejemplo, en el caso del impacto de un asteroide, ciertas especies pueden sobrevivir porque tuvieron suficiente "suerte" de estar en un ambiente protegido en el momento del impacto. Si los eventos azarosos son el factor decisivo durante la historia de la vida, entonces la microevolución no puede ser la explicación exclusiva de la diversidad biológica presente en la actualidad (vea la discusión del papel del azar en la evolución en el capítulo 18).

Repaso

- ¿Por qué las novedades evolutivas son importantes para los científicos que estudian la macroevolución?
- ¿Qué es una preadaptación? ¿Qué es pedomorfosis?
- ¿Qué papeles desempeñan la extinción y la radiación adaptativa en la macroevolución?

RESUMEN: ENFOQUE EN LOS OBJETIVOS DE APRENDIZAJE

20.1 *(página 427)*

1 Describir el concepto de especie biológica y mencionar dos problemas potenciales con el concepto.

- De acuerdo con el **concepto de especie biológica**, una especie consiste de una o más poblaciones cuyos miembros se cruzan en la naturaleza para producir descendencia fértil y no se aparean con miembros de especies diferentes.
- Un problema con el concepto de especie biológica es que sólo se aplica a organismos que se reproducen sexualmente. Además, aunque los individuos asignados a diferentes especies usualmente no se cruzan, en ocasiones pueden cruzarse con éxito.

20.2 *(página 428)*

2 Explicar el significado de los mecanismos de aislamiento reproductivo y distinguir entre las diversas barreras precigóticas y postcigóticas.

- Los **mecanismos de aislamiento reproductivo** restringen el flujo genético entre las especies.
- Las **barreras precigóticas** son mecanismos de aislamiento reproductivo que evitan la fecundación. El **aislamiento temporal** ocurre cuando dos especies se reproducen en momentos diferentes del día, la estación o el año. En el **aislamiento de hábitat**, dos especies cercanamente relacionadas viven y crían en diferentes hábitats en la misma área geográfica. En el **aislamiento conductual**, distintos comportamientos de cortejo evitan el apareamiento entre especies. El **aislamiento mecánico** se debe a diferencias estructurales incompatibles en los órganos reproductores de especies similares. En el **aislamiento gamético**, los gametos de diferentes especies son incompatibles debido a diferencias moleculares y químicas.

- Las **barreras postcigóticas** son mecanismos de aislamiento reproductivo que evitan el flujo genético después de que tiene lugar la fecundación. La **inviabilidad del híbrido** es la muerte de los embriones interespecíficos durante el desarrollo. La **esterilidad del híbrido** evita que los híbridos interespecíficos que sobreviven hasta la adultez puedan reproducirse con éxito. La **degradación del híbrido** evita que la descendencia de los híbridos que sobreviven hasta la adultez y se reproducen exitosamente puedan reproducirse más allá de una o pocas generaciones.

CENGAGENOW™ **Explore el aislamiento reproductivo al hacer clic sobre las figuras en CengageNOW.**

20.3 *(página 430)*

3 Explicar el mecanismo de especiación alopátrica y proporcionar un ejemplo.

- **Especiación** es la evolución de una nueva especie a partir de una población ancestral. La **especiación alopátrica** (por ejemplo, en los peces cachorrito del Valle de la Muerte) ocurre cuando una población queda geográficamente aislada del resto de la especie y más tarde diverge. Es más probable que ocurra la especiación si la población aislada original es pequeña, porque la deriva genética es más significativa en poblaciones pequeñas.

CENGAGENOW™ **Explore la especiación alopátrica al hacer clic sobre las figuras en CengageNOW.**

4 Explicar los mecanismos de especiación simpátrica y proporcionar ejemplos tanto de plantas como de animales.

- La **especiación simpátrica** no requiere aislamiento geográfico. En las plantas, la especiación simpátrica puede resultar de **alopoliploidía**, en la que un individuo **poliploide** (uno con más de dos conjuntos de cromosomas) es un híbrido derivado de dos especies. Un ejemplo de especiación simpátrica mediante alopoliploidía son las ortigas de cáñamo.
- La especiación simpátrica ocurre en animales, como las larvas de moscas de la fruta y los cíclidos, pero todavía sigue sin determinarse con cuánta frecuencia se presenta y en qué condiciones.

CENGAGENOW™ **Explore la especiación simpátrica al hacer clic sobre la figura en CengageNOW.**

20.4 *(página 438)*

5 Discutir el ritmo de la evolución al describir el equilibrio puntuado y el gradualismo filético.

- De acuerdo con el modelo de **equilibrio puntuado**, la evolución de las especies procede en rachas. Cortos períodos de especiación activa se intercalan con largos períodos de **estasis**. De acuerdo con el modelo de **gradualismo filético**, las poblaciones divergen lentamente unas de otras mediante la acumulación de características adaptativas dentro de una población.

20.5 *(página 439)*

6 Definir *macroevolución*.

- **Macroevolución** son los cambios fenotípicos a gran escala en las poblaciones que por lo general garantizan su colocación en grupos taxonómicos en el nivel de especies y superiores; esto es, nuevas especies, géneros, familias, órdenes, clases e incluso filos, reinos y dominios.

7 Discutir la macroevolución en el contexto de características novedosas, incluidas preadaptaciones, crecimiento alométrico y pedomorfosis.

- Las novedades evolutivas pueden deberse a cambios durante el **desarrollo**, la secuencia ordenada de eventos que ocurren conforme un organismo crece y madura. Ligeros cambios genéticos en los genes reguladores pueden causar cambios estructurales mayores en un organismo.
- Las novedades evolutivas pueden originarse a partir de **preadaptaciones**, estructuras que en el origen satisfacían una función pero que cambiaron en una forma que fue adaptativa para una función diferente. Las plumas son un ejemplo de preadaptación.
- El **crecimiento alométrico**, tasas variables de crecimiento para diferentes partes del cuerpo, resultan en cambios globales en la forma de un organismo. Los ejemplos incluyen la región caudal expandida del pez luna y la garra agrandada del macho de cangrejo violinista.
- La **pedomorfosis**, la retención de características juveniles en el adulto, ocurre debido a cambios en el tiempo del desarrollo. Los ajolotes adultos, con branquias externas y aletas caudales, son un ejemplo de pedomorfosis.

8 Discutir el significado macroevolutivo de la radiación adaptativa y la extinción.

- **Radiación adaptativa** es el proceso de diversificación de una especie ancestral en muchas especies nuevas. Las **zonas adaptativas** son nuevas oportunidades ecológicas que no explotó un organismo ancestral. Cuando muchas zonas adaptativas están vacías, las especies colonizadoras pueden diversificarse rápidamente y explotarlas. Los mieleros hawaianos y las espadas plateadas experimentaron radiación adaptativa después de que sus ancestros colonizaron las islas hawaianas.

- **Extinción** es la muerte de una especie. Cuando las especies se extinguen, las zonas adaptativas que ocupaban quedan vacantes, lo que permite a otras especies evolucionar y llenar dichas zonas. La **extinción de fondo** es la extinción continua, a bajo nivel, de las especies. La **extinción en masa** es la extinción de numerosas especies y grupos taxonómicos superiores tanto en ambientes terrestres como marinos.

EVALÚE SU COMPRENSIÓN

1. Una barrera precigótica evita (a) la unión de óvulo y espermatozoide (b) el éxito reproductivo de un híbrido interespecífico (c) el desarrollo del cigoto en un embrión (d) que ocurra la alopoliploidía (e) cambios en el crecimiento alométrico
2. El mecanismo de aislamiento reproductivo en el que dos especies cercanamente emparentadas viven en la misma área geográfica pero se reproducen en diferentes épocas es (a) aislamiento temporal (b) aislamiento conductual (c) aislamiento mecánico (d) aislamiento gamético (e) inviabilidad del híbrido
3. Los híbridos interespecíficos, si sobreviven, (a) siempre son estériles (b) siempre son fértiles (c) por lo general son estériles (d) por lo general son fértiles (e) nunca son estériles
4. El primer paso que conduce a la especiación alopátrica es (a) la inviabilidad del híbrido (b) la degradación del híbrido (c) la radiación adaptativa (d) el aislamiento geográfico (e) la pedomorfosis
5. Los peces cachorrito en la región del Valle de la Muerte son un ejemplo de, ¿cuál proceso evolutivo? (a) extinción de fondo (b) especiación alopátrica (c) especiación simpátrica (d) alopoliploidía (e) pedomorfosis
6. ¿Cuál de los siguientes procesos evolutivos está asociado con la alopoliploidía? (a) gradualismo (b) crecimiento alométrico (c) especiación simpátrica (d) extinción en masa (e) preadaptación
7. De acuerdo con el modelo de equilibrio puntuado, (a) las poblaciones divergen lentamente una de otra (b) la evolución de las especies ocurre en rachas intercaladas con largos períodos de estasis (c) las novedades evolutivas se originan a partir de preadaptaciones (d) los mecanismos de aislamiento reproductivo restringen el flujo genético entre las especies (e) el registro fósil, al ser incompleto, no refleja con precisión la evolución como realmente ocurrió
8. La conversión evolutiva de las escamas reptilianas en plumas es un ejemplo de (a) crecimiento alométrico (b) pedomorfosis (c) gradualismo (d) degradación del híbrido (e) preadaptación
9. La radiación adaptativa es común después de un período de extinción en masa, quizá porque (a) los sobrevivientes de una extinción en masa están notablemente bien adaptados a su ambiente (b) el ambiente no cambiante después de una extinción en masa impulsa el proceso evolutivo (c) muchas zonas adaptativas están vacías (d) muchos nichos ecológicos están llenos (e) el ambiente induce cambios en el tiempo del desarrollo de muchas especies
10. Las espadas plateadas hawaianas son un excelente ejemplo de, ¿cuál proceso evolutivo? (a) alometría (b) preadaptación (c) microevolución (d) radiación adaptativa (e) extinción

PENSAMIENTO CRÍTICO

1. **VÍNCULO CON LA EVOLUCIÓN.** ¿Por qué es más probable que ocurra la especiación alopátrica si la población aislada original es pequeña?
2. **VÍNCULO CON LA EVOLUCIÓN.** La fotografía muestra un "cebrasno", un híbrido estéril producido en un rancho de Texas por una cruza entre una cebra y un burro. Con base en lo que aprendió acerca de los mecanismos de aislamiento precigóticos y postcigóticos, ¿cuál(es) mecanismo(s) de aislamiento reproductivo diría que probablemente haya(n) funcionado aquí? ¿Cómo pondría a prueba su hipótesis?

Harry Engels/Photo Researchers, Inc.

3. **VÍNCULO CON LA EVOLUCIÓN.** ¿Las larvas de las moscas del espino y del manzano podrían considerarse un ejemplo de apareamiento selectivo que se estudió en el capítulo 19? Explique su respuesta.
4. **VÍNCULO CON LA EVOLUCIÓN.** Dado que la extinción en masa es un proceso natural que puede facilitar la evolución durante el período de miles a millones de años que le siguen, ¿los humanos deben preocuparse por la actual extinción en masa que están provocando? ¿Por qué sí o por qué no?
5. **ANÁLISIS DE DATOS.** Examine la figura 20-2c y prediga en qué fecha es más probable que los investigadores hayan recolectado ranas de la madera y leopardo para cruzarlas en el laboratorio: marzo 10, abril 1 o abril 15. Explique su respuesta.

CENGAGENOW™ **Preguntas adicionales están disponibles en CengageNOW en www.cengage.com/login.**

21 El origen e historia evolutiva de la vida

© Phil Degginger/Carnegie Museum/Alamy

Fósil de un reptil del Pérmico temprano. Este fósil bien preservado de *Orobates pabsti* fue relacionado con las huellas fósiles bien conservadas que se encontraron cerca de él. Aunque las extremidades se extendieron al momento de la muerte, el *Orobates* caminaba con sus extremidades en sentido vertical bajo el cuerpo. Descubierto y fotografiado en Alemania.

CONCEPTOS CLAVE

21.1 Aunque no hay evidencia fósil directa del origen de la vida, experimentos bioquímicos han demostrado cómo pudieron formarse las complejas moléculas orgánicas que se encuentran en todos los organismos vivientes.

21.2 Es probable que las primeras células fueran heterótrofas, anaerobias y procariotas. La fotosíntesis, la respiración aerobia y la estructura celular eucariotas representan varios grandes avances que ocurrieron durante la historia temprana de la vida.

21.3 El registro fósil dice mucho de lo que se sabe acerca de la historia de la vida, como qué tipos de organismos existieron y dónde y cuándo vivieron. Los científicos identifican y demuestran las relaciones entre fósiles en capas de roca de diferentes períodos del tiempo geológico.

Los tres capítulos anteriores se ocuparon de la evolución biológica. Sin embargo, no trataron mucho acerca de una pregunta fundamental: ¿cómo comenzó la vida? Aunque los biólogos por lo general aceptan la hipótesis de que la vida se desarrolló a partir de materia no viva, no hay certeza exacta de cómo ocurrió este proceso, llamado **evolución química**. Los modelos actuales sugieren que primero se formaron espontáneamente pequeñas moléculas y que se acumularon a lo largo del tiempo. Después, a partir de las moléculas más pequeñas, pudieron ensamblarse macromoléculas orgánicas más grandes, como las proteínas y los ácidos nucleicos.

Las macromoléculas interactuaron, se combinaron en estructuras más complicadas que a la larga tuvieron metabolismo y pudieron replicarse, y transmitieron su información genética a sus descendientes, que con el tiempo se convirtieron en las primeras células verdaderas. Después de originarse las primeras células, divergieron a lo largo de varios miles de millones de años hacia la rica diversidad biológica que caracteriza al planeta en la actualidad.

Inicialmente predominaban los procariotas unicelulares (arqueas y bacterias), seguidos por eucariotas unicelulares. Los primeros eucariotas multicelulares fueron animales marinos de cuerpo blando que no dejaron

muchos fósiles. A continuación aparecieron los animales con concha y otros invertebrados marinos (animales sin columna vertebral), ejemplos de ellos son los trilobites, primitivos artrópodos acuáticos. A los invertebrados marinos les siguieron los primeros vertebrados (animales con columna vertebral). Los primeros peces con mandíbulas aparecieron y se diversificaron. Algunos de éstos dieron origen a los anfibios, los primeros vertebrados con extremidades que eran capaces de moverse sobre la tierra. Los anfibios dieron origen a los reptiles, que se diversificaron y poblaron la tierra (vea la fotografía). Los reptiles, a su vez, originaron independientemente a aves y mamíferos. Las plantas experimentaron una historia evolutiva y diversificación similares.

En este capítulo se sondea la vida a lo largo de un gran lapso de tiempo, a partir de cuando el planeta era relativamente joven. Primero se examinan los modelos propuestos acerca de cómo comenzó la vida y luego se rastrea la larga historia evolutiva de la vida.

21.1 EVOLUCIÓN QUÍMICA DE LA TIERRA PRIMIGENIA

OBJETIVOS DE APRENDIZAJE

1. Describir las condiciones que los científicos consideran existieron en la Tierra primigenia.
2. Contrastar la hipótesis de la sopa prebiótica con la hipótesis del mundo de hierro-azufre.

Por lo general, los científicos están de acuerdo en que los comienzos de la vida ocurrieron en condiciones ambientales muy diferentes a las de la actualidad. Por tanto, es necesario examinar las condiciones de la Tierra temprana para entender el origen de la vida. La evidencia de muchas fuentes proporciona pistas que ayudan a formular escenarios posibles de las etapas en las que se originó la vida. Su estudio es un área activa de la investigación científica actual y muchas aportaciones importantes se agregan a la comprensión de cómo comenzó la vida.

Astrofísicos y geólogos estiman que la Tierra tiene cerca de 4600 millones de años de antigüedad. Tal parece que la atmósfera de la Tierra primigenia incluía dióxido de carbono (CO_2), vapor de agua (H_2O), monóxido de carbono (CO) y nitrógeno (N_2). Quizá también contenía algo de amoniaco (NH_3), ácido sulfhídrico (H_2S) y metano (CH_4), aunque es muy posible que la radiación ultravioleta del Sol haya descompuesto estas moléculas muy rápido. Probablemente la atmósfera primigenia contenía poco o nada de oxígeno libre (O_2).

Para la evolución química de la vida debieron existir cuatro requisitos: poco o nada de oxígeno libre, una fuente de energía, la disponibilidad de bloques de construcción químicos y tiempo. Primero, la vida pudo comenzar sólo en ausencia de oxígeno libre. El oxígeno es muy reactivo y habría oxidado las moléculas orgánicas que son los bloques de construcción necesarios en el origen de la vida. Con toda probabilidad la atmósfera temprana de la Tierra era fuertemente reductora, lo que significa que cualquier oxígeno libre habría reaccionado con otros elementos para formar óxidos. En consecuencia, el oxígeno se habría ligado en compuestos.

El origen de la vida también requería energía para realizar el trabajo de construir moléculas biológicas a partir de químicos orgánicos simples. La Tierra primitiva era un lugar de alta energía con violentas tormentas, extensa actividad volcánica, bombardeo de meteoritos y otros objetos extraterrestres, y radiación intensa, incluida radiación ultravioleta del Sol (**FIGURA 21-1**). El joven Sol probablemente producía

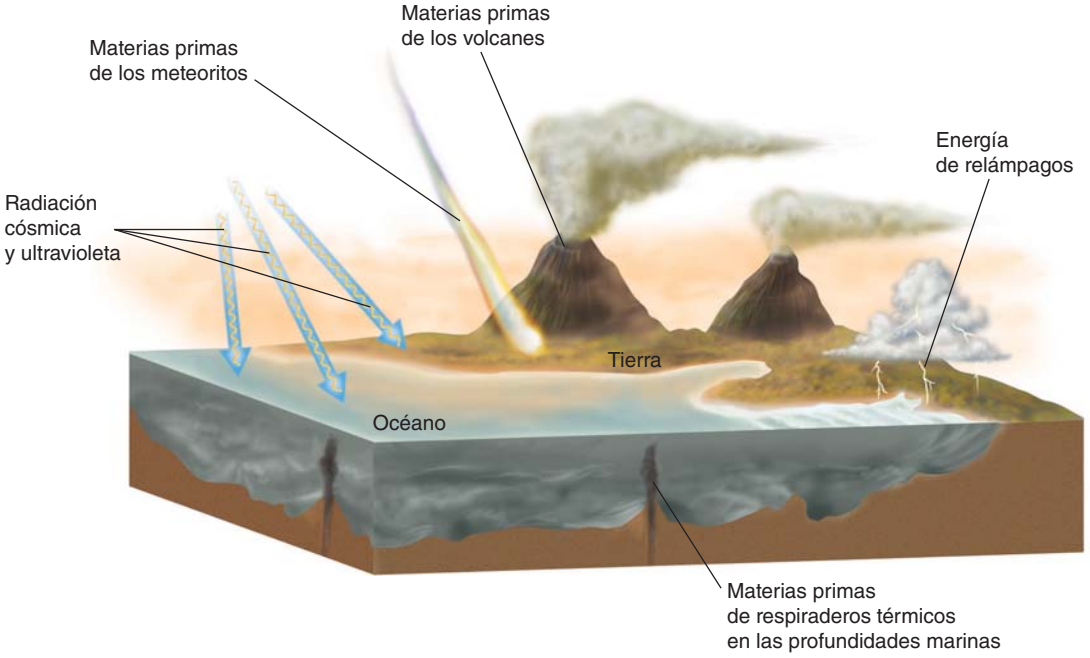


FIGURA 21-1 Condiciones en la Tierra primigenia

Las erupciones volcánicas, que escupían gases que contribuyeron a la atmósfera, y violentas tormentas activaron lluvias torrenciales que deslavaron moléculas de la atmósfera y erosionaron la tierra. Los meteoritos y otros objetos extraterrestres bombardearon la Tierra, y cambiaron de manera cataclísmica la corteza, los océanos y la atmósfera. Los respiraderos térmicos en la profundidad de los océanos, calentados por el calor interno de la Tierra, expulsaban sustancias químicas. Radiación de alta energía proveniente de rayos cósmicos y ultravioletas caían en ráfagas sobre el planeta.

más radiación ultravioleta que en la actualidad y la Tierra primitiva no tenía capa de ozono protectora para filtrarla.

Un tercer requisito sería la presencia de los bloques de construcción químicos necesarios para la evolución química. En ellos se incluyen agua, minerales inorgánicos disueltos (presentes como iones) y los gases presentes en la atmósfera temprana. Un requisito final para el origen de la vida era tiempo para que las moléculas se acumularan y reaccionaran entre sí. La Tierra tiene una edad aproximada de 4600 millones de años y la evidencia sugiere que la vida surgió temprano en la historia del planeta.

En la Tierra primitiva se formaron las moléculas orgánicas

Puesto que las moléculas orgánicas son los materiales de construcción para los organismos, es razonable considerar primero cómo se originaron. Dos modelos principales buscan explicar cómo se originaron los precursores orgánicos de la vida: la **hipótesis de la sopa prebiótica** propone que dichas moléculas se formaron cerca de la superficie de la Tierra, mientras que la **hipótesis del mundo de hierro-azufre** propone que los precursores orgánicos se formaron en grietas en el lecho marino.

Las moléculas orgánicas pudieron haberse formado en la superficie de la Tierra

El concepto de que las moléculas orgánicas simples (como azúcares, bases de nucleótidos y aminoácidos) pudieron formarse de manera espontánea a partir de materias primas más simples, lo propusieron por primera vez, en la década de 1920, dos científicos que trabajaban de manera independiente: A. I. Oparin, bioquímico ruso, y J. B. S. Haldane, fisiólogo y genetista escocés.

Su hipótesis fue puesta a prueba en la década de 1950 por los bioquímicos estadounidenses Stanley Miller y Harold Urey, quienes diseñaron un aparato cerrado que simuló las condiciones que presumiblemente existían en la Tierra primigenia (**FIGURA 21-2**). Expusieron una atmósfera rica en H_2, CH_4, H_2O y NH_3 a una descarga eléctrica que simuló los relámpagos. Su análisis de los químicos producidos durante una semana reveló la formación de aminoácidos y otras moléculas orgánicas. Aunque datos más recientes sugieren que la atmósfera temprana de la Tierra no era rica en metano, amoniaco o hidrógeno, experimentos similares con diferentes combinaciones de gases produjeron gran variedad de moléculas orgánicas que son importantes en los organismos contemporáneos. Esto incluye los 20 aminoácidos, varios azúcares, lípidos, las bases nucleótidas de ARN y ADN, y ATP (cuando hay fosfato presente). Por ende, antes de que comenzara la vida, sus bloques de construcción químicos quizá se acumularon como un paso necesario en la evolución química.

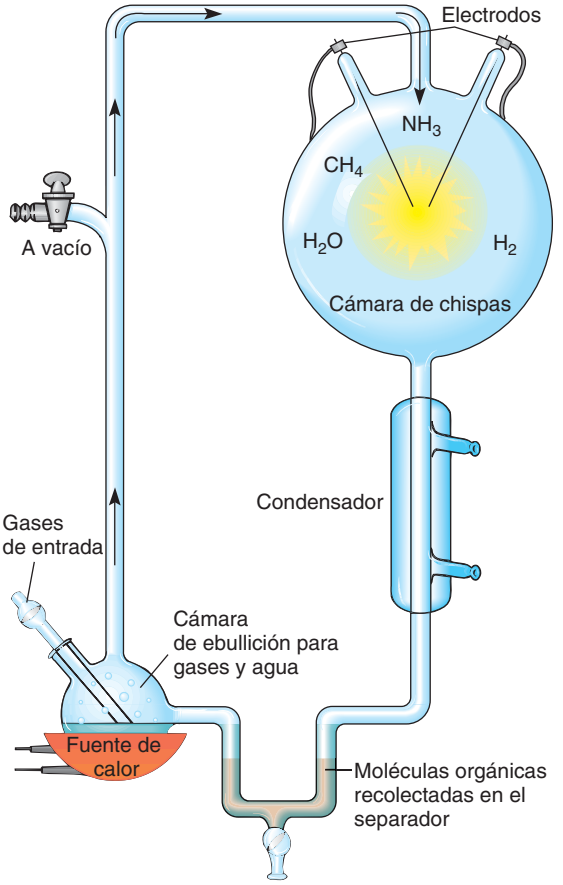
Oparin imaginó que las moléculas orgánicas, a lo largo de grandes lapsos de tiempo, se acumularían en los mares poco profundos para formar un "mar de sopa orgánica". Imaginó que las moléculas orgánicas más pequeñas (monómeros) se combinaban para formar otras más grandes (polímeros) en tales condiciones. La evidencia recolectada desde la época de Oparin indica que quizá se formaron polímeros orgánicos y se acumularon en superficies de roca o arcilla en lugar de en los mares primordiales. La arcilla, que consiste de partículas microscópicas de roca expuesta, es particularmente intrigante como posible sitio de las polimerizaciones tempranas, porque enlaza monómeros orgánicos y contiene iones de zinc y hierro que pueden servir como catalizadores. Experimentos de laboratorio han confirmado que los polímeros orgánicos se forman de manera espontánea a partir de monómeros en superficies de roca o arcilla calientes.

EXPERIMENTO CLAVE

PREGUNTA: ¿Pudieron formarse moléculas orgánicas en las condiciones de la Tierra primigenia?

HIPÓTESIS: Pueden formarse moléculas orgánicas en una atmósfera reductora similar a la que se cree estaba presente en la Tierra primitiva.

EXPERIMENTO: El aparato que usaron Miller y Urey para simular la atmósfera reductora de la Tierra primitiva contenía hidrógeno, metano, amoniaco y agua. En el matraz arriba a la derecha se produjo una chispa eléctrica para simular relámpagos.



RESULTADOS Y CONCLUSIÓN: Los gases presentes en el matraz reaccionaron en conjunto y en una semana varios compuestos orgánicos simples, como aminoácidos, se separaron en el fondo del tubo colector. Por ende, la formación de moléculas orgánicas, el primer paso en el origen de la vida, puede ocurrir a partir de precursores simples.

Fuente: Miller, S. L. y H. C. Urey. "Organic Compound Synthesis on the Primitive Earth". *Science*, vol. 130, julio de 1959.

FIGURA 21-2 ***Animada*** **Experimento de Miller y Urey acerca de la evolución química**

Las moléculas orgánicas pudieron haberse formado en respiraderos hidrotérmicos

Algunos biólogos plantean la hipótesis de que las polimerizaciones tempranas que condujeron al origen de la vida ocurrieron en grietas del suelo en el fondo marino, de donde salía agua caliente, monóxido de carbono y minerales como sulfuros de hierro y níquel: la hipótesis del mundo de

hierro-azufre. Tales **respiraderos hidrotérmicos** habrían estado mejor protegidos de los efectos catastróficos del bombardeo de meteoritos que la superficie de la Tierra.

En la actualidad, estos manantiales térmicos anaeróbicos producen precursores de moléculas biológicas y de "alimento" rico en energía, incluidos los compuestos altamente reducidos de ácido sulfhídrico y metano. Estos químicos dan sostén a una diversa comunidad de microorganismos, almejas, cangrejos, gusanos tubícolas y otros animales (vea *Preguntas acerca de: Vida sin el Sol*, en el capítulo 55).

La comprobación de la hipótesis del mundo de hierro-azufre en los respiraderos hidrotérmicos es difícil, pero experimentos de laboratorio que simulan las altas presiones y temperaturas que predominan en dichos lugares producen resultados intrigantes. Por ejemplo, los sulfuros de hierro y níquel catalizan reacciones entre monóxido de carbono y ácido sulfúrico, lo que produce ácido acético y otros compuestos orgánicos simples. Además, los experimentos muestran que el amoniaco, uno de los precursores de proteínas y ácidos nucleicos, se produce en abundancia, lo que sugiere que los respiraderos eran ambientes ricos en amoniaco en el mundo prebiótico y que los primeros organismos pudieron formarse en este ambiente aparentemente inhóspito.

Repaso

- ¿Cuáles son los cuatro requisitos para la evolución química y por qué es esencial cada uno de ellos?
- ¿Cuál es la hipótesis de la sopa prebiótica?
- ¿En qué difiere la hipótesis del mundo de hierro-azufre de la hipótesis de la sopa prebiótica?

21.2 LAS PRIMERAS CÉLULAS

OBJETIVOS DE APRENDIZAJE

3 Destacar los principales pasos que se considera ocurrieron en el origen de las células.

4 Explicar cómo la evolución de los autótrofos fotosintéticos afectó tanto a la atmósfera como a otros organismos.

5 Describir la hipótesis de la endosimbiosis en serie.

Después de la formación de los primeros polímeros, ¿pudieron ensamblarse de manera espontánea en estructuras más complejas con una frontera membranosa exterior? Los científicos han sintetizado varios **protobiontes** diferentes, que son ensambles parecidos a vesículas de polímeros orgánicos producidos abióticamente; es decir, no producidos por organismos. Estos protobiontes se asemejan a células vivientes en muchas formas y en consecuencia ofrecen pistas acerca de cómo el agregado de moléculas no vivientes complejas dieron ese "gran salto" y se convirtieron en células vivientes. Dichos protobiontes presentan muchos atributos funcionales y estructurales de las células vivientes. Con frecuencia se dividen a la mitad (fisión binaria) después de haber "crecido" lo suficiente. Los protobiontes mantienen un ambiente químico interno que es diferente del ambiente externo (homeostasis) y algunos de ellos muestran principios de metabolismo (actividad catalítica). Están muy organizados, si se considera su composición relativamente simple.

Las **microesferas** son un tipo de protobiontes formadas al agregar agua a polipéptidos formados de manera abiótica (**FIGURA 21-3**). Algunas microesferas son excitables: producen un potencial eléctrico a través de su superficie, lo que recuerda los gradientes electroquímicos en las

Steven Brooke and Richard LeDuc

FIGURA 21-3 Microesferas
Estos diminutos protobiontes muestran algunas de las propiedades de la vida.

células. Las microesferas también pueden absorber materiales de sus alrededores (permeabilidad selectiva) y responder a cambios en la presión osmótica como si estuvieran cubiertas por membranas, aun cuando no contengan lípido.

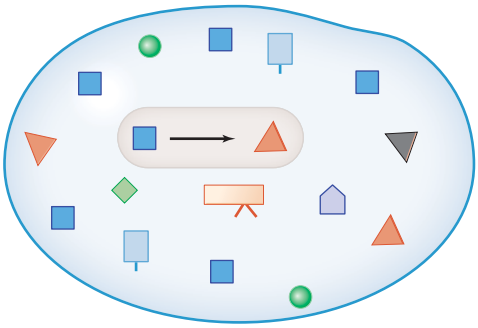
En 2008, los científicos construyeron protobiontes en los que las membranas de los ácidos grasos y monoglicéridos rodeaban moléculas más grandes parecidas a ADN. Dichos protobiontes son impermeables a las moléculas genéticas, pero permiten la entrada de moléculas orgánicas más pequeñas; es decir, "nutrientes". Este estudio es significativo porque sugiere cómo las primeras células pudieron mantener sus "genes" y absorber los nutrientes necesarios de su ambiente sin la avanzada estructura membranosa asociada con las células contemporáneas.

El estudio de los protobiontes muestra que estructuras no vivientes relativamente simples tienen algunas de las propiedades de la vida. Sin embargo, es un gran paso (o muchos pasos) ir desde los agregados moleculares simples como los protobiontes hasta las células vivientes.

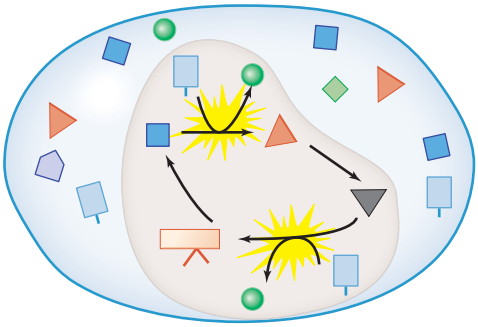
El origen de un metabolismo simple dentro de una frontera membranosa pudo ocurrir temprano en la evolución de las células

Aunque el lector aprendió muchas cosas acerca de cómo pudieron formarse las moléculas orgánicas en la Tierra primitiva, el problema de cómo evolucionaron las precélulas en células vivientes sigue sin resolverse. Examine un posible escenario (la **hipótesis del primer metabolismo**) que apoyan el químico Robert Shapiro, de la Universidad de Nueva York, y muchos otros. Shapiro plantea que la vida comienza como un sistema autosustentable organizado que consiste de reacciones químicas entre moléculas simples encerradas dentro de una frontera; esto es, separadas del ambiente externo (**FIGURA 21-4a**).

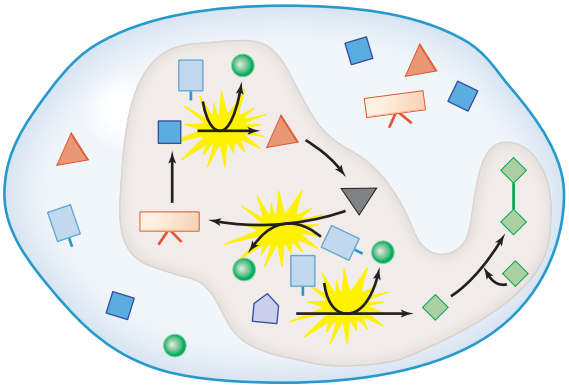
Una fuente de energía debe estar disponible para impulsar dichas reacciones químicas (y en consecuencia mantener una organización interna diferente del ambiente externo). Para ser autosustentable, la fuente de energía debe estar acoplada con la secuencia de reacciones químicas (**FIGURA 21-4b**). (Recuerde cómo el ATP liga reacciones exergónicas y endergónicas, como se muestra en la figura 7-6).



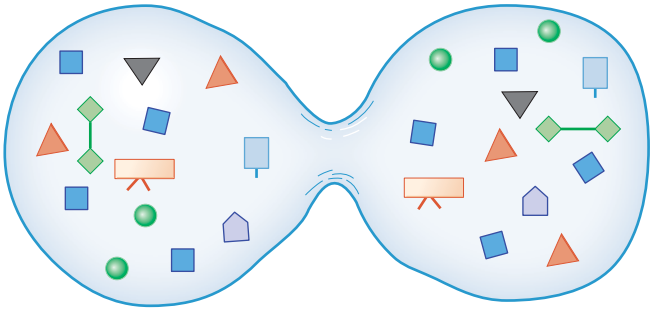
(a) Dentro de una frontera membranosa ocurren reacciones químicas entre moléculas simples.



(b) Una fuente de energía se acopla a la secuencia de reacciones químicas.



(c) Conforme el sistema precelular continúa evolucionando, su tamaño y organización aumentan.



(d) El sistema precelular desarrolla la capacidad para reproducirse.

FIGURA 21-4 Origen de la vida: el escenario del primer metabolismo

Conforme las precélulas siguen evolucionando, su organización aumenta (**FIGURA 21-4c**). Finalmente, para sobrevivir, el sistema precelular debe crecer y reproducirse. Una de las partes más significativas del origen de las células vivientes a partir de las precélulas fue la evolución de la reproducción molecular (**FIGURA 21-4d**).

La reproducción molecular fue un paso crucial en el origen de las células

En las células vivientes la información genética se almacena en el ácido nucleico ADN, que se transcribe en ARN mensajero (ARNm), que a su vez se traduce en la secuencia de aminoácidos adecuada en las proteínas. Las tres macromoléculas en la secuencia de proteínas ADN ⟶ ARN ⟶ proteína contienen información precisa. De éstas, sólo el ADN y el ARN son capaces de autorreplicación (aunque sólo en presencia de las enzimas adecuadas en las células actuales). Puesto que el ARN y el ADN pueden formarse espontáneamente en arcilla en una forma muy parecida a como otros polímeros orgánicos lo hacen, la pregunta es: ¿cuál molécula, ADN o ARN, apareció primero en el mundo prebiótico?

Muchos científicos sugieren que el ARN fue la primera molécula de información en evolucionar en la progresión hacia una célula autosustentable y autorreproducible, y que las proteínas y el ADN llegaron más tarde. De acuerdo con un modelo conocido como el **mundo del ARN**, la química de la Tierra prebiótica dio origen a moléculas de ARN autorreplicantes que funcionaban como enzimas y sustratos para su propia replicación. La replicación del ARN en el escenario del mundo del ARN se representa con una flecha circular:

Con frecuencia, el ARN tiene propiedades catalizadoras; tal ARN enzimático se llama **ribozima**. Antes de la evolución de las células verdaderas, las ribozimas pudieron catalizar su propia replicación en las arcillas, estanques de roca poco profundos o respiraderos hidrotérmicos donde se originó la vida. Cuando hebras de ARN se agregan a un tubo de ensayo que contiene nucleótidos de ARN pero no enzimas, los nucleótidos se combinan para formar moléculas de ARN cortas.

La existencia de un mundo de ARN temprano en la historia de la vida nunca pudo probarse, pero experimentos con **evolución in vitro**, también llamados **evolución dirigida**, han demostrado que es factible. Estos experimentos abordan una pregunta importante acerca del mundo de ARN, a saber: ¿moléculas de ARN pudieron catalizar las muchas y diferentes reacciones químicas necesarias para la vida? En la evolución dirigida se mezcla un gran conjunto de moléculas de ARN con diferentes secuencias y las moléculas se seleccionan por su capacidad para catalizar una reacción individual con importancia biológica (**FIGURA 21-5**). Los investigadores seleccionan aquellas moléculas que tienen al menos alguna capacidad catalizadora y luego las amplifican en muchas copias. Los investigadores usan ciertos químicos para causar mutaciones y luego exponer las moléculas a otra ronda de selección. Después de repetir este ciclo varias veces, al final del proceso de selección las moléculas de ARN funcionan eficientemente como catalizadores para la reacción. Los estudios de evolución *in vitro* demostraron que el ARN tiene un gran repertorio funcional; esto es, el ARN puede catalizar variadas reacciones con importancia biológica.

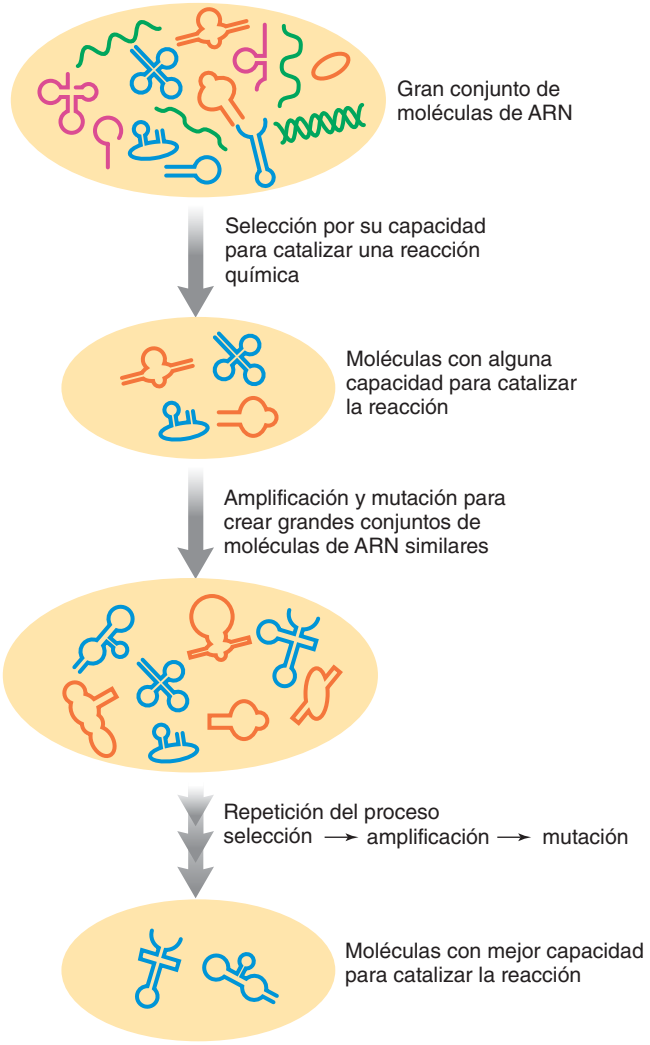
Los biólogos plantean la hipótesis de que, en el mundo de ARN, las ribozimas inicialmente catalizaban síntesis de proteínas y otras importantes reacciones biológicas; sólo más tarde las enzimas proteicas catalizaron dichas reacciones.

EXPERIMENTO CLAVE

PREGUNTA: ¿La selección natural *in vitro* puede resultar en evolución química de catalizadores?

HIPÓTESIS: Moléculas de ARN autorreplicantes pueden experimentar cambios que las conviertan en catalizadores más eficientes.

EXPERIMENTO: Se seleccionaron moléculas de ARN de un gran conjunto, con base en su capacidad para catalizar una reacción específica, luego se amplificaron y mutaron (*vea la figura*). Este proceso se repitió de 7 a 20 veces más.



RESULTADOS Y CONCLUSIÓN: El grupo final de moléculas de ARN es el que cataliza con más eficiencia la reacción química para la que se seleccionó. Los científicos han desarrollado más de dos docenas de catalizadores de ARN sintéticos mediante evolución *in vitro*.

FIGURA 21-5 Evolución *in vitro* de moléculas de ARN

ARN → proteína

Es interesante que en experimentos con tubos de ensayo han evolucionado moléculas de ARN que dirigen la síntesis de proteínas al catalizar la formación de enlaces peptídicos. Algunas moléculas de ARN de una sola hebra se pliegan sobre sí mismas como resultado de interacciones entre los nucleótidos que componen la hebra de ARN. En ocasiones la conformación (forma) de la molécula de ARN plegada es tal que se enlaza débilmente a un aminoácido (vea la discusión de la peptidil transferasa en el capítulo 13). Los aminoácidos se mantienen unidos entre sí mediante enlaces de moléculas de ARN y forman un polipéptido.

Ya se consideró cómo la evolución de las moléculas informativas pudo originar el ARN y más tarde las proteínas. Si un ARN autorreplicante capaz de codificar proteínas apareció antes que el ADN, ¿cómo se involucró el ADN, la molécula universal de la herencia en las células? Acaso el ARN realizó copias de doble hebra de sí mismo que a la larga evolucionaron en ADN.

ADN ⟵ ARN ⟶ proteína

La incorporación de ADN en el sistema de transferencia de información fue ventajosa, porque la doble hélice de ADN es más estable (menos reactiva) que la hebra única de ARN. Dicha estabilidad en una molécula que almacena información genética proporcionaría una ventaja decisiva en el mundo prebiótico (como lo hace en la actualidad).

En consecuencia, en el mundo de ADN/ARN/proteína, el ADN se convirtió en la molécula de almacenamiento de información, el ARN siguió involucrado en la síntesis de proteína y las enzimas proteicas catalizaron la mayoría de las reacciones celulares, incluida la replicación del ADN y la síntesis de ARN.

ADN → ARN → proteína

El ARN todavía es un componente necesario del sistema de transferencia de información, porque el ADN no es catalizador. Por ende, la selección natural en el ámbito molecular favoreció la secuencia de información ADN ⟶ ARN ⟶ proteína. Una vez que el ADN se incorporó en esta secuencia, las moléculas de ARN asumieron su papel actual como intermediarias en la transferencia de información genética.

Tuvieron que ocurrir varias etapas adicionales antes de que una célula verdadera pudiera evolucionar a partir de agregados macromoleculares. Por ejemplo, el código genético autorreplicante debió surgir extremadamente temprano en el mundo prebiótico porque todos los organismos lo poseen, ¿pero cómo se originó? Además, ¿cómo evolucionó una membrana encapsuladora de lípido y proteína? Este tipo de preguntas siguen en pie para la labor de los científicos.

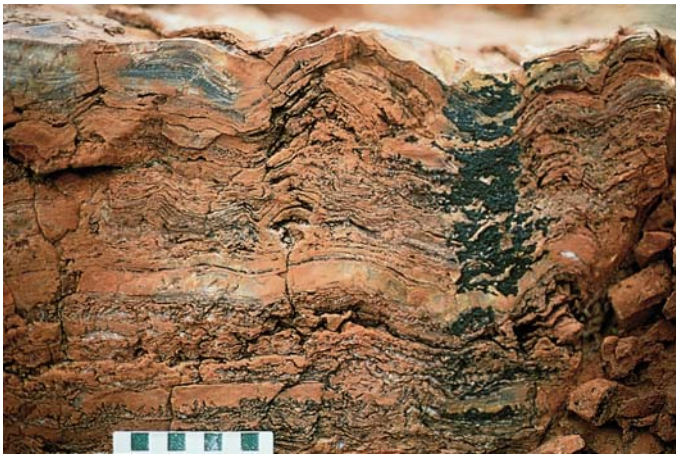
La evolución biológica comenzó con las primeras células

Nadie sabe con certeza cuándo o dónde aparecieron las primeras células sobre la Tierra. ¿Vivieron en respiraderos hidrotérmicos o en la superficie de la Tierra? ¿Eran bacterias? No es posible responder estas preguntas, en parte porque no existen fósiles que tracen la transición desde lo no vivo a lo vivo. La evidencia no fósil, "huellas digitales" isotópicas de carbono orgánico en rocas antiguas de Groenlandia, sugieren a algunos investigadores que la vida existió tan temprano como hace 3800 millones de años. Sin embargo, otros científicos debaten vigorosamente esta conclusión.

Los **microfósiles**, restos antiguos de vida microscópica, sugieren que las células pudieron proliferar hace 3500 millones de años. Ricos depósitos de microfósiles parecen existir en las rocas Pilbara del noroeste australiano y en las rocas Barberton en Sudáfrica; estos dos depósitos tienen aproximadamente de 3300 millones a 3500 millones de años de antigüedad. Sin embargo, algunos científicos desafían la interpretación de los "garabatos" más antiguos ricos en carbono que se encuentran en

Fred Bavendam/Peter Arnold, Inc.

(a) Estos estromatolitos vivientes en Hamlin Pool al occidente de Australia consisten de alfombras de cianobacterias (procariotas fotosintéticos unicelulares) y minerales como carbonato de calcio. Tienen muchos miles de años de antigüedad.



Stanley M. Awramik/Biological Photo Service

(b) Vista transversal de un estromatolito fósil que muestra las capas de microorganismos y sedimentos que se acumularon a lo largo del tiempo. Este estromatolito, también del occidente de Australia, tiene aproximadamente 3500 millones de años de antigüedad.

FIGURA 21-6 Estromatolitos

las rocas antiguas como microfósiles de organismos procariotas. Sugieren que los microfósiles no son fósiles en absoluto, sino formaciones producidas por procesos geológicos naturales.

La evidencia sugiere que las células más tempranas fueron procariotas. Los **estromatolitos**, otro tipo de evidencia fósil de las células más tempranas, son columnas parecidas a roca compuestas de muchas capas diminutas de células procariotas; esto es, biopelículas microbiales (**FIGURA 21-6**). Con el paso del tiempo, el sedimento se acumula alrededor de las células y se mineraliza. Mientras tanto, una nueva capa de células vivientes crece sobre las células muertas más antiguas. Los arrecifes de estromatolitos fósiles se encuentran en muchos lugares del mundo, incluido el lago Great Slave de Canadá y las formaciones de hierro Gunflint a lo largo del lago Superior en Estados Unidos. Algunos estromatolitos son extremadamente antiguos. Por ejemplo, un grupo en el occidente de Australia se dató en más de 3 mil millones de años.

Los arrecifes de estromatolitos vivos son raros, pero se encuentran en ciertos manantiales termales y estanques templados poco profundos de agua dulce y salada. Es interesante que en 2008 científicos reportaron que los microorganismos que habitan comunidades de estromatolitos vivos son notablemente diferentes de los microorganismos en todos los demás ecosistemas estudiados hasta la fecha; este descubrimiento sugiere que los microorganismos que viven en los estromatolitos de la actualidad pudieron evolucionar de microorganismos que vivían en antiguos ecosistemas de estromatolitos.

Es probable que las primeras células fueran heterótrofas

Las primeras células posiblemente no sintetizaban las moléculas orgánicas que necesitaban, sino que más bien las obtenían del ambiente. Estos **heterótrofos** primitivos pudieron haber consumido muchos tipos de moléculas orgánicas que se formaron de manera espontánea; por ejemplo, azúcares, nucleótidos y aminoácidos. Al fermentar estos compuestos orgánicos obtenían la energía que necesitaban para sostener la vida. La *fermentación*, desde luego, es un proceso anaerobio (realizado en ausencia de oxígeno) y las primeras células casi seguramente eran **anaerobias**.

Cuando el suministro de moléculas orgánicas generadas de manera espontánea declinó de manera gradual, sólo ciertos organismos pudieron sobrevivir. Quizá ya habían ocurrido mutaciones que permitieron a algunas células obtener energía directamente de la luz solar, quizás para elaborar ATP. Dichas células, que no requerían los compuestos orgánicos ricos en energía que en ese momento escaseaban en el ambiente, tuvieron una ventaja selectiva distinta.

La **fotosíntesis** necesita tanto energía luminosa como una fuente de electrones, que se usan para reducir el CO_2 para formar moléculas orgánicas como la glucosa. (Recuerde la discusión de la fotosíntesis en el capítulo 9). Es muy probable que los primeros **autótrofos** fotosintéticos (organismos que producen su propio alimento a partir de materias primas simples) usaran la energía de la luz solar para separar las moléculas ricas en hidrógeno, como el H_2S, y liberaran azufre elemental (no oxígeno) en el proceso. La separación de H_2S es energéticamente mucho más sencilla que la separación de H_2O, porque el azufre no es electronegativo como el oxígeno (vea el capítulo 9). De hecho, la bacteria verde del azufre y la bacteria púrpura del azufre todavía usan H_2S como una fuente de hidrógeno (electrón) para la fotosíntesis. (Los miembros de un tercer grupo bacterial, la bacteria púrpura no de azufre, usan otras moléculas orgánicas o gas hidrógeno como fuente de hidrógeno).

Los primeros autótrofos fotosintéticos en obtener electrones del hidrógeno al separar el *agua* fueron las **cianobacterias**. El agua era muy abundante en la Tierra primitiva, como lo es hoy, y la ventaja selectiva de separar el agua permitió la proliferación de las cianobacterias. El proceso de separar el agua liberó oxígeno como gas (O_2). Al principio, el oxígeno liberado durante la fotosíntesis oxidó los minerales en el océano y en la corteza terrestre, y el oxígeno no comenzó a acumularse en la atmósfera durante mucho tiempo. No obstante, a la larga los niveles de oxígeno aumentaron en el océano y la atmósfera.

Los científicos estiman la cronología de los eventos recién descritos con base en la evidencia geológica y fósil. Los fósiles de dicho período, que incluyen rocas que contienen rastros de clorofila, así como los estromatolitos estudiados antes, indican que los primeros organismos fotosintéticos pudieron aparecer ya hace 3500 millones de años. Esta evidencia sugiere que las formas heterótrofas pudieron existir incluso mucho antes.

Los aerobios aparecieron después de que el oxígeno aumentó en la atmósfera

Con base en la datación de isótopos de azufre de rocas antiguas en Sudáfrica, parece que las cianobacterias produjeron suficiente oxígeno para comenzar a cambiar de manera significativa la composición de la atmósfera hace 2400 millones de años. Esta fecha puede cambiar conforme se acumulen más datos: en 2009, geocientíficos de la Universidad Estatal de Pennsylvania encontraron en Australia fuerte evidencia isotópica de que el oxígeno estaba presente en los océanos ya hace 3460 millones de años. Ahora los científicos buscan el mismo tipo de evidencia en otras capas sedimentarias que se sabe son más antiguas que 2400 millones de años.

El aumento en el oxígeno atmosférico afectó profundamente la vida. El oxígeno envenenó a los *anaerobios estrictos* (organismos que no pueden usar oxígeno para la respiración celular) y muchas especies sin duda perecieron. Sin embargo, algunos anaerobios sobrevivieron en ambientes donde el oxígeno no penetró; en otros evolucionaron adaptaciones que neutralizaron el oxígeno de modo que no pudiera dañarlos. En algunos organismos, llamados **aerobios**, evolucionó una ruta respiratoria que *usó* el oxígeno para extraer más energía de los alimentos. La respiración aeróbica se unió con el proceso anaerobio de glucólisis ya existente.

La evolución de los organismos que podían usar oxígeno en su metabolismo tuvo muchas consecuencias. Los organismos que respiran aeróbicamente ganan mucha más energía de una sola molécula de glucosa que la que obtienen los anaerobios por fermentación. (Recuerde la comparación de fermentación y respiración aeróbica en la tabla 8.2). Como resultado, los organismos aerobios recién evolucionados eran más eficientes y más competitivos que los anaerobios. Acompañada de la naturaleza venenosa del oxígeno para muchos anaerobios, la eficiencia de los aerobios forzó a los anaerobios a asumir papeles relativamente menores. En la actualidad, la gran mayoría de los organismos, incluidos plantas, animales y la mayoría de hongos, protistas, arqueas y bacterias, usan respiración aeróbica; sólo algunos arqueas y bacterias, e incluso algunos protistas y hongos, son anaerobios.

La evolución de la respiración aeróbica estabilizó los niveles de oxígeno y dióxido de carbono en la biosfera. Los organismos fotosintéticos usaron dióxido de carbono como fuente de carbono para sintetizar compuestos orgánicos. Esta materia prima se habría agotado de la atmósfera en un período relativamente corto sin la llegada de la respiración aeróbica, que liberó dióxido de carbono como producto de desecho de la descomposición completa de moléculas orgánicas. En consecuencia, el carbono comenzó a reciclarse en la biosfera, moviéndose desde el ambiente físico no vivo a los organismos fotosintéticos y hacia los heterótrofos que se alimentaban de aquéllos (vea el capítulo 55). La respiración aeróbica liberó el carbono de vuelta al ambiente físico como dióxido de carbono y el ciclo del carbono continuó. En forma similar, el oxígeno molecular se produjo mediante fotosíntesis y se utilizó durante la respiración aeróbica.

Otra consecuencia significativa de la fotosíntesis ocurrió en la atmósfera superior, donde el oxígeno molecular reaccionó para formar **ozono** (O_3) (**FIGURA 21-7**). Con el tiempo, una capa de ozono cubrió la Tierra y evitó que gran parte de la radiación ultravioleta del Sol penetrara hasta la superficie. Con la protección de la capa de ozono del efecto mutagénico de la radiación ultravioleta, los organismos pudieron vivir más cerca de la superficie en los ambientes acuáticos y con el tiempo se movieron hacia la tierra. Sin embargo, como la energía en la radiación ultravioleta pudo ser necesaria para formar moléculas orgánicas, su síntesis abiótica disminuyó.

PUNTO CLAVE El ozono (O_3) se forma en la atmósfera superior cuando la radiación ultravioleta del Sol descompone los enlaces dobles de las moléculas de oxígeno.

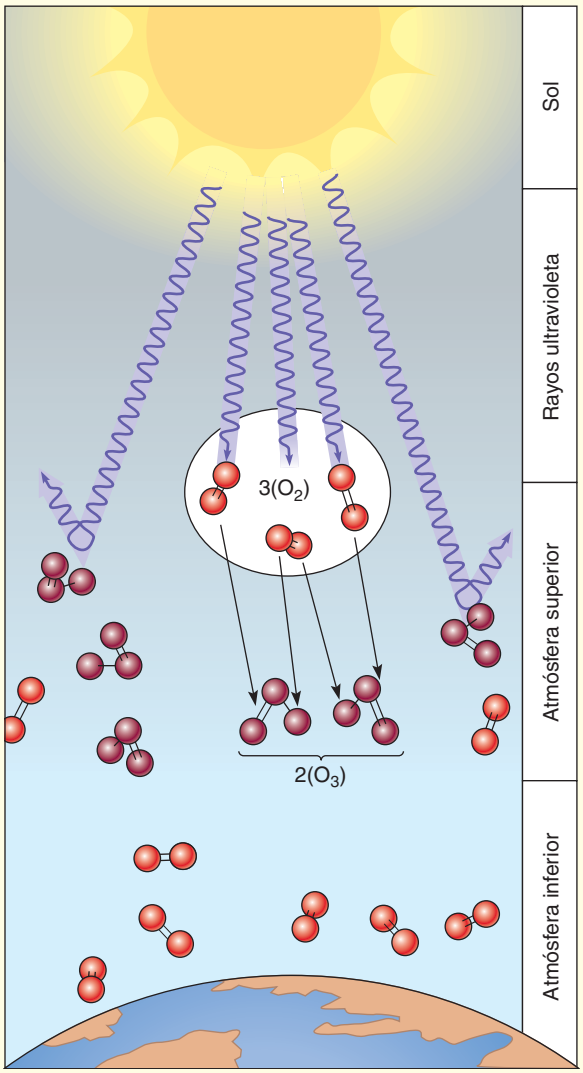


FIGURA 21-7 Formación de ozono

Las células eucariotas descendieron de las células procariotas

Los eucariotas pudieron aparecer en el registro fósil tan temprano como hace 2200 millones de años y la evidencia geoquímica sugiere que estuvieron presentes mucho tiempo antes. En rocas de Australia datadas en 2700 millones de años de antigüedad, se han descubierto *esteranos*, moléculas derivadas de los esteroides. Dado que no se sabe que las bacterias produzcan esteroides, los esteranos pueden ser biomarcadores

para los eucariotas. Dichas rocas antiguas carecen de rastros fósiles de organismos antiguos porque han estado expuestas desde entonces a calor y presión que destruiría cualquier célula fosilizada. Sin embargo, los esteranos son muy estables en la presencia de calor y presión.

Los eucariotas surgieron a partir de los procariotas. Recuerde del capítulo 4 que las células arqueas y bacteriales carecen de envolturas nucleares, así como de otros organelos membranosos como mitocondrias y cloroplastos. ¿Cómo surgieron estos organelos? De acuerdo con la hipótesis de **endosimbiosis en serie**, los organelos como mitocondrias y cloroplastos pudieron originarse a partir de relaciones simbióticas mutuamente ventajosas entre dos organismos procariotas (**FIGURA 21-8**). Tal parece que los cloroplastos evolucionaron a partir de bacterias fotosintéticas (cianobacterias) que vivieron dentro de células heterótrofas más grandes, mientras se presume que las micotondrias evolucionaron a partir de bacterias aerobias (acaso antiguas bacterias púrpuras) que vivieron dentro de células anaerobias más grandes. Por ende, las primeras células eucariotas eran ensamblajes de procariotas que antes tenían vida libre.

¿Cómo estas bacterias llegaron a ser **endosimbiontes**, que son organismos que viven de manera simbiótica dentro de una célula huésped? Originalmente, la célula huésped pudo ingerirlas, mas no digerirlas. Una vez incorporadas, pudieron sobrevivir y reproducirse junto con la célula huésped de modo que las generaciones futuras del huésped también contenían endosimbiontes. Entre estos dos organismos evolucionó una relación mutualista, en la que cada uno aportó algo al otro. Con el tiempo, el endosimbionte perdió la capacidad de existir afuera de su huésped y la célula huésped perdió la capacidad para sobrevivir sin su endosimbionte. Esta hipótesis estipula que cada uno de estos socios llevó a la relación algo que le hacía falta al otro. Por ejemplo, las mitocondrias brindaron la habilidad para realizar la respiración aeróbica de la que carecía la célula huésped anaerobia original. Los cloroplastos brindan la habilidad para usar una fuente de carbono simple (CO_2) para producir las moléculas orgánicas necesarias. La célula huésped brinda a los endosimbiontes un ambiente seguro y materias primas o nutrientes.

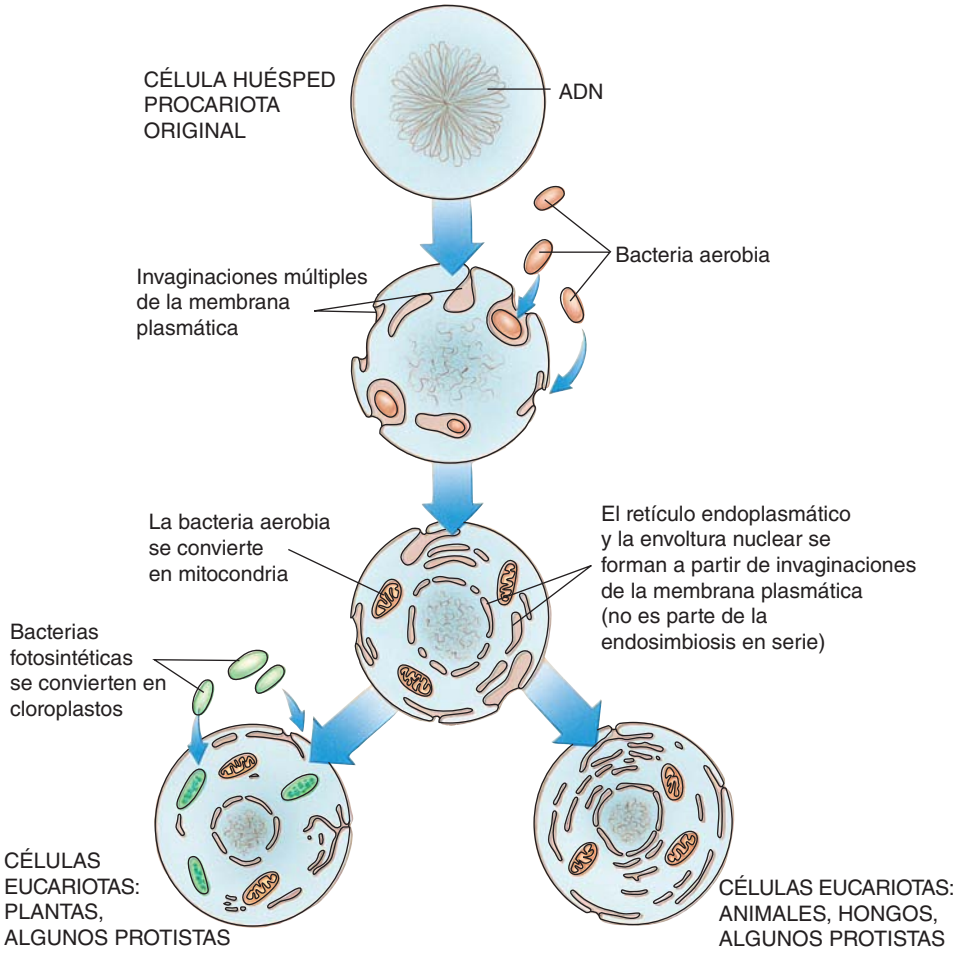


FIGURA 21-8 ***Animada*** **Endosimbiosis en serie**

La principal evidencia en favor de la endosimbiosis en serie es que mitocondrias y cloroplastos poseen parte de (aunque no todo) su propio material genético y componentes de traducción. Ellos tienen su propio ADN (como una molécula circular similar a la de las arqueas y bacterias; se estudia en el capítulo 25) y sus propios ribosomas (que parecen bacteriales más que eucariotas). Mitocondrias y cloroplastos también poseen parte de la maquinaria para la síntesis de proteínas, incluidas moléculas de ARNt, y sintetizan proteínas limitadamente e independiente del núcleo. Sin embargo, es posible intoxicar mitocondrias y cloroplastos con un antibiótico que afecta a las bacterias mas no a las células eucariotas. Como se estudió en el capítulo 4, membranas dobles envuelven a mitocondrias y cloroplastos. La membrana exterior aparentemente se desarrolló a partir de invaginación (plegamiento hacia adentro) de la membrana plasmática de la célula huésped, mientras que la membrana interior se derivó de la membrana plasmática del endosimbionte. (La endosimbiosis en serie se estudia con mayor detalle en el capítulo 26).

En la actualidad existen muchas relaciones endosimbióticas. Muchos corales tienen algas que viven como endosimbiontes dentro de sus células (vea la figura 54-12). Protozoarios (*Myxotricha paradoxa*) viven simbióticamente en el intestino de las termitas; a su vez, muchos endosimbiontes diferentes, incluidas bacterias espiroquetas, se unen a protozoarios y funcionan como flagelos con forma de látigo que permiten el movimiento del protozoario.

Aunque mucha evidencia apoya la endosimbiosis en serie, no explica por completo la evolución de las células eucariotas a partir de las procariotas. Por ejemplo, la endosimbiosis en serie no explica actualmente cómo se produjo una envoltura de doble membrana para rodear al material genético en el núcleo.

Repaso

- ¿Qué grandes pasos probablemente ocurrieron en el origen de las células?
- ¿De qué manera afectó a la vida temprana la presencia de oxígeno molecular en la atmósfera?
- ¿Qué tipos de evidencia apoyan la endosimbiosis en serie?

21.3 LA HISTORIA DE LA VIDA

OBJETIVO DE APRENDIZAJE

6 Describir brevemente los organismos distintivos y los grandes eventos biológicos del período Ediacárico y las eras Paleozoica, Mesozoica y Cenozoica.

La secuencia de eventos biológicos, climáticos y geológicos que constituyen la historia de la vida se registra en rocas y fósiles. Los sedimentos de la corteza terrestre consisten de cinco grandes estratos (capas) de rocas, cada una subdividida en estratos menores, que yacen uno sobre el otro. Muy pocos lugares en la Tierra muestran todas las capas, pero los estratos presentes usualmente aparecen en el orden correcto, con las rocas más jóvenes encima de las más antiguas. Estas hojas de roca se formaron a partir de la acumulación de fango y arena en el fondo de océanos, mares y lagos. Cada capa contiene ciertos **fósiles índice** característicos que identifican los depósitos realizados aproximadamente al mismo tiempo en diferentes partes del mundo.

Los geólogos dividen la historia de la Tierra en unidades de tiempo basadas en grandes eventos geológicos, climáticos y biológicos. Los **eones** son las divisiones más grandes de la escala de tiempo geológico. Los eones se dividen en **eras**; donde existe evidencia fósil, dichas divisiones se basan principalmente en los organismos que caracterizaron a cada era. Las eras se subdividen en **períodos**, que a su vez se componen de épocas.

Se sabe relativamente poco de la Tierra desde sus inicios hace aproximadamente 4600 millones de años y hasta hace 2500 millones de años, una época conocida como **eón Arcaico** (**TABLA 21-1**). La vida se originó en la Tierra durante el eón Arcaico. Los signos de vida datan de hace 3500 millones de años. No hay mucha evidencia física disponible porque las rocas del eón Arcaico, al ser extremadamente antiguas, están enterradas muy profundo en la mayor parte del mundo. Rocas antiguas se exponen en pocos lugares, incluido el fondo del Gran Cañón y a lo largo de las costas del lago Superior. Muchas formaciones de roca arcaica revelan lo que parecen ser microfósiles de cianobacterias y otras bacterias.

Rocas del período Ediacárico contienen fósiles de células y animales simples

La parte de tiempo desde hace 2500 millones de años hasta 542 millones de años se conoce como **eón Proterozoico**. Este enorme lapso de tiempo se estudia con más facilidad que el anterior eón Arcaico porque las rocas están menos alteradas por el calor y la presión. La vida al comienzo del eón Proterozoico consistió de procariotas como las cianobacterias. Los estromatolitos eran abundantes. Hace aproximadamente 2200 millones de años aparecieron las primeras células eucariotas. Hacia el final del eón Proterozoico la multicelularidad era evidente en los abundantes fósiles de pequeños animales invertebrados de cuerpo blando.

El **período Ediacárico**, desde hace 600 millones de años hasta 542 millones de años, es el último período (más reciente) del eón Proterozoico. Se le llama así por los depósitos fósiles en Ediacara Hills en el sur de Australia, aunque los fósiles ediacáricos también se encuentran en Newfoundland, las montañas Mackenzie del noroeste de Canadá, la formación Doushantuo de China y otras ubicaciones. En la actualidad se han identificado y descrito más de 270 especies ediacáricas.

Los fósiles ediacáricos son los más antiguos conocidos de animales multicelulares (**FIGURA 21-9**). Los expertos todavía no identifican a todos los animales simples de cuerpo blando encontrados en Ediacara Hills y en otros sitios. Algunos paleontólogos interpretan muchos de estos fósiles como esponjas, medusas, corales y ctenóforos tempranos; sin embargo, otros científicos consideran que los animales ediacáricos no eran ancestros de las especies modernas, sino que más bien se extinguieron al final del período Ediacárico.

Chase Studio/Photo Researchers, Inc.

FIGURA 21-9 Reconstrucción de vida en un mar ediacárico
Los organismos que se muestran aquí se basan en fósiles de Ediacara Hills del sur de Australia, aunque se han encontrado asociaciones similares en rocas ediacáricas de cada continente, excepto la Antártida. Se muestran organismos que algunos científicos interpretan como medusas, gusanos planos, algas y organismos con forma de álabe similares en apariencia a corales blandos.

Una diversidad de organismos evolucionó durante la era Paleozoica

La **era Paleozoica** comenzó hace aproximadamente 542 millones de años y duró hasta hace alrededor de 291 millones de años. Se divide en seis períodos: Cámbrico, Ordovícico, Silúrico, Devónico, Carbonífero y Pérmico.

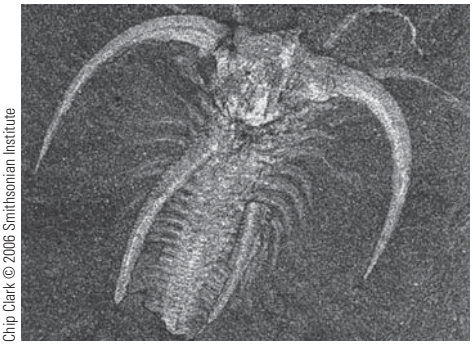
Rocas ricas en fósiles representan la subdivisión más antigua de la era Paleozoica, el **período Cámbrico**. Durante aproximadamente 40 millones de años, la evolución tuvo tanto auge, con la súbita aparición de muchas nuevas estructuras corporales animales, que a este período se le llama **radiación cámbrica** o, de manera más informal, *explosión cámbrica*. En sedimentos marinos están presentes fósiles de todos los filos de animales contemporáneos, junto con muchos extraños filos extintos. El lecho marino estaba cubierto con esponjas, corales, lirios marinos, estrellas de mar, caracoles, bivalvos parecidos a almejas, cefalópodos primitivos parecidos a pulpos, braquiópodos y trilobites (vea la figura 31-26). Además, pequeños vertebrados (peces cartilaginosos) se establecieron en el ambiente marino.

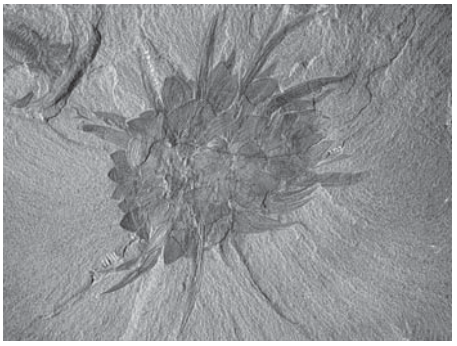
Los científicos no han determinado los factores responsables de la radiación cámbrica, un período sin precedentes en la historia evolutiva de la vida. Existe cierta evidencia de que las concentraciones de oxígeno, que continuaron aumentando gradualmente en la atmósfera, traspasaron cierto umbral crítico más tarde en el eón Proterozoico. Los científicos que defienden la *hipótesis del enriquecimiento de oxígeno* destacan que, hasta finales del eón Proterozoico, la Tierra no tuvo suficiente oxígeno para sostener animales más grandes. Los sitios fósiles más importantes que documentan la radiación cámbrica son el **sitio Chengjiang** en China (para fósiles del Cámbrico temprano) y **Burgess Shale** en Columbia Británica (para fósiles del Cámbrico medio) (**FIGURA 21-10**).

TABLA 21-1 Algunos eventos biológicos importantes en el tiempo geológico

Eón	Era	Período	Época	Tiempo*	Algunos eventos biológicos importantes
Fanerozoico	Cenozoica	Cuaternario	Holoceno	(hace 10,000 años)	Declive de algunas plantas leñosas, origen de plantas herbáceas, era del *Homo sapiens*
			Pleistoceno	2.6 ma	Extinción de algunas especies vegetales, extinción de muchos grandes mamíferos al final
		Neógeno	Plioceno	5 ma	Expansión de pastizales y desiertos, muchos animales de pastoreo
			Mioceno	23 ma	Continúa la diversificación de las plantas con flores, diversidad de aves cantoras y mamíferos de pastoreo
		Paleógeno	Oligoceno	34 ma	Dispersión de bosques, aparecen los simios, están representadas familias de mamíferos contemporáneos
			Eoceno	56 ma	Dominio de plantas con flores, aparición y diversificación de mamíferos modernos, aparecen órdenes de aves modernas
			Paleoceno	66 ma	Dispersión de vegetación semitropical (plantas con flores y coníferas), diversificación de mamíferos primitivos
	Mesozoica	Cretácico		146 ma	Surgimiento de plantas con flores, los dinosaurios alcanzan su máximo, luego se extinguen al final; extinción de aves dentadas
		Jurásico		200 ma	Gimnospermas comunes, grandes dinosaurios, primeras aves dentadas
		Triásico		251 ma	Dominio de gimnospermas, helechos comunes, primeros dinosaurios, primeros mamíferos
	Paleozoica	Pérmico		299 ma	Diversificación de coníferas, aparición de cicadofitas, aparecen insectos modernos, reptiles parecidos a mamíferos, extinción de muchos invertebrados y vertebrados al final del Pérmico
		Carbonífero		359 ma	Bosques de helechos, licopodios, colas de caballo y gimnospermas; muchas formas de insectos; diversificación de anfibios antiguos; primeros reptiles
		Devónico		416 ma	Bosques de helechos, licopodios, colas de caballo y gimnospermas; aparecen insectos sin alas, aparecen y se diversifican peces con mandíbulas, aparecen anfibios
		Silúrico		444 ma	Aparecen plantas vasculares, son comunes los arrecifes de coral, diversificación de peces sin mandíbulas, artrópodos terrestres
		Ordovícico		488 ma	Esporas fósiles de plantas terrestres (¿briofitas?), dominio de invertebrados, aparecen los arrecifes de coral, aparecen los primeros peces
		Cámbrico		542 ma	Bacterias y cianobacterias, algas, hongos, época de invertebrados marinos, primeros cordados
Proterozoico		Ediacárico		600 ma	Diversificación de algas e invertebrados de cuerpo blando
		Proterozoico temprano		2500 ma	Evolución de eucariotas
Arcaico				4600 ma	Rocas más antiguas conocidas, evolución de procariotas, comienza a aumentar el oxígeno atmosférico

*Tiempo desde el comienzo del eón, período o época hasta el presente (millones de años).





Ambas: National Museum of Natural History, Cortesía de Chip Clark © 2006 Smithsonian Institute

(a) *Marrella splendens* fue un pequeño artrópodo con 26 segmentos corporales. Es el artrópodo fósil más abundante encontrado en Burgess Shale.

(b) *Wiwaxia* fue un gusano marino cubierto con cerdas que tenía una relación distante con las lombrices terrestres. Tenía armadura escamosa y espinas parecidas a agujas para su protección.

FIGURA 21-10 Fósiles desde la radiación cámbrica

Estos fósiles se descubrieron en Burgess Shale en las Rocosas canadienses de Columbia Británica.

De acuerdo con los geólogos, los mares gradualmente inundaron los continentes durante el período Cámbrico. En el **período Ordovícico**, mucha tierra estuvo cubierto por mares poco profundos, en los que hubo otra explosión de diversificación evolutiva, aunque no tan dramática como la radiación cámbrica. Los mares ordovícicos estaban habitados por cefalópodos gigantes, animales parecidos a pulpos con caparazones rectos de 5 a 7 m de largo y 30 cm de diámetro. Los arrecifes de coral aparecieron por primera vez durante este período, así como pequeños peces sin mandíbulas y armaduras óseas llamados *ostracodermos* (**FIGURA 21-11**). Al carecer de mandíbulas, estos peces usualmente tenían aberturas bucales redondas o parecidas a rendijas que podían succionar pequeñas partículas de alimento del agua o sacar desechos orgánicos del fondo. Los depósitos ordovícicos también contenían esporas fósiles de plantas terrestres, lo que sugiere el comienzo de la colonización de la tierra.

Durante el **período Silúrico** los peces sin mandíbulas se diversificaron considerablemente y aparecieron los primeros peces con mandíbulas. Evidencia definitiva de dos formas de vida de gran significado biológico aparecieron en el período Silúrico: las plantas terrestres y los animales que respiran aire. La evolución de las plantas permitió a los animales colonizar la tierra porque las plantas les proporcionaron a los primeros animales terrestres alimento y cobijo. Todos los animales terrestres que respiran aire descubiertos en rocas del Silúrico eran artrópodos: milpiés, artrópodos con forma de araña y tal vez ciempiés. Desde una perspectiva ecológica, el flujo de energía de las plantas a los animales pudo ocurrir vía detritos, que son desechos orgánicos de organismos en descomposición, de material vegetal vivo. Los milpiés comen actualmente detritos de plantas y las arañas y ciempiés depredan a milpiés y otros animales.

El **período Devónico** se llama con frecuencia la era de los peces. Este período atestigua la explosiva radiación de los peces con mandíbulas, una adaptación que permitió a los vertebrados masticar y morder. Los *placodermos* acorazados, un grupo extinto de peces con mandíbulas, se diversificó para explotar varios estilos de vida (vea la figura 32-10). En depósitos devónicos aparecen tiburones y los dos tipos predominantes de peces óseos: peces lobulados y peces de aletas radiadas, que dieron origen a los principales órdenes de peces modernos (vea el capítulo 31).

Los ***tiktaalik*** eran una forma transicional entre los peces y los *tetrápodos*, que son vertebrados con cuatro extremidades (vea la figura 32-17). El *tiktaalik* se considera un pez porque tenía escamas y aletas. Sin embargo, como los tetrápodos, el *tiktaalik* tenía un cuello móvil y costillas que encerraban pulmones. Sedimentos del Devónico superior (más reciente) contienen restos fósiles de anfibios parecidos a salamandras (*labyrintodontes*) que con frecuencia eran grandes, con cuellos cortos y colas musculares pesadas. Los insectos sin alas también se originaron en el período Devónico tardío.

Las primeras plantas vasculares (plantas con tejido especializado para conducir agua y nutrientes) se diversificaron durante el período Devónico en una explosión evolutiva que rivalizó con la de los animales durante la radiación cámbrica. Con excepción de las plantas con flores, todos los principales grupos de plantas aparecieron durante el período Devónico. Proliferaron bosques de helechos, licopodios, colas de caballo y helechos de semillas (un grupo extinto de plantas antiguas que tenían follaje parecido al del helecho pero se reproducían mediante la formación de semillas).

El **período Carbonífero** se llama así por los grandes bosques pantanosos cuyos restos perduran en la actualidad como grandes depósitos de carbón. Gran parte de la tierra durante esta época estuvo cubierta con pantanos bajos llenos con colas de caballo, licopodios, helechos, helechos de semillas y gimnospermas, que son plantas que producen semillas como las coníferas (**FIGURA 21-12**). Los anfibios, que experimentaron una **radiación adaptativa** y explotaron ecosistemas tanto acuáticos como terrestres, fueron los carnívoros terrestres dominantes del período Carbonífero. Aparecieron por primera vez los reptiles y divergieron hasta formar dos líneas principales en esta época. Una de ellas consistió principalmente de lagartijas insectívoras (comedoras de insectos) pequeñas y de tamaño medio; esta línea más tarde condujo a lagartijas, serpientes, cocodrilos, dinosaurios y aves. La otra línea reptil condujo a un grupo diverso de reptiles parecidos a mamíferos del Pérmico y el Mesozoico temprano. En el período Carbonífero aparecieron dos grupos de insectos alados: cucarachas y libélulas.

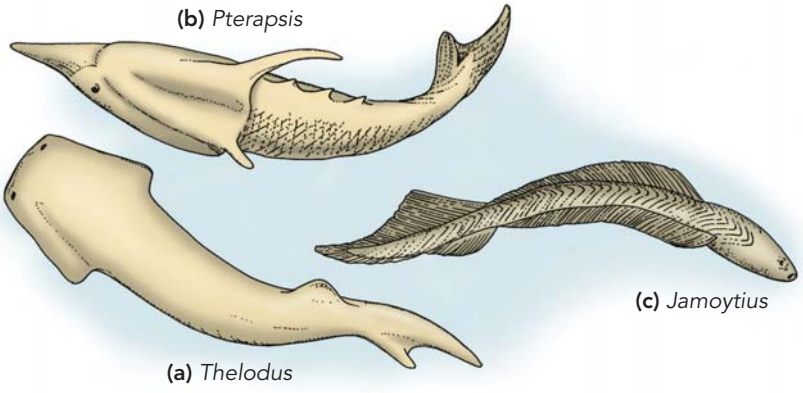


FIGURA 21-11 Ostracodermos

Los ostracodermos, primitivos peces sin mandíbulas que vivieron en los períodos Ordovícico, Silúrico y Devónico, variaban de 10 a 50 cm de longitud.

Field Museum of Natural History, Chicago, No. GE085638c

FIGURA 21-12 Reconstrucción de un bosque carbonífero
Las plantas de este período incluyeron helechos gigantes, colas de caballo, licopodios, helechos de semillas y gimnospermas primitivas.

Los anfibios conservaron su importancia durante el **período Pérmico**, pero ya no fueron más los carnívoros dominantes en los ecosistemas terrestres. Durante el período Pérmico los reptiles se diversificaron y dominaron los estilos de vida terrestres tanto carnívoros como herbívoros. Un importante grupo de reptiles parecidos a mamíferos, que se originaron en el Pérmico y se extendieron hacia la era Mesozoica, fueron los *terápsidos*, un grupo que incluía al ancestro de los mamíferos (vea la figura 32-24). Durante el período Pérmico, las plantas con semillas se diversificaron y dominaron la mayoría de las comunidades vegetales. Las coníferas que producen piñas se dispersaron ampliamente y aparecieron las cicadofitas (plantas con coronas de hojas parecidas a las de los helechos y grandes conos que contienen semillas) y los ginkgos (árboles con hojas en forma de abanico y semillas carnosas expuestas).

La mayor **extinción en masa** de todos los tiempos ocurrió al final de la era Paleozoica, entre los períodos Pérmico y Triásico, hace 251 millones de años. Más de 90% de todas las especies marinas existentes se extinguieron en esa época, así como más de 70% de los géneros de vertebrados que vivían en tierra. También hay evidencia de una gran extinción de plantas. Se han sugerido muchas causas para la extinción en masa del Pérmico tardío, desde impactos de meteoros a calentamiento global o cambios en la química de los océanos. Sin importar la causa, la evidencia sugiere que la extinción ocurrió de manera global en un período muy comprimido, dentro de pocos cientos de miles de años. Éste es un período extremadamente corto en la escala del tiempo geológico y sugiere que algún tipo de evento catastrófico causó la extinción en masa.

Dinosaurios y otros reptiles dominaron la era Mesozoica

La **era Mesozoica** comenzó hace alrededor de 251 millones de años y duró unos 185 millones de años. se dividió en los períodos Triásico, Jurásico y Cretácico. En todo el mundo existen depósitos fósiles de la era Mesozoica. Entre los sitios notables se encuentra la **formación Yixian** en el noreste de China, la caliza Solnhofen en Alemania, el noroeste de Patagonia en Argentina, el Sahara en el Níger central, las Badlands en Dakota del Sur y otros sitios en el occidente de América del Norte.

La característica sobresaliente de la era Mesozoica es el origen, diferenciación y al final de cuentas la extinción de gran variedad de reptiles. Por esta razón, la era Mesozoica se conoce comúnmente como la era de los reptiles. La mayoría de los órdenes modernos de insectos apareció durante la era Mesozoica. Caracoles y bivalvos (almejas y sus parientes) aumentaron en número y diversidad, y los erizos de mar alcanzaron su máxima diversidad. Desde un punto de vista botánico, la era Mesozoica estuvo dominada por gimnospermas hasta el período Cretácico medio, cuando comenzó la diversificación de las plantas con flores.

Durante el **período Triásico**, los reptiles experimentaron una radiación adaptativa que condujo a la formación de muchos grupos. En tierra, los grupos triásicos dominantes fueron los terápsidos parecidos a mamíferos que variaban desde insectívoros (reptiles comedores de insectos) de tamaño pequeño hasta herbívoros (reptiles comedores de plantas) moderadamente grandes y un diverso grupo de *tecodontes*, primitivos "reptiles dominantes", que ante todo eran carnívoros. Los tecodontes son los reptiles ancestrales que dieron origen a cocodrilos, reptiles voladores, dinosaurios y aves.

En el océano, durante el período Triásico, aparecieron varios importantes grupos de reptiles marinos, los plesiosaurios e ictiosaurios. Los *plesiosaurios* tenían cuerpos de hasta 15 m de largo y aletas con forma de álabe. Los *ictiosaurios* tenían cuerpos que superficialmente se parecían a los de los tiburones o marsopas, con cuellos cortos, grandes aletas dorsales y colas tipo tiburón (**FIGURA 21-13**). Los ictiosaurios tenían ojos muy grandes, que les ayudaban a ver al nadar a profundidades de 500 m o más.

Los *pterosaurios*, los primeros reptiles voladores, aparecieron y experimentaron considerable diversificación durante la era Mesozoica (**FIGURA 21-14**). Este grupo produjo algunas formas bastante espectacu-

© John Sibbick

FIGURA 21-13 Ictiosaurio

Brachyptergius (también conocido por el género *Grendelius*) fue un ictiosaurio que superficialmente parecía tiburón o marsopa. Tenía dientes grandes y fuertes mandíbulas, y medía alrededor de 4 m de largo.

© John Sibbick

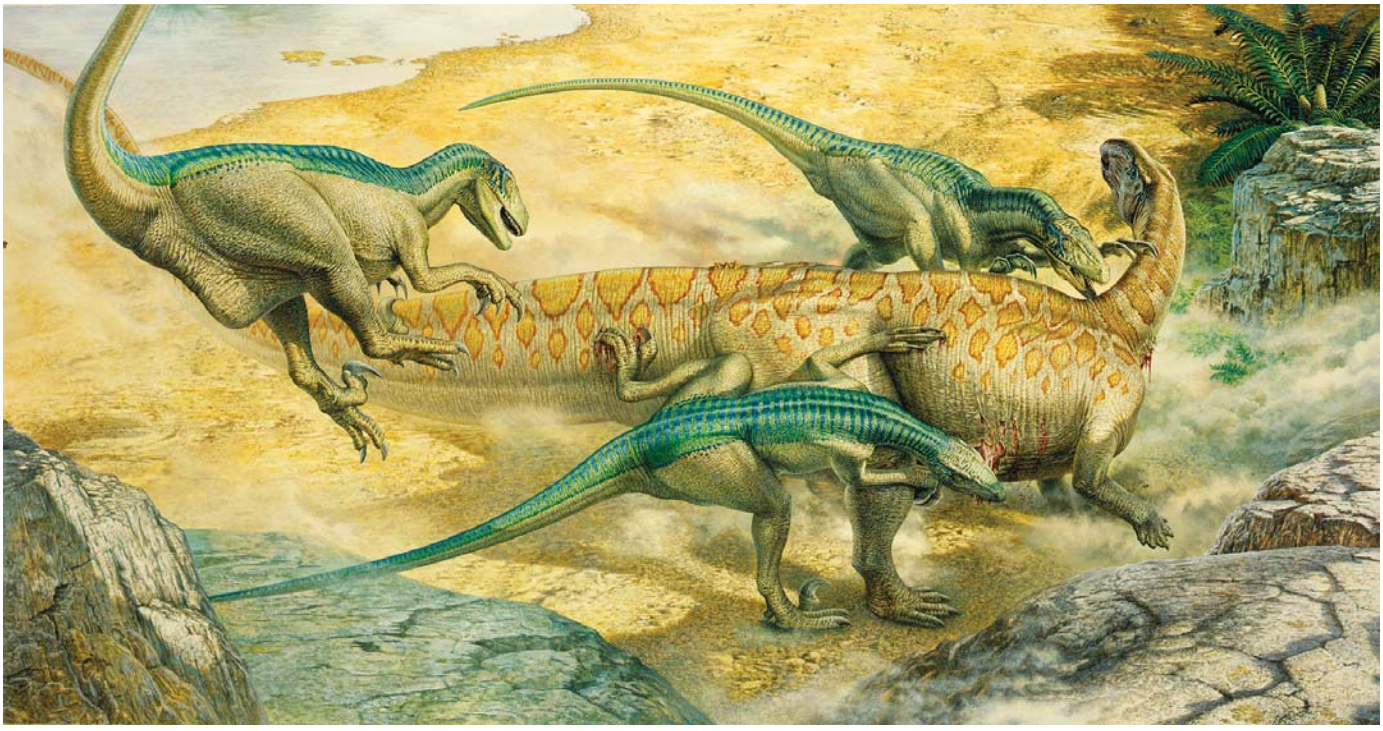
FIGURA 21-14 Pterosaurio

Aquí se muestran el *Peteinosaurus* (*izquierda*), con una envergadura de 60 cm, y el *Eudimorphodon* (*en segundo plano a la derecha*), con una envergadura de 75 cm. Ambas especies tenían largos dientes afilados para capturar insectos o peces mientras volaban.

lares, de manera muy notable el gigante *Quetzalcoatlus*, que a partir de fósiles cretácicos fragmentarios en Texas se sabe tenía una envergadura de 11 a 15 m. Las alas del pterosaurio eran membranas coriáceas de piel que estaban sostenidas por un alargado hueso del cuarto dedo. Desde los otros dedos se extendían garras.

Los primeros mamíferos en aparecer en el período Triásico eran pequeños insectívoros que evolucionaron a partir de los terápsidos parecidos a mamíferos. Los mamíferos se diversificaron en una variedad de insectívoros nocturnos, pequeños en su mayoría, durante el resto de la era Mesozoica, con la aparición de mamíferos marsupiales y placentarios más tarde en la misma era.

Durante los **períodos Jurásico** y **Cretácico**, aparecieron cocodrilos, lagartijas, serpientes y aves, y los dinosaurios se diversificaron de manera dramática (**FIGURA 21-15**). Los *mosasaurios*, un grupo de lagartijas,



© John Sibbick

FIGURA 21-15 Dinosaurios

Tres dinosaurios *Deinonychus* atacan a un *Tenontosaurus* más grande. El nombre *Deinonychus* significa "garra terrible" y se refiere a la gran garra afilada en el segundo dígito de sus patas traseras. Los dinosaurios *Deinonychus* eran depredadores pequeños (3 m de largo) pero temibles que cazaban en manada. Los *Tenontosaurus* adultos llegaban a medir hasta 7.5 m.

eran grandes depredadores marinos voraces durante el período Cretácico tardío. Los mosasaurios, ya extintos, alcanzaban longitudes de 10 m o más.

La radiación evolutiva de los dinosaurios se extendió desde un linaje hasta varias docenas que ecológicamente llenaron varias zonas adaptativas. Los dinosaurios se colocan en dos grupos principales con base en la estructura de su hueso pélvico: los *saurisquios* y los *ornitisquios* (**FIGURA 21-16**). Algunos saurisquios eran formas rápidas, bípedas (que caminan en dos patas) que iban desde los que tenían el tamaño de un perro hasta los representantes máximos de este grupo, los gigantescos carnívoros del período Cretácico: *Tyrannosaurus, Giganotosaurus* y *Carcharodontosaurus*. Otros saurisquios eran enormes dinosaurios cuadrúpedos (que caminaban en cuatro patas) que comían plantas. Algunos de éstos fueron los mayores animales terrestres que hayan vivido jamás, incluido el *Argentinosaurus*, con una longitud estimada de 30 m y un peso estimado de 72 a 90 toneladas métricas (80 a 100 tons).

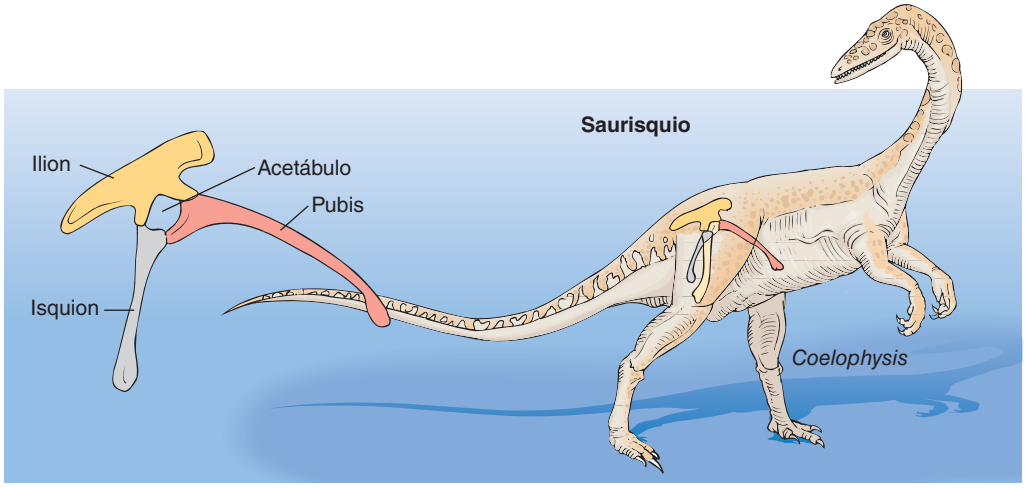
El otro grupo de dinosaurios, los ornitisquios, eran completamente herbívoros y aunque algunos eran bípedos, la mayoría eran cuadrúpedos. Algunos no tenían dientes frontales y poseían gruesos picos córneos parecidos a los de las aves. En algunas especies dichos picos eran anchos y parecidos a los de los patos, de ahí el nombre común de *dinosaurios pico de pato*. Otros ornitisquios tenían grandes placas de armadura, posiblemente como protección contra saurisquios carnívoros. Por ejemplo, los *Ankylosaurus* tenían un cuerpo ancho y plano cubierto con placas de armadura (en realidad escamas óseas incrustadas en la piel) y grandes púas que se proyectaban desde los costados.

Durante las décadas pasadas los científicos han reconsiderado muchas ideas tradicionales acerca de los dinosaurios y ya no consideran que todos eran monstruos de sangre fría y movimientos lentos que habitaban los pantanos. Evidencia reciente sugiere que al menos algunos eran de sangre caliente, ágiles y capaces de moverse muy rápido. Al parecer, muchos dinosaurios tenían complejos comportamientos sociales, incluidos rituales de cortejo y cuidado paterno de sus jóvenes. Algunas especies vivían en grupos sociales y cazaban en manadas.

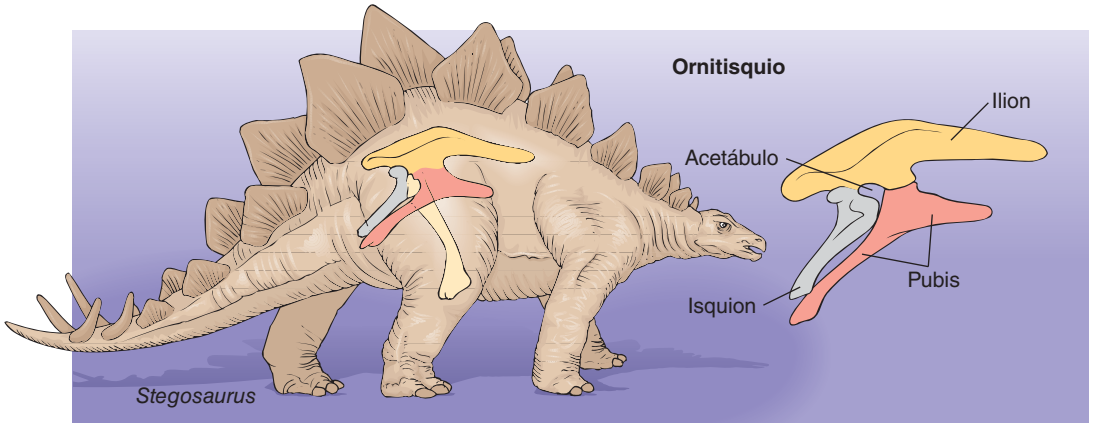
Las aves aparecieron hacia el período Jurásico tardío y la evidencia fósil indica que evolucionaron directamente de dinosaurios saurisquios (vea *Preguntas acerca de: El origen del vuelo en las aves*). El *Archaeopteryx*, el ave más antigua conocida en el registro fósil, vivió hace alrededor de 150 millones de años (vea la figura 32-22b). Tenía más o menos el tamaño de una paloma y poseía alas más bien débiles que usaba para planear en lugar de volar de manera activa. Aunque el *Archaeopteryx* se considera un ave, tenía muchas características de reptil, incluida una boca llena de dientes y una larga cola ósea.

Miles de aves fósiles bien preservadas se han encontrado en depósitos del Cretácico temprano en China. En ellas se incluye el *Sinornis*, un ave del tamaño de un loro con 135 millones de años de antigüedad, capaz de posarse en una rama, y el *Confuciusornis*, del tamaño de una urraca, el ave más primitiva conocida, con un pico sin dientes. El *Confuciusornis* puede datarse con una antigüedad de hasta 142 millones de años.

Al final del período Cretácico, hace 66 millones de años, dinosaurios, pterosaurios y muchos otros animales se extinguieron de manera abrupta. Muchas gimnospermas, con excepción de las coníferas, también perecieron. La evidencia sugiere que una colisión catastrófica de un gran cuerpo extraterrestre con la Tierra cambió dramáticamente el clima al final del período Cretácico. Parte de la evidencia es una delgada banda de arcilla negra, con una alta concentración de iridio, ubicada entre sedimentos del Mesozoico y el Cenozoico en más de 200 sitios alrededor del mundo. El iridio es raro en la Tierra pero abundante en los meteoritos. La fuerza del impacto habría llevado el iridio a la atmósfera, para depositarse más tarde en la tierra mediante precipitación.



(a) La pelvis saurisquia. Observe la abertura (acetábulo), un rasgo que no poseen los vertebrados cuadrúpedos distintos a los dinosaurios.



(b) La pelvis ornitisquia. Observe que tiene el orificio en el acetábulo, pero difiere de la pelvis saurisquia en que tiene una extensión del pubis dirigida hacia atrás.

FIGURA 21-16 Dinosaurios saurisquios y ornitisquios
En cada figura de dinosaurio, el fémur amarillo claro se muestra en relación con el hueso pélvico.

Preguntas acerca de

EL ORIGEN DEL VUELO EN LAS AVES

¿Se sabe cómo evolucionaron las aves? La evolución de las aves podría ser uno de los capítulos más interesantes en la historia de la vida en la Tierra. Dada la sustancial evidencia fósil, la mayoría de los paleontólogos concluyen que los ancestros de las aves fueron los dinosaurios, específicamente los *dromaeosauros*, un grupo de terópodos terrestres bípedos (saurisquios carnívoros). A partir de 1997 los paleontólogos realizaron varios descubrimientos de dinosaurios fósiles con plumas, lo que indica que éstas aparecieron antes que las aves. Los científicos creen que las plumas evolucionaron como una de una serie de novedades evolutivas o **preadaptaciones** (vea el capítulo 20). Las primeras plumas pudieron ofrecer aislamiento térmico, pero después se modificaron para el vuelo.

Una vez que los dinosaurios y las primeras aves tuvieron plumas, ¿cómo volaron? ¿Los animales arborícolas planearon como un paso intermedio en el vuelo de las aves, o los animales terrestres batieron sus alas y corrieron para tener el impulso y la sustentación para el despegue? La pregunta acerca de cómo se originó el vuelo en las aves ha intrigado a los biólogos durante más de un siglo. En 1915 el zoólogo estadounidense William Beebe planteó la hipótesis de que los ancestros de las aves probablemente eran planeadores arborícolas que tenían plumas en las cuatro extremidades.[1] Puesto que ninguna evidencia fósil apoya esta sugerencia, los científicos no la consideraron con seriedad en la época.

Casi un siglo después, en 2003, un grupo de paleontólogos chinos anunció el descubrimiento de dos fósiles casi completos de los organismos que Beebe supuso.[2] Los fósiles de un pequeño dromaeosaurio emplumado se descubrieron en la provincia Liaoning en el noreste de China. El dinosaurio, *Microraptor gui*, tenía plumas en las extremidades delanteras y posteriores, así como en su larga cola (vea la figura). Era pequeño (77 cm de longitud, incluida la cola) y parecía estar adaptado a la vida en los árboles. Las plumas del *M. gui* eran similares a las de las aves modernas. Plumas suaves cubrían el cuerpo y cada extremidad tenía alrededor de 12 plumas de vuelo "primarias" y aproximadamente 18 plumas "secundarias" más cortas. Las plumas de vuelo del *Microraptor gui* eran asimétricas, una característica asociada con el vuelo o planeo de las aves modernas. Las plumas primarias y secundarias seguían un patrón similar en las extremidades delanteras y traseras, y este patrón se parece al de las aves modernas. En parte porque el esternón del *M. gui* no estaba estructurado para unirse a largos músculos de vuelo, el dinosaurio probablemente planeaba en lugar de batir sus alas.

Portia Sloan

El *Microraptor gui*, que tiene aproximadamente 126 millones de años de edad, no es un ancestro directo de las aves. Las aves ya habían evolucionado cuando el *M. gui* existió. Las primeras aves conocidas, *Archaeopteryx*, vivieron hace aproximadamente 150 millones de años y por tanto precedieron al *M. gui* en más o menos 25 millones de años. Se considera que el *Microraptor gui* evolucionó a partir de un *miembro basal;* esto es, una rama evolutiva más temprana, del ancestro más reciente del *Archaeopteryx* y otras aves. Como el *M. gui*, los tempranos dinosaurios emplumados quizá fueron organismos de cuatro alas que vivieron y planearon en los árboles.

Durante el curso de la evolución de las aves, las extremidades posteriores emplumadas pudieron reducirse y a la larga perderse. Sin embargo, una hipótesis alternativa es que las extremidades emplumadas pudieron ser un experimento evolutivo fallido restringido a dromaeosaurios y que no fue importante como paso intermedio en la evolución de las aves. Un mayor análisis del *M. gui* y futuros descubrimientos de fósiles de dromaeosaurios más tempranos pueden arrojar cierta luz acerca de la importancia de las extremidades posteriores emplumadas.

El *Microraptor gui* ofrece a paleontólogos y biólogos mucho por considerar en la transición evolutiva de dinosaurios a aves. Los científicos seguirán estudiando y debatiendo la evolución del vuelo en las aves durante muchos años.

[1]Beebe, W. H. "A Tetrapteryx Stage in the Ancestry of Birds". *Zoologica*, vol. 2, 1915.

[2]Xu, X., Z. Zhou, X. Wang, X. Kuang, F. Zhang y X. Du. "Four-Winged Dinosaurs from China". *Nature*, vol. 421, 23 de enero de 2003.

El cráter Chicxulub, enterrado bajo la península de Yucatán en México, es el sitio aparente de esta colisión. El impacto produjo tsunamis gigantes (olas marinas) que depositaron materiales del cuerpo extraterrestre alrededor del perímetro del Golfo de México, desde Alabama hasta Guatemala. Pudo provocar incendios forestales globales y enormes nubes de humo y polvo que redujeron las temperaturas globales durante muchos años.

Aunque los científicos aceptan ampliamente que una colisión con un cuerpo extraterrestre ocurrió hace 66 millones de años, no han alcanzado consenso acerca de los efectos de tal impacto sobre los organismos. La extinción de muchos organismos marinos en el momento del impacto o inmediatamente después de él probablemente fue resultado de la conmoción ambiental que produjo la colisión. Sin embargo, muchas especies de almejas asociadas con la extinción en masa al final del período Cretácico parecen haberse extinguido *antes* del impacto, lo que sugiere que otros factores causaron parte de las extinciones masivas que ocurrieron entonces.

La era Cenozoica es la era de los mamíferos

Con igual justicia la **era Cenozoica** podría llamarse la era de los mamíferos, la era de las aves, la era de los insectos o la era de las plantas con flores. Esta era está marcada por la aparición de todas estas formas en gran variedad y número de especies. La era Cenozoica se extiende desde hace 66 millones de años hasta el presente. Se subdivide en tres períodos: el **período Paleógeno**, que abarca unos 43 millones de años, el **período Neógeno**, que tuvo una duración de 20.4 millones de años y el **período Cuaternario**, que abarca los últimos 2.6 millones de años. El período Paleógeno se subdivide en tres épocas, llamadas, de la más antigua a la más reciente: Paleoceno, Eoceno y Oligoceno. El período

Neógeno se subdivide en dos épocas: Mioceno y Plioceno. El período Cuaternario se subdivide en las épocas Pleistoceno y Holoceno.

Las plantas con flores, que surgieron en el período Cretácico, siguieron diversificándose durante la era Cenozoica. Durante las épocas Paleoceno y Eoceno, los fósiles indican que comunidades vegetales tropicales y semitropicales se extendieron hasta latitudes relativamente altas. Por ejemplo, las palmeras se encuentran en depósitos del Eoceno en Wyoming. Más tarde, en la era Cenozoica, hay evidencia de hábitats más abiertos. Pastizales y sabanas se dispersaron a lo largo de gran parte de América del Norte durante la época Mioceno, con desiertos que se desarrollaron después en las épocas Plioceno y Pleistoceno. Durante la época Pleistoceno, comunidades vegetales cambiaron dinámicamente en respuesta a los climas fluctuantes asociados con los múltiples avances y retrocesos de los glaciares continentales.

Durante la época Eoceno hubo una radiación explosiva de aves que adquirieron adaptaciones para diferentes hábitats. Los paleontólogos plantean la hipótesis de que las mandíbulas y el pico del ave gigante no voladora *Diatryma*, por ejemplo, pudieron adaptarse principalmente para triturar y rebanar vegetación en los bosques, ciénegas y pastizales del Eoceno. Otros paleontólogos plantean la hipótesis de que estas aves gigantes eran carnívoras que mataban o buscaban mamíferos y otros vertebrados (**FIGURA 21-17**).

Durante la época Paleoceno ocurrió una radiación explosiva de mamíferos primitivos. La mayoría de éstos eran pequeños habitantes del bosque que no estaban cercanamente emparentados con los mamíferos modernos. Durante la época Eoceno los mamíferos siguieron divergiendo y aparecieron por primera vez todos los órdenes modernos. De nuevo, muchos de los mamíferos eran pequeños, pero también había algunos herbívoros más grandes.

Durante la época Oligoceno evolucionaron muchas familias modernas de mamíferos, incluidos los primeros simios en África. Muchos linajes mostraron adaptaciones que sugieren un tipo de hábitat más abierto, como pastizal o sabana. Muchos mamíferos eran más grandes y tenían patas más largas para correr, dientes especializados para masticar vegetación gruesa o para depredar animales, y aumento en el tamaño relativo de su cerebro. Los *indricoterios*, por ejemplo, son los parientes extintos de los rinocerontes. Estos mamíferos, que vivieron en las planicies sin césped de Eurasia, se volvieron cada vez más grandes durante la época Oligoceno (**FIGURA 21-18**).

© John Sibbick

FIGURA 21-18 Un mamífero de la época Oligoceno

El *Paraceratherium* era un indricoterio, un pariente sin cuernos de los rinocerontes. Este enorme animal terrestre medía alrededor de 8 m y pesaba aproximadamente de 15 a 20 toneladas. Es probable que comiera hojas y ramas de árboles caducifolios, en gran medida como lo hacen las jirafas modernas.

Los ancestros humanos aparecieron en África durante las épocas Mioceno tardío y Plioceno temprano. *Homo*, el género al que pertenecen los humanos, apareció hace aproximadamente 2.5 millones de años. (La evolución primate, que incluye la evolución humana, se estudia en el capítulo 22).

Las épocas Plioceno y Pleistoceno atestiguaron la introducción de la espectacular fauna de mamíferos grandes en América del Norte y del Sur, incluidos mastodontes, tigres dientes de sable, camellos, perezosos terrestres gigantes y armadillos gigantes. No obstante, muchos de los grandes mamíferos se extinguieron al final de la época Pleistoceno. Esta extinción posiblemente se debió a un cambio climático (la época Pleistoceno estuvo marcada por muchas edades de hielo) o por la influencia de los humanos, que se dispersaron desde África hacia Europa y Asia, y más tarde hacia América del Norte y del Sur al cruzar un puente de tierra entre Siberia y Alaska. La evidencia arqueológica indica que este evento de extinción en masa fue concurrente con la aparición de cazadores humanos.

© John Sibbick

FIGURA 21-17 Un ave de la época Eoceno

El ave no voladora *Diatryma*, que medía 2.1 m de alto y pesaba alrededor de 175 kg, pudo ser un herbívoro o un depredador formidable. En esta imagen, el *Diatryma* capturó un pequeño perisodáctilo parecido a un caballo.

Repaso

- ¿Cuál es el orden de aparición correcto en el registro fósil, a partir de los más primitivos: células eucariotas, organismos multicelulares, células procariotas?
- ¿Cuál es el orden de aparición correcto en el registro fósil, a partir de los más primitivos: reptiles, mamíferos, anfibios, peces?
- ¿Cuál es el orden de aparición correcto en el registro fósil, a partir de los más primitivos: plantas con flores, helechos, gimnospermas?

RESUMEN: ENFOQUE EN LOS OBJETIVOS DE APRENDIZAJE

21.1 *(página 447)*

1 Describir las condiciones que los científicos consideran que existieron en la Tierra primigenia.

- Por lo general, los biólogos están de acuerdo en que la vida se originó a partir de materia no viva mediante **evolución química**. Las hipótesis acerca de la evolución química son comprobables.
- Cuatro requisitos para la evolución química son (1) ausencia de oxígeno, que habría reaccionado con moléculas orgánicas producidas abióticamente oxidándolas; (2) energía para formar moléculas orgánicas; (3) bloques de construcción químicos, incluidos agua, minerales y gases presentes en la atmósfera; y (4) tiempo suficiente para que las moléculas se acumulen y reaccionen.

CENGAGENOW™ **Aprenda más acerca de las condiciones en la Tierra primigenia al hacer clic sobre la figura en CengageNOW.**

2 Contrastar la hipótesis de la sopa prebiótica con la hipótesis del mundo de hierro-azufre.

- Durante la evolución química, pequeñas moléculas orgánicas se formaron espontáneamente y se acumularon. La **hipótesis de la sopa prebiótica** propone que las moléculas orgánicas se formaron cerca de la superficie de la Tierra en un "mar de sopa orgánica" o sobre superficies de roca o arcilla. La **hipótesis del mundo de hierro-azufre** sugiere que las moléculas orgánicas se produjeron en **respiraderos hidrotérmicos**, grietas en el lecho marino.

CENGAGENOW™ **Observe el desarrollo del experimento de Miller-Urey al hacer clic sobre la figura en CengageNOW.**

21.2 *(página 449)*

3 Destacar los principales pasos que se considera ocurrieron en el origen de las células.

- Después de que pequeñas moléculas orgánicas se formaron y acumularon, se arreglaron en macromoléculas. Los ensamblajes de macromoléculas se llaman **protobiontes** formados a partir de macromoléculas. Las células surgieron a partir de protobiontes.
- De acuerdo con un modelo conocido como **mundo de ARN**, el ARN fue la primera molécula de información en evolucionar en la progresión hacia una célula autosustentable y autorreproductora. La selección natural en el ámbito molecular resultó a la larga en la secuencia de información ADN ⟶ ARN ⟶ proteína.

4 Explicar cómo la evolución de los autótrofos fotosintéticos afectó tanto a la atmósfera como a otros organismos.

- Las primeras células fueron **heterótrofos** procariotas que obtenían moléculas orgánicas del ambiente. Casi de seguro eran **anaerobias**. Más tarde evolucionaron los **autótrofos**, organismos que producen sus propias moléculas orgánicas mediante fotosíntesis.
- La evolución de la fotosíntesis que genera oxígeno terminó por cambiar la vida primitiva. La acumulación de oxígeno molecular en la atmósfera permitió la evolución de **aerobios**, organismos que podían usar oxígeno para un tipo más eficiente de respiración celular.

5 Describir la hipótesis de la endosimbiosis en serie.

- Las células eucariotas surgieron a partir de células procariotas. De acuerdo con la hipótesis de **endosimbiosis en serie**, ciertos organelos eucariotas (mitocondrias y cloroplastos) evolucionaron a partir de **endosimbiotas** procariontes incorporados dentro de huéspedes procariotas más grandes.

CENGAGENOW™ **Aprenda más acerca de la endosimbiosis en serie al hacer clic sobre la figura en CengageNOW.**

21.3 *(página 455)*

6 Describir brevemente los organismos distintivos y los grandes eventos biológicos del período Ediacárico y las eras Paleozoica, Mesozoica y Cenozoica.

- La vida al comienzo del **eón Proterozoico** (hace 2500 a 542 millones de años) consistió de procariotas. Hace aproximadamente 2200 millones de años aparecieron las primeras células eucariotas. El **período Ediacárico**, de hace 600 a 542 millones de años, es el último período del eón Proterozoico. Los fósiles ediacáricos son los más antiguos conocidos de animales multicelulares. La fauna ediacárica eran pequeños invertebrados de cuerpo blando.
- Durante la **era Paleozoica**, que comenzó hace aproximadamente 524 millones de años y duró más o menos 291 millones de años, aparecieron todos los grandes grupos de plantas, excepto las que producen flores, y todos los filos animales. Surgieron los peces y anfibios, y aparecieron los reptiles. La mayor extinción en masa de todos los tiempos ocurrió al final de la era Paleozoica, hace 251 millones de años. Más de 90% de las especies marinas y 70% de los géneros de vertebrados terrestres se extinguieron, así como muchas especies de plantas.
- La **era Mesozoica** comenzó hace aproximadamente 251 millones de años y duró unos 185 millones de años. Aparecieron las plantas con flores y los reptiles se diversificaron. Los dinosaurios, que descendieron de los primeros reptiles, dominaron. Aparecieron los insectos, las aves y los primeros mamíferos. Al final del período Cretácico, hace 66 millones de años, muchas especies se extinguieron de manera abrupta. La colisión de un gran cuerpo extraterrestre con la Tierra pudo provocar dramáticos cambios climáticos que tuvieron un importante papel en esta extinción en masa.

- En la **era Cenozoica**, que se extiende desde hace 66 millones de años hasta el presente, se diversificaron enormemente las plantas con flores, las aves, los insectos y los mamíferos. Los ancestros humanos aparecieron en África durante las épocas Mioceno tardío y Plioceno temprano.

EVALÚE SU COMPRENSIÓN

1. La energía, la ausencia de oxígeno, los bloques de construcción químicos y el tiempo fueron los requisitos para la (a) evolución química (b) evolución biológica (c) radiación cámbrica (d) el episodio de extinción en masa que ocurrió al final del período Cretácico (e) evolución dirigida

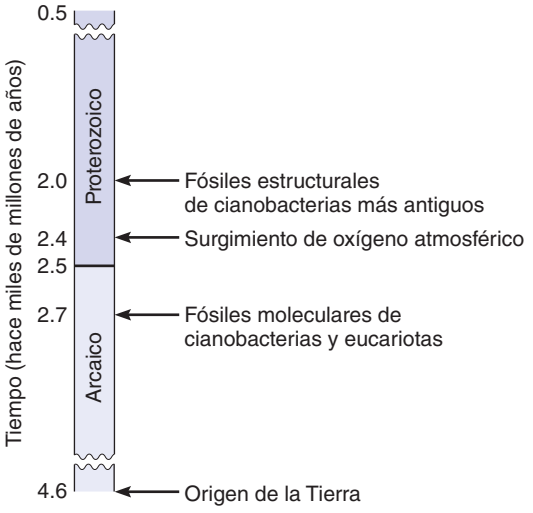
2. Muchos científicos consideran que _____ fue la primera molécula de información en evolucionar. (a) ADN (b) ARN (c) una proteína (d) un aminoácido (e) un lípido

3. Las primeras células probablemente fueron (a) heterótrofas (b) autótrofas (c) anaerobias (d) a y c (e) b y c

4. De acuerdo con la hipótesis de la endosimbiosis en serie, (a) la vida se originó a partir de materia no viva (b) el ritmo de la evolución se aceleró al comienzo del período Cámbrico (c) cloroplastos, mitocondrias y posiblemente otros organelos se originaron a partir de relaciones íntimas entre células procariotas (d) formaciones de bandas de hierro reflejan la acumulación de suficiente oxígeno en la atmósfera para oxidar el hierro en la superficie terrestre (e) los primeros organismos fotosintéticos aparecieron hace 3100 a 3500 millones de años
5. Durante _____ temprano(a), la vida consistió de células procariotas, pero hacia el final de este lapso de tiempo geológico evolucionaron organismos eucariontes multicelulares. (a) era Cenozoica (b) era Paleozoica (c) era Mesozoica (d) eón Arcaico (e) eón Proterozoico
6. Los geólogos dividen los eones en (a) períodos (b) épocas (c) eras (d) milenios (e) ninguno de los anteriores
7. Los fósiles ediacáricos (a) son los fósiles más antiguos conocidos de animales multicelulares (b) provienen de Burgess Shale en Columbia Británica (c) contienen restos de grandes organismos parecidos a salamandras (d) son los fósiles más antiguos de las primitivas plantas vasculares (e) contienen una gran concentración de iridio
8. El tiempo de la mayor diversificación evolutiva en la historia de la vida ocurrió durante el período (a) Cámbrico (b) Ordovícico (c) Silúrico (d) Carbonífero (e) Pérmico
9. El mayor episodio de extinción en masa en la historia de la vida ocurrió, ¿en qué frontera? (a) Plioceno-Pleistoceno (b) Pérmico-Triásico (c) Mesozoico-Cenozoico (d) Cámbrico-Ordovícico (e) Triásico-Jurásico
10. La era de los reptiles corresponde a (a) la era Paleozoica (b) la era Mesozoica (c) la era Cenozoica (d) la época Pleistoceno (e) el período Pérmico
11. Existe evidencia de que una colisión catastrófica entre la Tierra y un gran cuerpo extraterrestre ocurrió hace 66 millones de años, lo que resultó en la extinción de (a) gusanos, moluscos y artrópodos de cuerpo blando (b) ostracodermos sin mandíbula y placodermos con mandíbulas (c) dinosaurios, pterosaurios y muchas especies de gimnospermas (d) mastodontes, tigres dientes de sable y perezosos terrestres gigantes (e) helechos, colas de caballo y licopodios.
12. Las plantas con flores y los mamíferos se diversificaron y volvieron dominantes durante (a) la era Paleozoica (b) la era Mesozoica (c) la era Cenozoica (d) el período Devónico (e) el período Cámbrico

PENSAMIENTO CRÍTICO

1. **VÍNCULO CON LA EVOLUCIÓN.** Si el lector estudiara cómo evolucionaron los protobiontes en células y desarrollara un protobionte que fuera capaz de autorreplicarse, ¿lo consideraría una célula viviente? ¿Por qué sí o por qué no?
2. **VÍNCULO CON LA EVOLUCIÓN.** Si en un tubo de ensayo y mediante procesos químicos se produjeran células vivientes a partir de componentes no biológicos, ¿este logro probaría que la vida evolucionó en forma similar hace miles de millones de años? ¿Por qué sí o por qué no?
3. **VÍNCULO CON LA EVOLUCIÓN.** ¿Por qué la evolución de los organismos multicelulares, como plantas y animales, tuvo que estar precedida por la evolución de fotosíntesis que produce oxígeno?
4. **ANÁLISIS DE DATOS.** La evidencia de los fósiles de cianobacterias más antiguas (estromatolitos) data de hace aproximadamente 2 mil millones de años, pero la evidencia molecular inferida a partir de lípidos en rocas antiguas pone la fecha para cianobacterias y eucariotas vivientes en 2700 millones de años. Desarrolle dos hipótesis opuestas para explicar la discrepancia entre las fechas.



CENGAGENOW™ Preguntas adicionales están disponibles en CengageNOW en www.cengage.com/login.

22 La evolución de los primates

Des Bartlett/Photo Researchers, Inc.

Estudio de la evolución humana. Los doctores Mary y Louis Leakey, ya fallecidos, estudiaron dientes fósiles de *Australopithecus boisei*, un homínino (humano) primitivo que vivió en África. Esta fotografía se tomó en Olduvai Gorge, en Tanzania. La familia Leakey contribuyó en gran medida a lo que ahora se sabe acerca de la evolución humana. Su hijo Richard, su nuera Meave y su nieta Louise siguieron los pasos de Mary y Louis.

CONCEPTOS CLAVE

22.1 Los humanos se clasifican en el orden de los Primates, junto con lémures, tarseros, monos y simios. Esta clasificación se basa en estrechos lazos evolutivos.

22.2 El estudio de los primates vivos ofrece pistas para ayudar a los científicos a reconstruir las adaptaciones y estilos de vida de los primeros primates, algunos de los cuales fueron ancestros de los humanos.

22.3 La evidencia fósil indica que los primeros ancestros humanos surgieron en África y compartieron muchas características con sus antepasados simiescos. El cerebro humano no comenzó a agrandarse hasta su tamaño y complejidad actual sino mucho después de que los ancestros de los humanos evolucionaron a la locomoción bípeda.

22.4 La cultura humana comenzó cuando los ancestros humanos comenzaron a fabricar herramientas de piedra.

Doce años después de que Darwin escribiera *El origen de las especies mediante selección natural*, publicó otro libro controversial, *La descendencia del hombre*, que abordaba la evolución humana. En este libro, Darwin plantea la hipótesis de que humanos y simios comparten un linaje común. Durante casi un siglo después de los estudios de Darwin, la evidencia fósil de la ascendencia humana permaneció bastante incompleta. Sin embargo, la investigación durante las últimas décadas, sobre todo en África, produjo un conjunto de fósiles que se acumularon rápidamente y dieron una respuesta cada vez más clara a la pregunta: ¿de dónde proviene el hombre? (Vea la fotografía).

La evidencia fósil de la **paleoantropología**, el estudio de la evolución humana, permite a los científicos inferir no sólo la estructura, sino también los hábitos de los humanos primitivos y otros primates. Dientes y huesos son la principal evidencia fósil que estudian los paleoantropólogos. Al estudiar los dientes se puede obtener mucha información, la cual ha cambiado en forma dramática durante el curso de la evolución primate y

humana. Puesto que el esmalte dental está más mineralizado (endurecido) que los huesos, los dientes tienen más probabilidad de fosilizarse. Los dientes de cada especie primate, viva o extinta, son suficientemente característicos para identificar la especie, edad aproximada, dieta e incluso el sexo del individuo.

Con base en la evidencia fósil, los paleontólogos plantean la hipótesis de que los primeros primates descendieron de pequeños **mamíferos placentarios** parecidos a musarañas que vivían en árboles y comían insectos. (Los mamíferos placentarios son el grupo de mamíferos más grande y más exitoso. Tienen una *placenta*, un órgano que intercambia materiales entre la madre y el embrión-feto que se desarrolla en el útero). Muchos rasgos de las 233 especies de primates vivientes se relacionan con su pasado **arborícola** (vida en los árboles). Este capítulo se enfoca en los humanos y sus ancestros, quienes difieren de la mayoría de los otros primates en que no permanecieron en los árboles sino que se adaptaron a una forma de vida terrestre.

22.1 ADAPTACIONES PRIMATES

OBJETIVO DE APRENDIZAJE

1 Describir las adaptaciones estructurales que tuvieron los primates para vivir en las copas de los árboles.

Los humanos y otros **primates** (incluidos lémures, tarseros, monos y simios) son mamíferos que comparten caracteres como manos y pies flexibles con cinco dedos, una fuerte organización social y ojos al frente de la cara, lo que les permite tener percepción profunda. Los mamíferos (clase Mammalia) evolucionaron de reptiles parecidos a mamíferos conocidos como *therápsidos* hace más de 200 millones de años, durante la era Mesozoica (vea la figura 32-24). Dichos mamíferos tempranos permanecieron como un componente menor de la vida sobre la Tierra durante casi 150 millones de años y luego se diversificaron rápidamente durante la era Cenozoica (desde hace 66 millones de años hasta el presente).

La evidencia fósil indica que los primeros primates con rasgos característicos de primates modernos aparecieron hacia la época Eoceno temprana hace alrededor de 56 millones de años. Estos primates primitivos tenían dedos con uñas y sus ojos estaban dirigidos un poco hacia adelante sobre la cabeza.

Muchas adaptaciones novedosas que evolucionaron en los primeros primates les permitieron vivir en los árboles. Una de las características más significativas de los primates es que cada extremidad tiene cinco dedos muy flexibles: cuatro laterales (dedos) más un primer dedo parcial o totalmente oponible (el pulgar y, en muchos primates, el dedo gordo del pie; **FIGURA 22-1**). Un **pulgar oponible** coloca los dedos opuestos al pulgar, lo que permite a los primates asir con precisión objetos como ramas de árbol. Las uñas (en lugar de garras) brindan una cubierta protectora para las puntas de los dedos y las almohadillas carnosas en los extremos de los dedos son sensibles al tacto. Otra característica arborícola son las largas extremidades delgadas que giran libremente en la cadera y los hombros, lo que da a los primates plena movilidad para ascender y buscar alimento en la copa de los árboles.

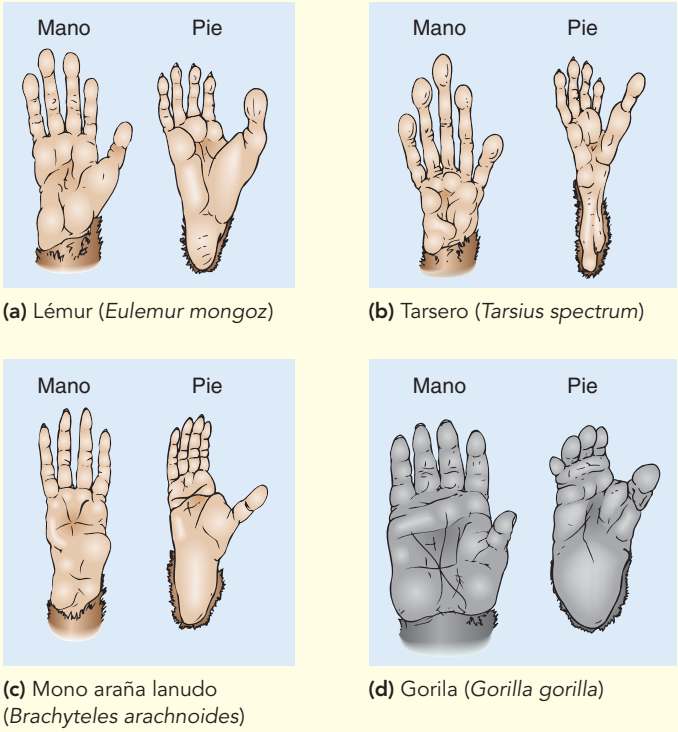
Tener ojos ubicados al frente de la cabeza permite a los primates integrar información visual de ambos ojos de manera simultánea; tienen visión *estereoscópica* (tridimensional), que es importante para juzgar distancias y en la percepción profunda. La visión estereoscópica es vital en un ambiente arbóreo, sobre todo para las especies que saltan de rama en rama, porque un error en la percepción profunda puede provocar una caída mortal. Además de tener visión aguda, los primates escuchan con agudeza.

Los primates comparten muchas otras características, incluido un cerebro relativamente grande. Los biólogos sugieren que el aumento en la percepción sensorial asociada con la visión aguda y la mayor agilidad de los primates favoreció la evolución de cerebros más grandes. Por lo general, los primates son animales muy sociables e inteligentes que llegan a la madurez sexual en una etapa de la vida relativamente tardía. Suelen tener vidas muy largas. Las hembras por lo general tienen una cría a la vez; el bebé es indefenso y requiere un largo período de crianza y protección.

Repaso

- ¿Cómo se adaptaron las manos y los pies de los primates a una existencia arborícola?
- ¿Por qué la ubicación de los ojos de los primates enfrente de la cabeza es una importante adaptación para una vida arborícola?

PUNTO CLAVE **Los primates tienen cinco dedos para asir al final de cada extremidad, y el pulgar o primer dedo del pie con frecuencia es parcial o totalmente oponible.**



(a) Lémur (*Eulemur mongoz*) **(b)** Tarsero (*Tarsius spectrum*)

(c) Mono araña lanudo (*Brachyteles arachnoides*) **(d)** Gorila (*Gorilla gorilla*)

Adaptado de Schultz, A. H. *The Life of Primates.* Weidenfeld & Nicholson, London, 1969.

FIGURA 22-1 Manos y pies derechos de primates seleccionados

Las figuras no están dibujadas a escala.

22.2 CLASIFICACIÓN DE LOS PRIMATES

OBJETIVOS DE APRENDIZAJE

2 Mencionar los tres subórdenes de los primates y dar ejemplos representativos de cada uno.

3 Distinguir entre antropoides, hominoides y homíninos.

Ahora que se examinaron las características generales de los primates, observe cómo se clasifican. Muchos biólogos actualmente dividen el orden Primates en tres grupos o subórdenes (**FIGURA 22-2**). El suborden Prosimii incluye lémures, gálagos y lorises; el suborden Tarsiiformes incluye tarseros; y el suborden Anthropoidea incluye a los **antropoides** (monos, simios y humanos).

Todos los lémures están restringidos a la isla de Madagascar, frente a la costa de África. Debido a la extensiva destrucción de hábitat y a la caza, están muy amenazados. Los lorises, que viven en áreas tropicales del sureste de Asia y África, parecen lémures en muchos aspectos, así como los gálagos, que viven en el África subsahariana. Lémures, lorises y gálagos retienen muchas características de los mamíferos primitivos, como rostros puntiagudos alargados.

Los tarseros se encuentran en los bosques húmedos de Indonesia y Filipinas (**FIGURA 22-3**). Son pequeños primates (aproximadamente del tamaño de una rata pequeña) y son saltadores muy hábiles. Estos primates nocturnos parecen antropoides en muchas formas, incluidos su hocico corto y ojos que apuntan hacia adelante.

El suborden Anthropoidea incluye monos, simios y humanos

Los primates antropoides surgieron durante la época Eoceno medio, al menos hace 45 millones de años. Se han identificado muchos antropoides fósiles diferentes, de Asia y África del norte, y existe un creciente consenso acerca de las relaciones de estos grupos fósiles entre sí y con los antropoides vivos. La evidencia indica que los antropoides se originaron en África o Asia. Los fósiles antropoides más antiguos conocidos, como

PUNTO CLAVE Muchos tipos de datos apoyan la hipótesis de que los chimpancés son los parientes vivos más cercanos de los humanos.

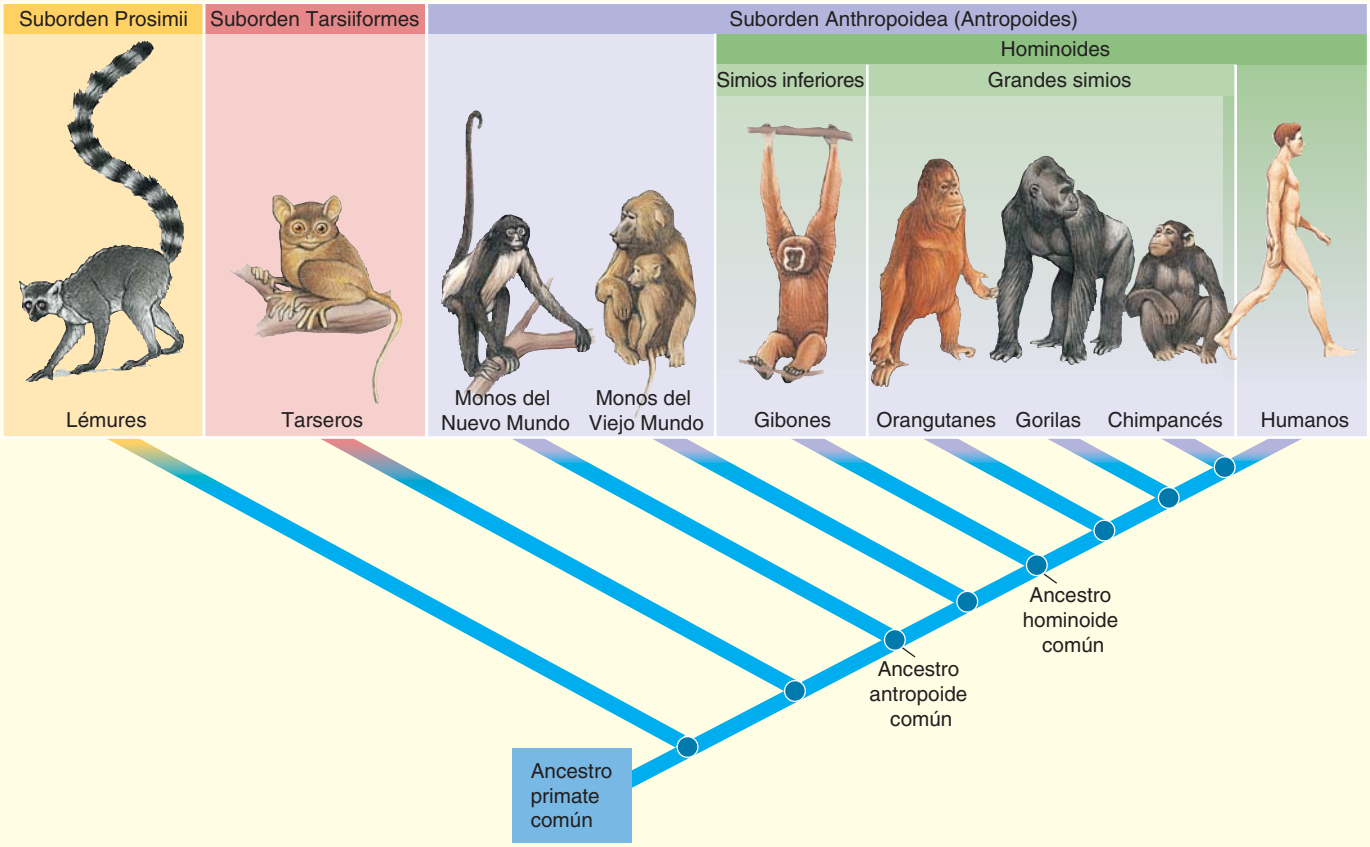


FIGURA 22-2 *Animada* **Evolución primate**

Este diagrama de ramas, llamado cladograma, muestra las relaciones evolutivas entre los primates vivos, con base en evidencia científica actual. Los nodos (*círculos*) representan puntos de ramificación donde una especie se divide en dos o más linajes. La divergencia de los orangutanes a partir de la línea simio-homínino ocurrió hace unos 12 a 16 millones de años. Los gorilas se separaron de la línea chimpancé-homínino hace unos 8 millones de años y el linaje homínino (humano) divergió del de los chimpancés hace aproximadamente 6 millones de años. (*Las figuras no están dibujadas a escala*).

Frans Lanting/Minden Pictures

FIGURA 22-3 Un tarsero

Los grandes ojos del tarsero (*Tarsius bancanus*) le ayudan a encontrar insectos, lagartijas y otras presas cuando caza durante la noche. Cuando un tarsero ve un insecto, salta sobre él y lo agarra con las manos. Los tarseros viven en los bosques húmedos de Indonesia y Filipinas.

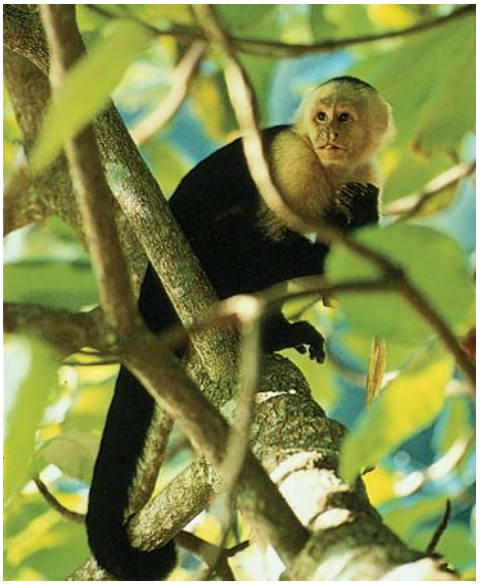
Por lo general, los monos son habitantes diurnos de los árboles (activos durante el día). Tienden a comer fruta y hojas, con nueces, semillas, capullos, insectos, arañas, huevos de aves e incluso pequeños vertebrados que tienen una parte más pequeña en sus dietas. Los dos grupos principales de monos, monos del Nuevo Mundo y monos del Viejo Mundo, se llaman así por los hemisferios donde se diversificaron. Los monos de América del Sur y Central se llaman monos del Nuevo Mundo, mientras que los monos de África, Asia y Europa se llaman monos del Viejo Mundo. Ambos grupos evolucionaron por separado durante decenas de millones de años.

Una de las preguntas más importantes e interesantes en la evolución de los antropoides es *cómo* llegaron los monos a América del Sur. África y América del Sur ya se habían separado. (La deriva continental se presentó en la figura 18-11). Los ancestros de los monos del Nuevo Mundo pudieron haber viajado de África a América del Sur sobre masas de vegetación flotante. El océano Atlántico sur tendría aproximadamente la mitad del ancho que tiene en la actualidad y algunas islas pudieron servir como "escalones". Una vez establecidos en el Nuevo Mundo, estos monos se diversificaron rápidamente.

Los monos del Nuevo Mundo están restringidos a América del Sur y Central, e incluyen titíes, capuchinos, monos aulladores, monos ardilla y monos araña. Son arborícolas y algunos tienen largas extremidades delgadas que les permiten moverse con facilidad en los árboles (**FIGURA 22-4a**). Algunos tienen **colas prensiles** capaces de enrollarse alrededor de las ramas y funcionar como una quinta extremidad. Algunos monos del Nuevo Mundo tienen pulgares más cortos, y en ciertos casos los pulgares están totalmente ausentes. Su anatomía facial difiere de la de los monos del Viejo Mundo en que tienen narices aplanadas con las ventanas de la nariz abiertas hacia los lados. Viven en grupos y se involucran en complejos comportamientos sociales.

el *Eosimias* de 42 millones de años de antigüedad, se encontraron en China y Myanmar. Dados los detalles acerca de su dentición y los pocos huesos que se han descubierto, los científicos infieren que el *Eosimias* y otros antropoides ancestrales eran pequeños primates arborícolas insectívoros que estaban activos durante el día. Una vez que evolucionaron, los antropoides se dispersaron rápidamente a través de Europa, Asia y África, y llegaron a América del Sur mucho más tarde. (Los paleoantropólogos datan al primate sudamericano más antiguo conocido, *Branisella*, de Bolivia, en 26 millones de años).

Una diferencia significativa entre los antropoides y otros primates es el tamaño de sus cerebros. En particular el encéfalo está más desarrollado en monos, simios y humanos, en los que funciona como un centro extremadamente complejo para el aprendizaje, el movimiento voluntario y la interpretación de sensaciones.



C. C. Lockwood/DRK Photo

(a) Mono del Nuevo Mundo. El mono cara blanca (*Cebus capucinus*) tiene una cola prensil y una nariz aplanada con las ventanas de la nariz dirigidas hacia los lados.

Tierbild Okapia/Photo Researchers, Inc.

(b) Mono del Viejo Mundo. El papión Anubis (*Papio anubis*) es nativo de África. Observe que las ventanas de la nariz están dirigidas hacia abajo.

FIGURA 22-4 Monos del Nuevo Mundo y del Viejo Mundo

Los monos del Viejo Mundo están distribuidos en zonas tropicales de África y Asia. Además de los babuinos y macacos, el grupo del Viejo Mundo incluye cercopitecos, mangabeys, langures y colobos. La mayoría de ellos son arborícolas, aunque algunos, como los babuinos y macacos, pasan gran parte de su tiempo en el suelo (**FIGURA 22-4b**). Los que habitan en el suelo, que son **cuadrúpedos** (de cuatro patas; caminan con las cuatro), surgieron a partir de monos arborícolas. Ninguno de los monos del Viejo Mundo tiene cola prensil y algunos tienen colas extremadamente cortas. Tienen un pulgar totalmente oponible y, a diferencia de los monos del Nuevo Mundo, las ventanas de la nariz están más juntas y dirigidas hacia abajo. Son animales intensamente sociales.

Los simios son los parientes vivos más cercanos de los humanos

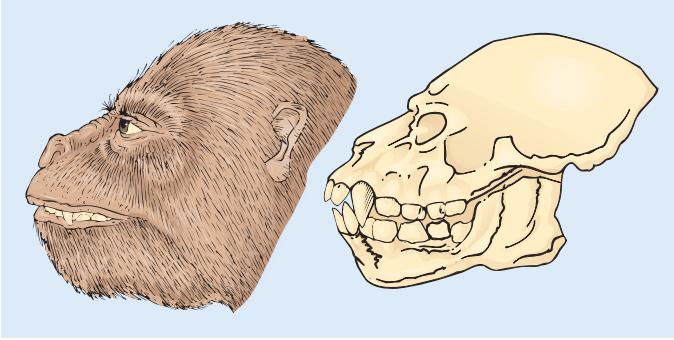
Los monos del Viejo Mundo compartieron un ancestro común con los **hominoides**, un grupo compuesto de simios y **homíninos** (humanos y sus ancestros; también llamados *homínidos*). Un antropoide bastante primitivo, descubierto en Egipto, recibió el nombre de *Aegyptopithecus* (**FIGURA 22-5a**). Un mono arborícola, del tamaño de un gato, que habitaba en los bosques y tenía algunas características de simio, el *Aegyptopithecus* vivió durante la época Oligoceno, hace aproximadamente 34 millones de años.

La evidencia fósil indica que simios y monos del Viejo Mundo divergieron entre 25 y 23 millones de años, aunque en 2004 un análisis genético de simios y monos vivos sugirió que esta divergencia pudo ocurrir incluso antes. Durante la época del Mioceno vivían 100 especies de simios en África, Asia y Europa.

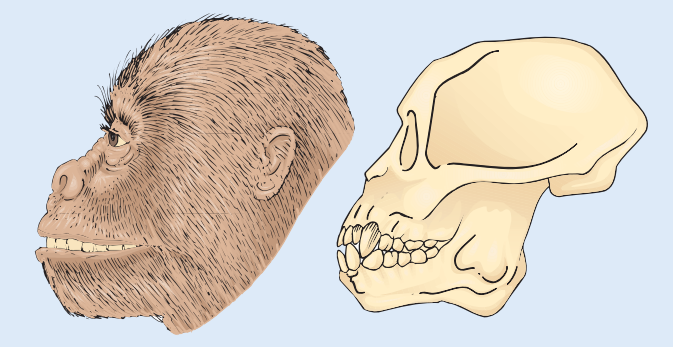
Los paleoantropólogos descubrieron los fósiles más antiguos con características hominoideas en África oriental, principalmente en Kenia. El *Proconsul*, por ejemplo, apareció temprano en la época Mioceno, hace aproximadamente 20 millones de años (**FIGURA 22-5b**). Tenía un cerebro más grande que el de los monos, dientes como los simios, su dieta de frutas y un cuerpo de mono. Las otras 30 especies de hominoides tempranos vivieron durante la época Mioceno, pero la mayoría de ellas se extinguieron y no fueron el ancestro común de los simios y humanos modernos.

Los fósiles de simios del Mioceno, del tamaño de un chimpancé y que habitaban en los bosques, llamados **driopitecinos**, vivieron hace aproximadamente 15 millones de años, son de especial interés porque este linaje hominoide pudo dar origen a los simios modernos, así como a los humanos (**FIGURA 22-5c**). Los driopitecinos, como *Dryopithecus*, *Kenyapithecus* y *Morotopithecus*, estaban ampliamente distribuidos a lo largo de Europa, África y Asia. Conforme el clima se enfrió de manera gradual y se volvió más seco, su rango se volvió más limitado. Estos simios tenían cuerpos muy modificados para balancearse en las ramas de los árboles, aunque también hay evidencia de que algunos de ellos quizá cambiaron las copas de los árboles por el suelo conforme el bosque denso cambió poco a poco a bosque abierto. Por el descubrimiento de éstos y otros hominoides del Mioceno han surgido muchas preguntas acerca de las relaciones entre los diversos simios tempranos. Conforme se evalúen los hallazgos de los futuros fósiles, se podrá conducir el reordenamiento de los ancestros en el árbol familiar hominoide.

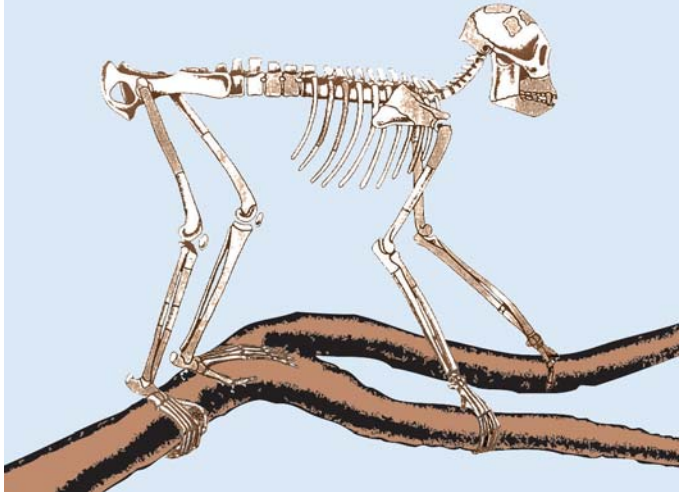
En la actualidad existen cinco géneros de hominoides: gibones (*Hylobates*), orangutanes (*Pongo*), gorilas (*Gorilla*), chimpancés (*Pan*) y humanos (*Homo*). Los gibones se conocen de manera informal como simios inferiores; orangutanes, gorilas y chimpancés se conocen como grandes simios. La evidencia molecular indica una relación cercana entre los humanos y los grandes simios, en particular con los chimpancés.



(a) Fósiles de *Aegyptopithecus*, un antropoide bastante primitivo, se descubrieron en Egipto.



(c) *Dryopithecus*, un simio más avanzado, pudo ser un ancestro de los hominoides modernos.



(b) Reconstrucción esquelética del *Proconsul*. (Las partes reconstruidas son blancas). Este antropoide tenía las extremidades y proporciones corporales de un mono, pero carecía de cola,

FIGURA 22-5 Evolución de los simios
(Las figuras no están dibujadas a escala).

Los gibones son acróbatas naturales que pueden **braquiar**, o balancear los brazos, con su peso sostenido por un brazo a la vez (**FIGURA 22-6a**). Los orangutanes también son arborícolas, pero los chimpancés y en especial los gorilas se adaptaron a la vida en el suelo (**FIGURA 22-6b-d**). Gorilas y chimpancés conservan los brazos largos típicos de los primates que braquiaban, pero los usan para auxiliarse en el andar cuadrúpedo, en ocasiones conocido como **locomoción en nudillos** debido a la forma como pliegan (flexionan) sus dedos cuando se mueven. Como los humanos, los simios carecen de colas, una característica que los hace fácilmente distinguibles de los monos. Por lo general son mucho más grandes que estos últimos, aunque los gibones son una excepción notable.

Datos moleculares proporcionan pistas acerca de la evolución de los primates antropoides

La evidencia de la cercana relación de orangutanes, gorilas, chimpancés y humanos es abundante en el nivel molecular. La secuencia de aminoácidos de la hemoglobina del chimpancé es idéntica a la del humano; las moléculas de hemoglobina del gorila y el mono rhesus difieren de la del humano por 2 y 15 aminoácidos, respectivamente. El análisis de la secuencia del ADN indica que entre los simios los chimpancés tienen la probabilidad de ser los parientes vivos más cercanos de los humanos. (La figura 18-18 muestra la divergencia porcentual en una secuencia no codificadora del gen β-globina entre varios primates, incluidos simios y humanos).

Los investigadores planean secuenciar los genomas de muchos primates, incluidos todos los simios. El genoma del chimpancé se secuenció en el 2005 y el del macaco (un mono del Viejo Mundo) en 2007. Se considera que los macacos se dividieron del linaje antropoide hace aproximadamente 25 millones de años, así que comparar su genoma con los de chimpancés y humanos ayudó a los investigadores a identificar los cambios genéticos que evolucionaron sólo en el linaje antropoide.

La evidencia molecular sugiere que los orangutanes pudieron divergir de las líneas gorila, chimpancé y homínina hace aproximadamente 14 millones de años. Los gorilas pudieron divergir de las líneas chimpancé y homínina hace unos 8 millones de años, mientras que las líneas chimpancé y homínina probablemente se separaron hace aproximadamente 6 a 7 millones de años.

Joe McDonald/Visuals Unlimited, Inc.

(a) Una madre gibón mano blanca (*Hylobates lar*) alimenta a su bebé. Los gibones son extremadamente acrobáticos y con frecuencia se mueven por los árboles mediante braquiación.

BIOS/Peter Arnold, Inc.

(b) Una madre orangután (*Pongo pygmaeus*) y su bebé. La anatomía del orangután está adaptada para vivir en los árboles.

Nancy Adams/Tom Stack & Associates

(c) Un joven gorila terrestre (*Gorilla gorilla*) en posición de locomoción en nudillos. Los gorilas pasan la mayor parte del día comiendo plantas.

© Ronald van der Beek/Shutterstock.

(d) Una madre chimpancé bonobo (*Pan paniscus*) con su bebé. Los bonobos son endémicos de un solo país, la República Democrática del Congo.

FIGURA 22-6 Simios

Repaso

- ¿Cuáles son los tres subórdenes de los primates?
- ¿Cómo puede distinguir entre antropoides y hominoides?

22.3 EVOLUCIÓN HOMÍNINA

OBJETIVOS DE APRENDIZAJE

4 Describir las diferencias esqueléticas y craneales entre simios y homíninos.

5 Describir brevemente a los siguientes homíninos tempranos: *Orrorin*, *Ardipithecus* y *Australopithecus anamensis*, *A. afarensis* y *A. africanus*.

6 Distinguir entre los siguientes miembros del género *Homo*: *H. habilis*, *H. ergaster*, *H. erectus*, *H. antecessor*, *H. heidelbergensis*, *H. neanderthalensis* y *H. sapiens*.

7 Discutir el origen de los humanos modernos.

Los científicos tienen un creciente almacén de cientos de fósiles homíninos que ofrece datos útiles acerca de las tendencias generales y el diseño corporal, apariencia y comportamiento de los humanos ancestrales. Por ejemplo, antes de que sus cerebros se agrandaran, los primeros homíninos claramente adoptaron una postura **bípeda** (dos pies). A pesar de la riqueza de la evidencia fósil, los científicos continúan debatiendo acaloradamente interpretaciones de características homíninas, su clasificación y evolución, y nuevos descubrimientos plantean nuevas preguntas. Como en otros campos científicos, las ideas acerca de la evolución homínina están influidas por las diferentes perspectivas de los varios trabajadores que los estudian. La falta de consenso científico en cuanto a ciertos aspectos de la evolución homínina es, por tanto, una parte esperada del proceso científico.

Los cambios evolutivos desde los primeros homíninos hasta los humanos modernos son evidentes en algunas de las características del esqueleto y el cráneo. En comparación con el esqueleto de los simios, el esqueleto de los humanos muestra claras diferencias que reflejan su capacidad para pararse erguidos y caminar en dos pies (**FIGURA 22-7**). Estas diferencias también reflejan el cambio de hábitat para los primeros homíninos, desde una existencia arborícola en el bosque, a una vida transcurrida al menos en parte sobre el suelo.

La curvatura de la columna vertebral humana proporciona mejor equilibrio y distribución del peso para la locomoción bípeda. La pelvis humana es más corta y más ancha que la de los simios, lo que permite mejor unión de los músculos empleados para el andar erguido. (La forma de la pelvis humana también permite el nacimiento de crías con cerebros grandes). En los simios, el **foramen magnum**, el orificio en la base del cráneo para la médula espinal, se ubica en la parte trasera del cráneo. En contraste, el foramen magnum humano está centrado en la base del cráneo, lo que coloca la cabeza para el andar erecto. Un aumento en la longitud de las piernas con respecto a los brazos y la alineación del

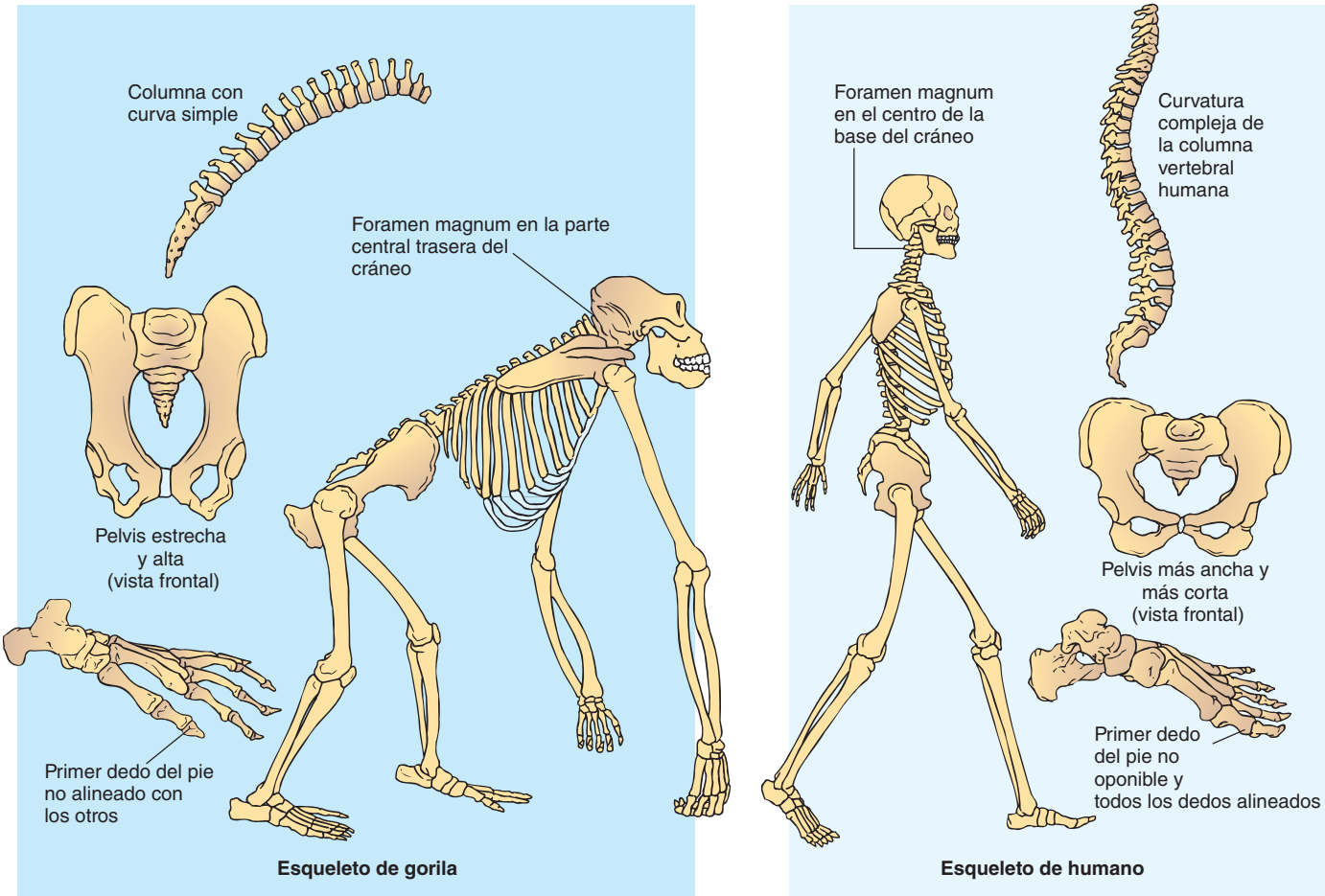


FIGURA 22-7 Esqueletos de gorila y humano

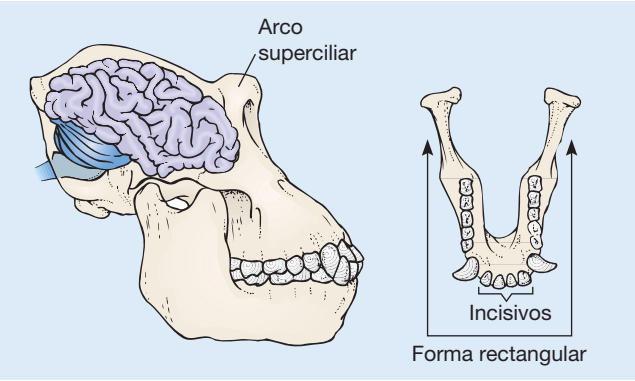
Cuando se comparan los esqueletos de gorila y humano, las adaptaciones esqueléticas para el bipedalismo en los humanos se vuelve aparente.

primer dedo del pie con el resto de los dedos adaptó aún más a los primeros homíninos para el bipedalismo.

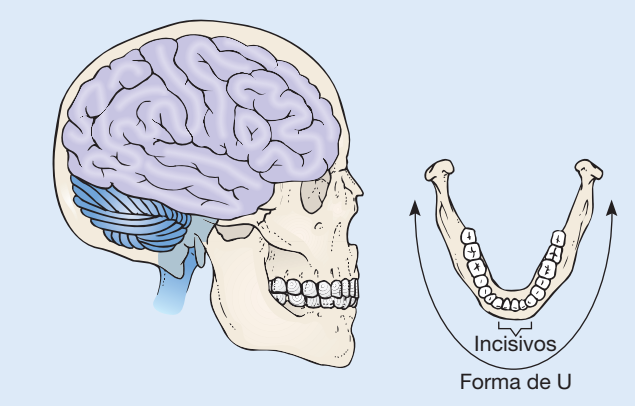
Otra gran tendencia en la evolución homínina fue un aumento en el tamaño del cerebro en relación con el tamaño corporal (**FIGURA 22-8**). El cráneo del simio tiene prominentes **arcos superciliares** sobre las cuencas oculares, mientras que los cráneos de los humanos modernos carecen de estos arcos. Los rostros humanos son más planos que los de los simios y las mandíbulas son diferentes. El arreglo de los dientes en la mandíbula de los simios es un poco rectangular, en comparación con un arreglo redondeado, o en forma de U, en los humanos. Los simios tienen dientes frontales más grandes (caninos e incisivos) que los humanos y sus caninos son especialmente grandes. Gorilas y orangutanes también tienen dientes posteriores más grandes (premolares y molares) que los humanos.

Ahora se examinará parte del creciente número de fósiles homíninos en el linaje humano. Conforme lea las siguientes descripciones de la evolución humana, tenga en mente que gran parte de lo que se discute está abierto a reinterpretación y gran revisión conforme se realizan descubrimientos adicionales. Aunque la evolución humana se presenta en una forma un tanto lineal, desde los antiguos homíninos hasta los humanos con anatomía y comportamiento modernos, el árbol familiar humano no es un solo tronco, sino que tiene varias ramas (**FIGURA 22-9**). Acaso sea más útil pensar en los fósiles homíninos conocidos como un muestreo de la evolución humana en lugar de una secuencia continua.

El *Homo sapiens* es la única especie de homínino que existe hoy en día, pero en cualquier tiempo dado durante la mayor parte de los últimos 4 millones de años coexistieron al menos dos especies de homínino. Además, no cometa el error de pensar que sus ancestros de cerebro más pequeño eran inferiores. Los homíninos ancestrales fueron evolutivamente exitosos en cuanto a que estaban bien adaptados a su ambiente y sobrevivieron durante millones de años.



(a) El cráneo de simio tiene un pronunciado arco superciliar.



(b) El cráneo humano es más plano en el frente y tiene una barbilla pronunciada. El cerebro humano, en particular el encéfalo (*morado*), es más grande que el de cualquier simio y la mandíbula humana está estructurada de modo que los dientes están ordenados en forma de U. Los caninos e incisivos humanos también son más pequeños que los de los simios.

FIGURA 22-8 **Cabezas de gorila y humano**

Los primeros homíninos quizá vivieron hace 6 a 7 millones de años

La evolución homínina comenzó en África. Aunque la mayoría de los fósiles homíninos se han descubierto en Etiopía y Kenia, en 2002 el paleontólogo francés Michel Brunet y un equipo internacional realizaron un sorprendente descubrimiento en el lecho de un lago seco en Chad, que está en África central. El fósil, que se dató de manera confiable en 6 a 7 millones de años de antigüedad, puede ser el homínino más antiguo conocido. Visto desde la parte posterior, el cráneo del ***Sahelanthropus***, con su pequeña bóveda craneal, parece el de un chimpancé. Sin embargo, visto desde el frente, el rostro y los dientes tienen muchas características de los ancestros humanos con cerebro más grande. La mayoría de los paleoantropólogos colocan al *Sahelanthropus* cerca de la base del árbol familiar humano; esto es, cerca de cuando los análisis genéticos sugieren la existencia del último ancestro común de homíninos y chimpancés. El descubrimiento del *Sahelanthropus* es importante por derecho propio, pero también es significativo porque muestra que los primeros homíninos presentaban más variación y vivieron en áreas más grandes de África de las que originalmente se creía.

El ***Orrorin***, descubierto en 2000 en Kenia, también puede representar uno de los homíninos conocidos más antiguos. Los sedimentos donde se encontraron los fósiles de *Orrorin* se dataron fiablemente en 6 millones de años de edad. En 2008, los investigadores que estudiaban los huesos fósiles de la pierna del *Orrorin* concluyeron que caminaba erguido y era bípedo.

Como ocurre con muchos aspectos de la evolución humana, los científicos tienen diferentes interpretaciones del *Sahelanthropus* y el *Orrorin*. Por ejemplo, algunos paleoantropólogos plantean la hipótesis de que el primero era un antecesor de los simios modernos, específicamente del gorila, y no de los primeros humanos. Otros investigadores consideran que las características similares de los fósiles de *Sahelanthropus*, *Orrorin* y *Ardipithecus* (que se estudia en la siguiente sección) significan que todos son miembros del mismo género, *Ardipithecus*. Este punto sigue siendo controvertido, principalmente porque en la actualidad no hay huesos esqueléticos (piernas, pelvis y huesos del pie) para indicar si el *Sahelanthropus* caminaba erguido, una característica clave de los homíninos. (Una reconstrucción del cráneo de 2005 tiene características que sugieren con firmeza que el *Sahelanthropus* era bípedo). Los futuros descubrimientos de fósiles y análisis adicionales de los fósiles existentes ayudarán a aclarar las relaciones evolutivas entre *Sahelanthropus*, *Orrorin* y *Ardipithecus*.

Ardipithecus, *Australopithecus* y *Paranthropus* son australopitecinos, o "simios hombres del sur"

Después del *Sahelanthropus* y el *Orrorin*, el siguiente homínino más antiguo pertenece al género ***Ardipithecus***, que vivió en el este de África hace

PUNTO CLAVE Los paleoantropólogos no concuerdan por completo acerca de ciertos detalles específicos del árbol familiar humano y sostienen muchas posibles interpretaciones de la clasificación de sus líneas de descendencia.

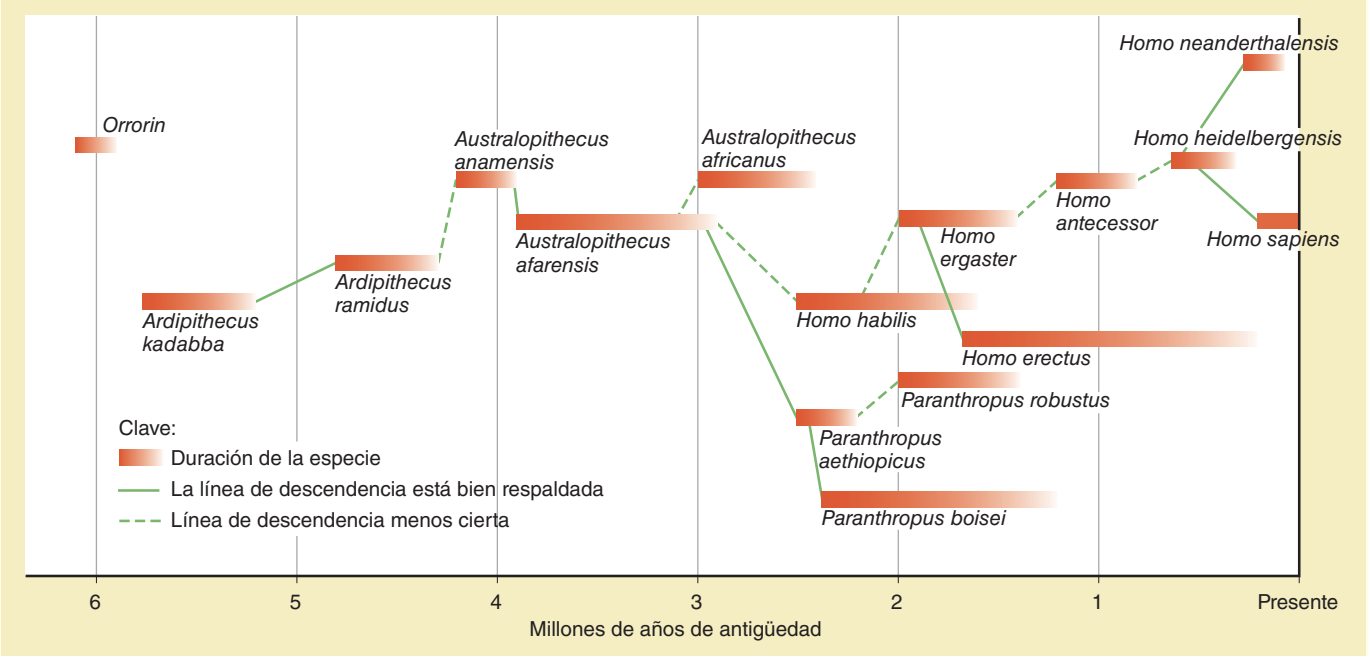


FIGURA 22-9 Una interpretación de la evolución humana
Esta interpretación, recopilada por las autoras a partir de múltiples fuentes, probablemente cambiará conforme nueva evidencia salga a la luz.

4 y 6 millones de años. Aunque no es tan primitivo como el *Sahelanthropus*, el *Ardipithecus* está cerca de la "raíz" del árbol familiar humano. La forma de los huesos de los dedos del pie sugiere que caminó erguido.

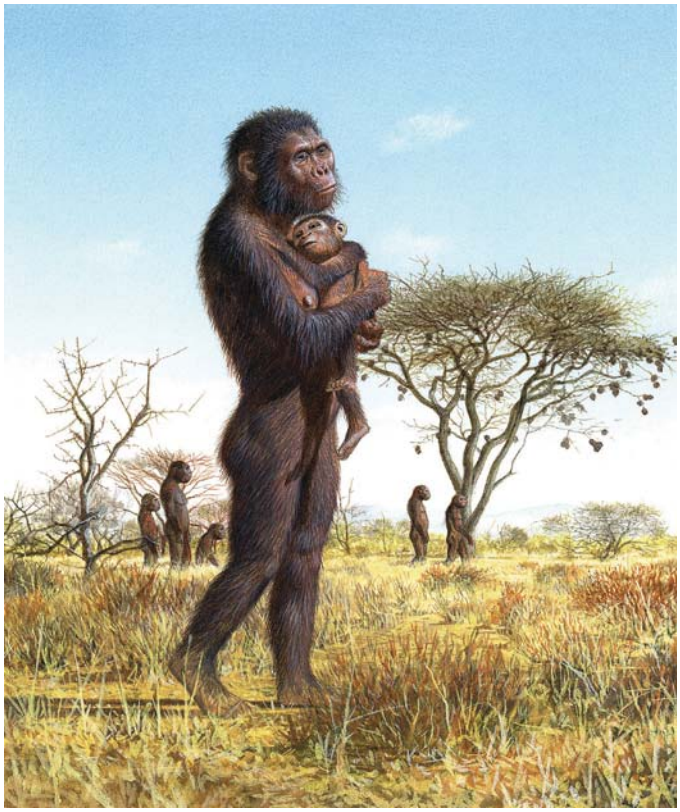
Se han descrito dos especies de *Ardipithecus*. El diente canino de la especie más antigua, *A. kadabba*, tiene ciertas características primitivas similares a las del *Sahelanthropus* y el *Orrorin*. El epíteto específico *kadabba* proviene de las palabras del idioma afar que significan "ancestro familiar basal". El *Ardipithecus ramidus* apareció hace aproximadamente 4.8 millones de años. Un fósil notablemente completo de una hembra de *A. ramidus*, llamada Ardi, se describió científicamente en 2009.

El *Ardipithecus* dio origen al ***Australopithecus***, un género que incluye varias especies que vivieron hace entre 4 millones de años y 1 millón de años. Tanto el *Ardipithecus* como el *Australopithecus* tienen brazos más largos, piernas más cortas y cerebros más pequeños comparados con los humanos modernos.

Los homíninos que existieron entre 4.2 y 3.9 millones de años se asignan a la especie ***Australopithecus anamensis***, llamada así por la paleoantropóloga Meave Leaky y sus colaboradores en 1995 a partir de fósiles descubiertos en el este de África. Esta especie homínina, que tiene una mezcla de características parecidas a simio y humano, supuestamente evolucionó del *Ardipithecus ramidus*. Una comparación de los tamaños corporales y dientes caninos de macho y hembra del *Ardipithecus anamensis* revela **dimorfismo sexual**, notables diferencias fenotípicas entre los dos sexos de la misma especie. (El gorila de la actualidad es sexualmente dimórfico). Los dientes posteriores y las mandíbulas del *A. anamensis* son más grandes que las de los chimpancés modernos, mientras que los dientes frontales son más pequeños y más parecidos a los de los homíninos tardíos. Un fósil del hueso de la pierna, la tibia, indica que el *A. anamensis* tenía una postura erguida y era bípedo, aunque quizá también forrajeaba en los árboles. Por ende, el bipedalismo ocurrió temprano en la evolución humana y también pudo haber sido la primera adaptación humana.

El ***Australopithecus afarensis***, otro homínino primitivo, probablemente evolucionó directamente del *A. anamensis*. En África se han descubierto muchos fósiles de restos esqueléticos de *A. afarensis*, incluyendo un esqueleto notablemente completo de 3.2 millones de años de antigüedad, llamado Lucy, que un equipo dirigido por el paleoantropólogo estadounidense Donald Johanson encontró en Etiopía en 1974 (**FIGURA 22-10**). En 1978 la paleoantropóloga británica Mary Leakey y sus colaboradores descubrieron huellas fósiles bellamente conservadas de tres individuos *A. afarensis* que caminaron hace más de 3.6 millones de años. En 1994, paleoantropólogos encontraron el primer cráneo adulto de *A. afarensis*. El cráneo, caracterizado por un cerebro relativamente pequeño, arcos superciliares pronunciados, una mandíbula sobresaliente con grandes caninos, tiene una edad estimada en 3 millones de años. Es probable que el *A. afarensis* no construyera herramientas o encendiera fogatas, porque en los sitios fósiles no se ha encontrado evidencia de herramientas o fuego.

Muchos paleoantropólogos creen que el *A. afarensis* dio origen a varias especies de **australopitecinos**, incluido el ***Australopithecus africanus***, que pudo haber aparecido tan temprano como hace 3 millones de años. El primer fósil de *A. africanus* se descubrió en Sudáfrica en 1924



© Lionel Bret/Photo Researchers, Inc.

FIGURA 22-10 ***Australopithecus afarensis***
La representación artística de una hembra australopitecina y su hijo se basa en los fósiles de Lucy, descubiertos en 1974.

y desde entonces se han encontrado cientos. Este homínino caminó erguido y poseía manos y dientes que eran distintivamente humanos. Dadas las características de los dientes, los paleoantropólogos piensan que el *A. africanus* comía tanto plantas como animales. Lo mismo que el *A. afarensis*, tenía un cerebro pequeño, más parecido al de sus ancestros primates que a los humanos de la actualidad.

Tres especies australopitecinas (*Paranthropus robustus* de Sudáfrica, y *P. aethiopicus* y *P. boisei*, ambos del este de África) fueron más grandes que el *A. africanus* y tenían molares extremadamente grandes, mandíbulas muy poderosas, cerebros relativamente pequeños y crestas craneales óseas. La mayoría de las hembras carecían de crestas craneales y tenían mandíbulas sustancialmente menores, otro ejemplo de dimorfismo sexual en los primeros homíninos. Los dientes y mandíbulas sugieren una dieta de raíces duras, nueces y semillas, que requerían un molido poderoso. (Sin embargo, un estudio de 2008 de dientes fósiles de *P. boisei* descubrió que el desgaste de los dientes sugería una dieta más blanda, como frutas. El *P. boisei* aparentemente comía comida blanda durante épocas de abundancia, pero podía comer objetos duros durante la escasez de alimentos). Estos llamados *australopitecinos robustos* pueden o no estar cercanamente emparentados, pero por lo general se considera que representan ramificaciones, o ramas laterales, de la evolución humana. El primer australopitecino robusto, el *P. aethiopicus*, apareció hace aproximadamente 2.5 millones de años.

El número real de especies australopitecinas de las que se ha descubierto evidencia fósil está en debate. En algunos casos, diferencias en los relativamente pocos fragmentos esqueléticos podrían indicar variación entre individuos dentro de una especie o evidencia de especies separadas.

El *Homo habilis* es el miembro más antiguo del género *Homo*

El primer homínino que tuvo suficientes características exclusivamente humanas para poder colocarse en el mismo género que los humanos modernos es el ***Homo habilis***. Se descubrió por primera vez a principios de la década de 1960 del Olduvai George, en Tanzania. Desde entonces, los paleoantropólogos han descubierto otros fósiles de *H. habilis* en el este y sur de África. El *Homo habilis* fue un pequeño homínino con un cerebro más grande y premolares y molares más pequeños que los de los australopitecinos. Este homínino apareció hace aproximadamente 2.5 millones de años y vivió durante más o menos 0.9 millones de años. Los fósiles de *H. habilis* se han encontrado en numerosas áreas de África. Estos sitios contienen herramientas primitivas, piedras que fueron astilladas, rotas o martilladas para fabricar bordes filosos con el fin de cortar o desgarrar. Los *Oldowan* cortaron guijarros y escamas y probablemente los usaron para cortar la piel de los animales para obtener su carne y romper los huesos para sacar su médula nutritiva.

La relación entre los australopitecinos y el *H. habilis* no es clara. Con las características físicas de sus esqueletos fosilizados como evidencia, muchos paleoantropólogos infieren que los australopitecinos fueron ancestros del *H. habilis*. Algunos investigadores no consideran que el *H. habilis* pertenezca al género *Homo* y sugieren que debe reclasificarse como *Australopithecus habilis*. Descubrimientos de otros fósiles pueden ayudar a clarificar estas relaciones.

El *Homo ergaster* quizá surgió a partir del *H. habilis*

Inicialmente los fósiles que ahora se clasifican como *Homo ergaster* fueron considerados por algunos científicos como *H. erectus* tempranos (que se estudian en la siguiente sección). Sin embargo, con el descubrimiento de fósiles adicionales, muchos científicos plantean la hipótesis de que los fósiles clasificados como *H. erectus* en realidad representan dos especies, ***Homo ergaster***, una especie africana más antigua, y *H. erectus*, una ramificación del este de Asia más tardía. Los fósiles mejor conocidos de *H. ergaster*, que existieron hace 2.0 a 1.4 millones de años, provienen del lago Turkana, región de Kenia. Los investigadores que sostienen esta división especulan que el *H. ergaster* puede ser el ancestro directo de los humanos posteriores, mientras que el *H. erectus* puede ser el callejón sin salida evolutivo.

El *Homo erectus* probablemente evolucionó a partir del *H. ergaster*

Los investigadores descubrieron la primera evidencia fósil del ***Homo erectus*** en Indonesia en la década de 1890. Desde entonces, los investigadores han encontrado numerosos fósiles de *H. erectus* a lo largo de África y Asia. Los paleoantropólogos consideran que el *H. erectus* se originó en África hace aproximadamente 1.7 millones de años, y luego se dispersó hacia Europa y Asia. El hombre de Pekín y el hombre de Java, descubiertos en Asia, eran ejemplos tardíos de *H. erectus*, que existió hace al menos 200,000 años; algunas poblaciones de *H. erectus* pudieron vivir hasta más recientemente.

El *Homo erectus* era más alto que el *H. habilis*. Su cerebro, de mayor tamaño que el del *H. habilis*, se volvió cada vez más grande durante el curso de su evolución. Su cráneo, aunque con más volumen, no poseía características totalmente modernas, y retuvo los pesados arcos superciliares y rostro sobresaliente que son más característicos de sus ancestros simios (**FIGURA 22-11**). El *Homo erectus* es el primer homínino que tiene menos diferencias entre los sexos.

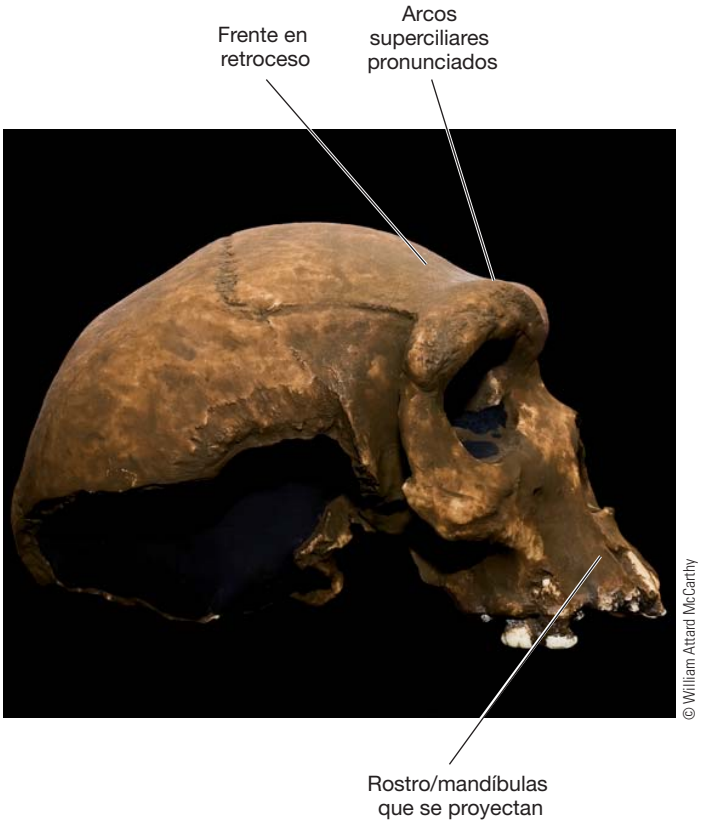


FIGURA 22-11 **Cráneo de *Homo erectus* proveniente de China**
Las partes reconstruidas son blancas. Observe la frente en retroceso, los arcos superciliares pronunciados y el rostro y las mandíbulas que se proyectan.

FIGURA 22-12 **Herramienta achelense**
Esta herramienta de piedra es una herramienta achelense típica. Fue elaborada hace aproximadamente 800,000 años al golpear ambos lados formando dos facetas o caras (se muestra) para darle forma de lágrima. La herramienta se descubrió con otros fósiles y herramientas en Gran Dolina, Sierra de Atapuerca, España.

La creciente inteligencia asociada con un cerebro más grande permitió a estos humanos tempranos elaborar herramientas de piedra más elaboradas, conocidas como herramientas *achelenses*, incluidas hachas de mano y otros implementos que los científicos han interpretado como cortadores, perforadores y raspadores (**FIGURA 22-12**). Su inteligencia también les permitió a estos humanos sobrevivir en áreas frías. El *Homo erectus* obtuvo alimento al cazar o forrajear, y quizá vistió ropas, encendió fuego y vivió en cuevas o refugios. Se ha desenterrado evidencia de armas (lanzas) en sitios del *H. erectus* en Europa. (Para la notable historia de una ramificación evolutiva a partir del *H. erectus*, consulte *Preguntas acerca de: Los humanos más pequeños*).

Los humanos arcaicos datan de hace aproximadamente 1.2 millones de años a 200,000 años

Los humanos arcaicos son descendientes del *H. ergaster* de diversas regiones que vivieron en África, Asia y Europa desde hace aproximadamente 1.2 millones de años hasta 200,000 años. El cerebro de los humanos arcaicos era en esencia del mismo tamaño que el de los humanos modernos, aunque sus cráneos conservaban algunas características ancestrales. Las poblaciones de humanos arcaicos tenían culturas (tradiciones aprendidas) ricas y variadas que incluían la fabricación de muchos tipos de herramientas y objetos con significado simbólico y ceremonial.

Algunos investigadores clasifican los fósiles humanos arcaicos más antiguos descubiertos en Europa (en España) como ***Homo antecessor***. El *Homo antecessor* existió desde hace aproximadamente 1.2 millones de años hasta hace 800,000 años. Los sitios donde se encontraron fósiles de *H. antecessor* muestran numerosos cortes sobre huesos humanos, lo que sugiere que estos humanos primitivos practicaban el canibalismo.

Homo heidelbergensis, que apareció hace aproximadamente 600,000 años y existió hasta hace más o menos 300,000 años, quizá descendió del *H. antecessor*. Los fósiles de *H. heidelbergensis* se descubrieron por primera vez en Alemania hace aproximadamente 100 años. Este homínino extinto tenía un cerebro más grande, similar en tamaño al de los humanos modernos, que el *H. ergaster* o el *H. antecessor*.

Algunos científicos no reconocen al *H. antecessor* y sugieren que los fósiles de *H. antecessor* deben clasificarse como *H. heidelbergensis*. La clasificación de *H. heidelbergensis* también es controvertida porque muchos científicos (mas no todos) que estudian sus restos fósiles piensan que tanto neandertales como humanos modernos descienden de él.

Los neandertales aparecieron hace aproximadamente 250,000 años

Los fósiles de **neandertales** se descubrieron por primera vez en el valle Neander en Alemania.[1] Vivieron a lo largo de Europa y el oeste de Asia,

[1]*Neandertal* se escribía antes *neanderthal*. La *h* muda se eliminó del alemán moderno, mas no del nombre científico.

Preguntas acerca de

LOS HUMANOS MÁS PEQUEÑOS

En términos evolutivos, ¿qué son los "*hobbits*"? En 2004, paleoantropólogos reportaron un sorprendente descubrimiento: fósiles de siete humanos en una cueva en la isla de Flores en Indonesia. El descubrimiento fue completamente inesperado, porque los huesos y dientes fósiles eran de humanos adultos que medían aproximadamente 1 m de alto.

Los pequeños humanos, que fueron apodados "*hobbits*" por los medios de difusión, podían representar una nueva especie, *Homo floresiensis*. Aunque estos homíninos tenían pequeños cerebros del tamaño de simios, con los fósiles se encontraron elaboradas herramientas de piedra, hogueras y huesos grabados, que indicaban que el *H. floresiensis* era capaz de generar pensamientos y actividades complejos. Los huesos grabados eran principalmente de elefantes pigmeos (*Stegodon*) y ratas gigantes de Flores (*Papagomys*), y brindaron claves acerca del alimento que cazaba el *H. floresiensis* (vea la figura). Con base en varios métodos de datación, se considera que el *H. floresiensis* existió desde hace aproximadamente 38,000 años hasta tan recientemente como 12,000 años, cuando se extinguió.

Estudios detallados de la bóveda craneal del *H. floresiensis*, publicados en 2005, revelaron que era similar en muchos aspectos al cerebro más grande del *H. erectus*, que se sabe vivió en islas cercanas. Muchos investigadores concluyeron a partir de ésta y otras evidencias que el *H. floresiensis* era una ramificación evolutiva del *H. erectus*.

¿Por qué el *H. floresiensis* era tan pequeño? Los biólogos con frecuencia observan dos tendencias evolutivas de los mamíferos que viven en islas remotas: los mamíferos grandes tienden a evolucionar en especies mucho más pequeñas, y los mamíferos pequeños tienden a evolucionar en especies mucho más grandes. No es irracional suponer que la pequeña población de ancestros de *H. erectus* que colonizaron Flores, acaso al navegar hacia la isla sobre un tronco, experimentaron enanismo evolutivo a lo largo de los miles de años que estuvieron aislados en Flores. (Si *H. erectus* hubiera sido un visitante frecuente de Flores, el flujo génico entre la población indígena y los visitantes habría evitado que la población indígena se volviera sensiblemente más pequeña).

No todos están de acuerdo con la hipótesis de que el *H. floresiensis* es una especie separada de pequeños humanos. Algunos investigadores creen que los fósiles no se identificaron de manera adecuada. En un estudio publicado en 2006, estos investigadores sugieren que los fósiles son de individuos de *H. sapiens* que sufrieron un raro defecto genético (microcefalia) que produce cerebros y cuerpos pequeños.

El equipo de investigación que desenterró los fósiles regresó a la cueva y continuará con las excavaciones. Se anticipa que descubrimientos futuros ayudarán a los científicos a responder las muchas preguntas que se tienen acerca de los humanos más pequeños de la Tierra. Mientras tanto, continúa el debate acerca del origen del *H. floresiensis*.

Peter Schouten/National Geographic Society/University of Wollongong

desde hace aproximadamente 250,000 años hasta hace 28,000 años. Aunque en una época muchos científicos consideraron a los neandertales como una subespecie de *H. sapiens*, la creciente evidencia sugiere que los neandertales fueron una especie separada de los humanos modernos, ***Homo neanderthalensis***.

Estos primeros humanos tenían constituciones fornidas y bajas. Sus rostros se proyectaban ligeramente, sus barbillas y frentes retrocedían, y tenían arcos superciliares pronunciados y mandíbulas pesadas; sus cerebros y dientes frontales eran más grandes que los de los humanos modernos y tenían grandes cavidades nasales y huesos malares en retroceso. Los científicos sugieren que las narices grandes ofrecían mayor área superficial en los senos nasales neandertales, lo que les permitía calentar mejor el frío aire de la Eurasia de la edad de hielo conforme el aire inhalado viajaba desde la cabeza hacia los pulmones.

Las herramientas neandertales, conocidas como herramientas *musterienses*, eran más elaboradas que las del *H. erectus* (**FIGURA 22-13**). Estudios de sitios que habitaron los neandertales indican que cazaban animales grandes. La existencia de esqueletos de ancianos y de algunos con fracturas curadas puede demostrar que los neandertales se ocupaban de los viejos y los enfermos, indicio de avanzada cooperación social. Aparentemente tenían rituales, posiblemente de significado religioso, y en ocasiones enterraban a sus muertos.

La desaparición de los neandertales hace aproximadamente 28,000 años es un misterio que ha producido debate entre los paleoantropólogos. Otros grupos de *H. sapiens* con características más modernas coexistieron con los neandertales durante muchos miles de años. Quizá los otros humanos superaron competitivamente o exterminaron a los neandertales, lo que condujo a su extinción. También es posible que los neandertales se cruzaran con dichos humanos, lo que diluyó sus características e impidió su reconocimiento.

Los análisis de **ADN mitocondrial (ADNmt)** aportan datos útiles para tales controversias. Cada una de los varios cientos de mitocondrias dentro de una célula tiene alrededor de 10 copias de un pequeño ADN en espiral que codifica para el ARN de transferencia, ARN ribosomal y ciertas enzimas respiratorias. El ADNmt se transmite sólo a través de la línea materna, porque los óvulos, no los espermatozoides, aportan mitocondrias. Dado que el ADNmt muta más rápidamente que el ADN nuclear, el ADNmt es un indicador sensible de evolución. los investigadores han extraído y evaluado el ADNmt de siete neandertales separados. Su secuencia difiere significativamente de todas las secuencias de ADNmt humano moderno, aunque es más similar al humano que al ADNmt de chimpancé. Este hallazgo sugiere que los neandertales son un callejón sin salida evolutivo y que no se cruzaron de manera considerable con humanos más modernos. No obstante, la cantidad de cruza que pudo ocurrir entre neandertales y humanos anatómicamente modernos sigue siendo controvertida.

Los científicos casi llegan a un consenso acerca del origen del *Homo sapiens* moderno

El ***Homo sapiens*** con características anatómicamente modernas existió en África hace aproximadamente 195,000 años. Conforme estos huma-

© Mark Eaton/Dreamstime

FIGURA 22-13 Herramienta musteriense

Las herramientas musterienses se llaman así por el sitio neandertal en Le Moustier, Francia. Las herramientas musterienses incluyen varias herramientas de piedra fabricadas habilidosamente; esta herramienta, con sus bordes afilados, quizá se utilizó para raspar piel y/o para dar forma a la punta de una lanza. Aunque los neandertales tenían lanzas, no desarrollaron arcos y flechas, y en consecuencia tenían que acercarse a su presa cuando cazaban.

nos anatómicamente modernos se dispersaron alrededor del mundo, desplazaron a otros homíninos, como el *H. erectus* y el *H. neanderthalensis*. Hace alrededor de 30,000 años, los humanos anatómicamente modernos eran los únicos miembros del género *Homo* que quedaban, sin incluir las pequeñas poblaciones aisladas.

Tanto hallazgos fósiles recientes como extensos análisis moleculares han promovido el **(reciente) modelo fuera de África** (*out of Africa*, también llamado *Recent African Origin, RAO*, u origen africano reciente) como la principal explicación del origen de los humanos modernos que viven alrededor del mundo. Nuevos datos incluyen el descubrimiento de los restos fosilizados más antiguos del *H. sapiens* moderno en África y el análisis de ADN a partir de mitocondrias, autosomas y el cromosoma Y. En 2005, fósiles de los más antiguos *H. sapiens* modernos conocidos se dataron confiablemente en 195,000 años de antigüedad; dichos fósiles se descubrieron en el sur de Etiopía. Ningún fósil de *H. sapiens* con edad similar se ha descubierto en Europa o Asia. Los fósiles más antiguos de *H. sapiens* anatómicamente moderno en Europa y la mayor parte de Asia datan de hace 45,000 a 40,000 años. Una excepción está en Israel, donde fósiles de *H. sapiens* se han datado en 100,000 años antes del presente.

La **antropología molecular**, la comparación de moléculas biológicas de individuos actuales en poblaciones humanas regionales, brinda pistas que ayudan a los científicos a revelar el origen de los humanos modernos y rastrear migraciones humanas. Una serie de estudios genéticos recientes de ADNmt, ADN autosómico y el cromosoma Y fortalece el caso de África como el lugar de nacimiento de los humanos modernos (**FIGURA 22-14**). Dichos estudios proporcionan comparaciones detalladas de ADN en poblaciones contemporáneas alrededor del mundo, así como ADN antiguo extraído de restos de neandertal y *H. sapiens* primitivos.

Repaso

- ¿Cómo difieren los cráneos de simios y humanos?
- ¿En qué difiere el esqueleto de un simio del esqueleto humano?
- ¿En qué difieren los australopitecinos y el género *Homo*?
- ¿Cómo puede distinguir entre *H. habilis* y *H. erectus*?
- ¿En qué difieren el *H. neanderthalensis* y el *H. sapiens*?

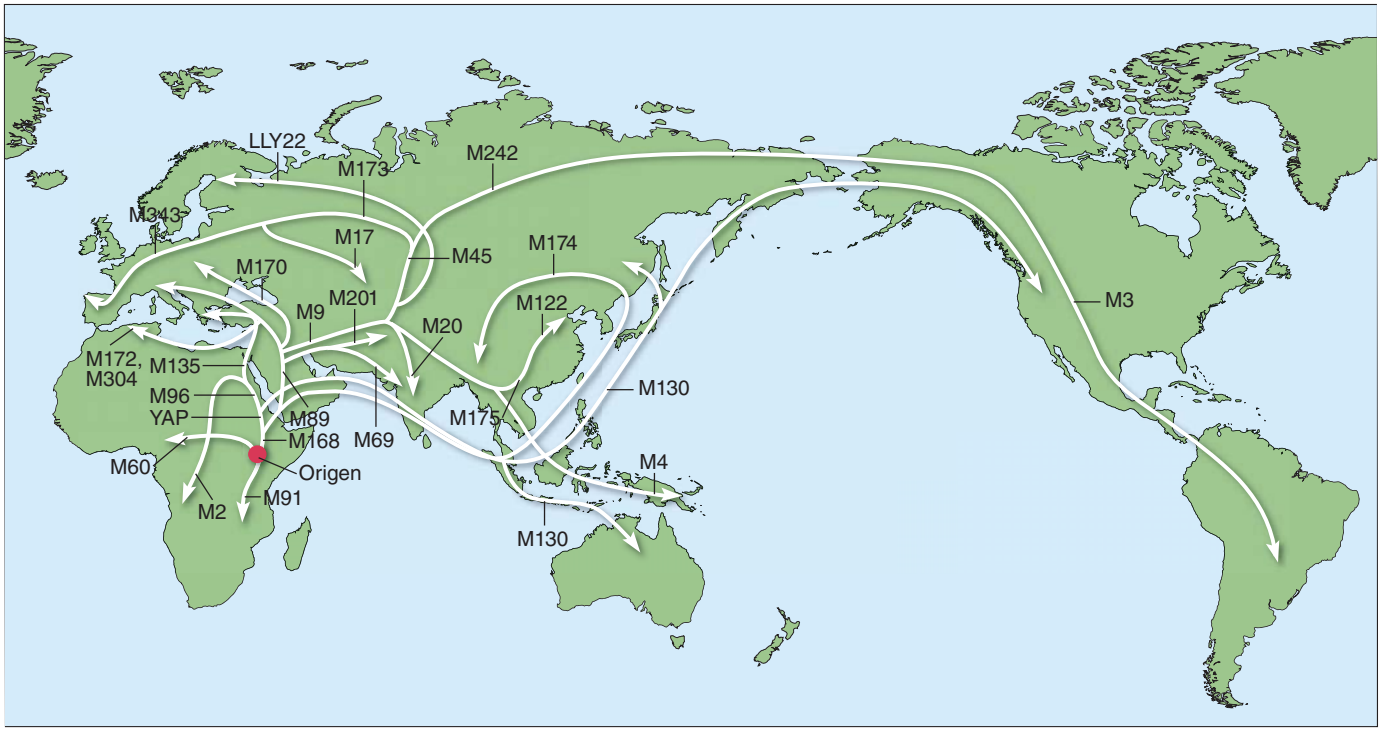


FIGURA 22-14 La ruta de las migraciones humanas, con base en datos del cromosoma Y

El *Homo sapiens* se originó en el este de África y migró desde ahí a todo el mundo.

(Fuente: Stix, G. "Traces of a Distant Past". *Scientific American*, p. 59, julio de 2008. Información de créditos del autor en mapas *National Geographic*.

22.4 CAMBIO CULTURAL

OBJETIVO DE APRENDIZAJE

8 Describir el impacto de la cultura humana sobre la biosfera.

En términos genéticos, los humanos no son muy diferentes de otros primates. En el ámbito de las secuencias de ADN, los humanos son aproximadamente 98% idénticos a los gorilas y 99% idénticos a los chimpancés. Sin embargo, las relativamente pocas diferencias genéticas dan lugar a muchas importantes características distintivas, como mayor inteligencia y la habilidad para capitalizarla al transmitir el conocimiento de una generación a la siguiente. La cultura humana no se hereda en el sentido biológico, sino que se aprende, principalmente a través del lenguaje.[2] La cultura humana es dinámica y se modifica conforme las personas obtienen nuevo conocimiento. La cultura humana por lo general se divide en tres etapas: (1) el desarrollo de sociedades cazadoras-recolectoras, (2) el desarrollo de la agricultura y (3) la Revolución Industrial.

Los primeros humanos eran cazadores y recolectores que dependían de lo que estaba disponible en su ambiente inmediato. Eran nómadas, y conforme los recursos en un área dada se agotaban o conforme la población aumentaba, migraban hacia un área diferente. Dichas sociedades requerían una división del trabajo y la capacidad para fabricar herramientas y armas, que eran necesarias para matar presas, raspar pieles, sacar raíces y tubérculos, y cocinar alimentos. Aunque los científicos no están seguros de cuándo se incorporó la cacería a la sociedad humana, sí saben que declinó en importancia hace aproximadamente 15,000 años. Esto pudo deberse a la disminución de la abundancia de grandes mamíferos, motivada en parte por la caza excesiva. En el siglo XXI sobreviven algunos grupos aislados de sociedades cazadoras-recolectoras, como los inuit de la región polar norte y los mbuti de África.

El desarrollo de la agricultura resultó en una fuente de alimento más confiable

La evidencia de que los humanos comenzaron el cultivo de la tierra hace aproximadamente 10,000 años incluye la presencia de herramientas agrícolas y material vegetal en sitios arqueológicos. La agricultura resultó en una fuente de alimento más confiable y la evidencia arqueológica sugiere que surgió en varios pasos. Aunque existe variación de un sitio a otro, el cultivo de plantas, en combinación con la caza, por lo general ocurrió primero. La domesticación de animales usualmente ocurrió más tarde, pero en algunas áreas, como en Australia, los primeros humanos no domesticaron animales.

La agricultura, a su vez, con frecuencia conduce a residencias permanentes, porque durante la agricultura se invierte tiempo considerable en un área. Con frecuencia, alrededor de las granjas crecieron villas y ciudades, pero la conexión entre la agricultura y el establecimiento de villas y pueblos se complica por ciertos descubrimientos. Por ejemplo, Abu Hureyra, en Siria, fue una villa fundada *antes* del surgimiento de la agricultura. Los aldeanos subsistieron de la rica vida vegetal del área y las manadas migratorias de gacelas. Sin embargo, una vez que las personas cambiaron a la agricultura, rara vez recurrieron a la cacería y la recolección para obtener alimentos.

Otros avances en la agricultura incluyen la domesticación de animales, que las personas mantienen para abastecerse de alimentos, leche y pieles. La evidencia arqueológica indica que quizá las cabras y ovejas silvestres fueron los primeros animales domesticados en el suroeste de Turquía, el norte de Irak e Irán. En el Viejo Mundo, las personas también usaron animales para preparar los campos para el cultivo. Otro gran avance en la agricultura fue la irrigación, que comenzó hace más de 5000 años en Egipto.

La producción de alimentos agrícolas consumía más tiempo que la caza y la recolección, pero también era más productiva. En las sociedades cazadoras-recolectoras todos compartían la responsabilidad de obtener alimento. En las sociedades agrícolas se necesitan menos personas para proporcionar alimentos a todos. En consecuencia, la agricultura liberó a algunas personas para seguir otras empresas, incluidas religión, arte y diversas artesanías.

La cultura humana ha tenido un profundo impacto sobre la biosfera

La cultura humana ha tenido efectos de largo alcance tanto sobre la sociedad humana como sobre otros organismos. La Revolución Industrial, que comenzó en el siglo XVIII, llevó a las poblaciones a concentrarse en las áreas urbanas cerca de los centros manufactureros. Los avances en la agricultura alentaron el desarrollo de la urbanización, porque cada vez se necesitaban menos personas en las áreas rurales para producir alimentos para todos. La dispersión de la industrialización aumentó la demanda de recursos naturales para abastecer las materias primas para la industria.

La cultura humana permitió que la población humana, que llegó a 6800 millones en 2009, se expandiera de manera tan dramática que existen serias preguntas acerca de la capacidad de la Tierra para sostener a tantas personas indefinidamente (vea el capítulo 53). De acuerdo con el reporte *Estado de la inseguridad alimentaria 2008* de las Naciones Unidas, 923 millones de personas no tienen acceso a los alimentos necesarios para tener vidas sanas y productivas. Para complicar el problema aún más, la ONU proyecta que 2600 millones *adicionales* de personas se agregarán a la población mundial para el año 2050.

La cultura humana ha provocado la perturbación y degradación del ambiente a gran escala. La selva pluvial y otros ambientes naturales se eliminan rápidamente. En muchos lugares ocurre contaminación del suelo, el agua y el aire. Desde la Segunda Guerra Mundial, la degradación del suelo causada por prácticas agrícolas defectuosas, el pastoreo excesivo y la deforestación ha ocurrido en un área equivalente a 17% del área con vegetación total de la Tierra. Muchas especies no pueden adaptarse a los rápidos cambios ambientales provocados por los humanos y en consecuencia se extinguen. La reducción en la diversidad biológica a causa de la extinción de especies es alarmante (vea el capítulo 57).

En el lado positivo, las personas están conscientes del daño que causan y tienen la inteligencia para modificar su comportamiento para mejorar dichas condiciones. La educación, incluyendo el estudio de la biología, puede ayudar a las futuras generaciones a desarrollar mayor sensibilidad ambiental.

Repaso

- ¿Cómo afecta al planeta Tierra la cultura humana?

[2] Los humanos no son los únicos animales que tienen cultura. Los chimpancés tienen culturas primitivas que incluyen técnicas para el uso de herramientas, métodos de caza y comportamientos sociales que varían de una población a otra. Estas tradiciones culturales se transmiten a la siguiente generación mediante enseñanza e imitación; vea las figuras 1-18 y 52-13b.

RESUMEN: ENFOQUE EN LOS OBJETIVOS DE APRENDIZAJE

22.1 *(página 466)*

1 Describir las adaptaciones estructurales que tuvieron los primates para vivir en las copas de los árboles.

- Los **primates** son **mamíferos placentarios** que surgieron de pequeños mamíferos arborícolas (habitantes de árboles) parecidos a musarañas. Los primates poseen cinco dedos para asir, incluido un **pulgar** o dedo gordo del pie **oponible**; extremidades largas y delgadas que mueven libremente en las caderas y hombros; y ojos ubicados enfrente de la cabeza.

22.2 *(página 467)*

2 Mencionar los tres subórdenes de los primates y dar ejemplos representativos de cada uno.

- Los primates se dividen en tres subórdenes. El suborden Prosimii incluye lémures, gálagos y lórises. El suborden Tarsiiformes incluye a los tarseros. El suborden Anthropoidea incluye a los antropoides: monos, simios y humanos.

CENGAGENOW™ **Aprenda más acerca de la evolución de los primates al hacer clic sobre la figura en CengageNOW.**

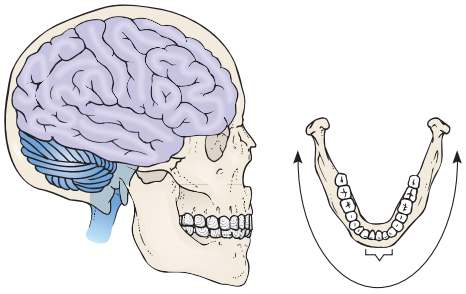
3 Distinguir entre antropoides, hominoides y homíninos.

- Los **antropoides** incluyen monos, simios y humanos. Los primeros antropoides se ramificaron en dos grupos: monos del Nuevo Mundo y monos del Viejo Mundo.
- Los **hominoides** incluyen simios y humanos. Los hominoides surgieron del linaje de los monos del Viejo Mundo. Existen cuatro géneros modernos de simios: gibones, orangutanes, gorilas y chimpancés.
- La línea **homínina** consiste de humanos y sus ancestros.

22.3 *(página 471)*

4 Describir las diferencias esqueléticas y craneales entre simios y homíninos.

- A diferencia de los esqueletos de simios, los esqueletos de homíninos tienen adaptaciones que reflejan la habilidad para pararse erguidos y caminar en dos pies. Estas adaptaciones incluyen una compleja curvatura de la columna vertebral, una pelvis más corta y más ancha, reposicionamiento del **foramen magnum** en la base del cráneo y un primer dedo del pie que está alineado con los otros dedos.
- El cráneo humano carece de **arcos superciliares** pronunciados, es más plano en la frente que los cráneos de simios y tiene una barbilla pronunciada. El cerebro humano es más grande que el de los simios y las mandíbulas están estructuradas de modo que los dientes están ordenados en forma de U.



CENGAGENOW™ **Aprenda más acerca de los esqueletos de monos, gorilas y humanos al hacer clic sobre la figura en CengageNOW.**

5 Describir brevemente a los siguientes homíninos tempranos: *Orrorin*, *Ardipithecus* y *Australopithecus anamensis*, *A. afarensis* y *A. africanus*.

- El ***Orrorin*** es un homínino primitivo que surgió hace aproximadamente 6 millones de años. Los investigadores que han estudiado los fósiles de los huesos de la pierna del *Orrorin* consideran que caminaba erguido y era **bípedo** (caminaba en dos pies).
- A las especies *Ardipithecus*, *Australopithecus* y *Paranthropus* con frecuencia se les denomina **australopitecinos**. Los australopitecinos eran bípedos, una característica homínina. La primera especie ***Ardipithecus***, el ***A. kadabba***, apareció hace aproximadamente 5.8 millones de años. El ***Ardipithecus ramidus***, que apareció hace más o menos 4.8 millones de años, pudo dar origen al ***Australopithecus anamensis***, que a su vez pudo dar origen a otro homínino primitivo, el ***Australopithecus afarensis***. Muchos paleoantropólogos consideran que el *A. afarensis* dio origen a varias especies de australopitecinos, incluido el ***Australopithecus africanus***, el *Paranthropus* spp. y posiblemente al *Homo habilis*.

6 Distinguir entre los siguientes miembros del género *Homo*: *H. habilis*, *H. ergaster*, *H. erectus*, *H. antecessor*, *H. heidelbergensis*, *H. neanderthalensis* y *H. sapiens*.

- El ***Homo habilis*** fue el homínino más antiguo conocido con algunas de las características humanas de las que carecían los australopitecinos, incluido un cerebro ligeramente más grande. El *Homo habilis* fabricaba herramientas burdas con piedras.
- Los fósiles mejor conocidos de ***H. ergaster***, que existió hace 2.0 a 1.4 millones de años, provienen de Kenia. El *Homo ergaster* pudo ser el ancestro directo de los humanos posteriores.
- El ***Homo erectus*** tenía un cerebro más grande que el *H. habilis*, fabricaba herramientas de piedra más elaboradas, y quizá usaba ropa, encendía fuegos y vivía en cuevas o refugios. El *Homo erectus*, que probablemente es una ramificación asiática tardía del *H. ergaster*, parece ser un callejón sin salida evolutivo.
- Los humanos arcaicos son descendientes con diversidad regional del *H. ergaster*, que vivió en África, Asia y Europa, desde hace más o menos 1.2 millones de años hasta hace 200,000 años. Los cerebros de los humanos arcaicos en esencia eran del mismo tamaño que los cerebros de los humanos actuales, aunque sus cráneos conservaban algunos caracteres ancestrales, y tenían culturas ricas y variadas.
- Algunos investigadores clasifican los fósiles más antiguos de humanos arcaicos descubiertos en Europa (en España) como ***Homo antecessor***. El *Homo antecessor* existió desde hace alrededor de 1.2 millones de años hasta hace 800,000 años.
- ***Homo heidelbergensis***, que apareció hace aproximadamente 600,000 años y existió hasta hace más o menos 300,000 años, pudo descender del *H. antecessor*. Esta homínino extinto tuvo un cerebro más grande, similar en tamaño al de los humanos modernos, que el *H. ergaster* o el *H. antecessor*. Muchos científicos que estudian al *H. heidelbergensis*, piensan que tanto neandertales como humanos modernos descienden de él.
- Los **neandertales** vivieron desde hace aproximadamente 250,000 hasta hace 30,000 años. Los neandertales tenían complexiones cortas y robustas; barbillas y frentes en retroceso; arcos superciliares pronunciados y mandíbulas pesadas; dientes frontales más grandes; y cavidades nasales con inusuales proyecciones óseas triangulares. Muchos científicos consideran que los neandertales eran una especie separada, ***Homo neanderthalensis***.
- Los ***Homo sapiens***, humanos anatómicamente modernos, existieron en África hace alrededor de 195,000 años. Hace más o menos 30,000 años, los humanos anatómicamente modernos eran los únicos miembros restantes del género *Homo*, sin incluir pequeñas poblaciones aisladas.

CENGAGENOW™ **Aprenda más acerca de los cráneos de Homo al hacer clic sobre la figura en CengageNOW.**

7 Discutir el origen de los humanos modernos.

- Recientes hallazgos fósiles y extensos análisis moleculares promueven el **(reciente) modelo fuera de África** como la principal explicación del origen de los humanos modernos que viven alrededor del mundo. Nuevos datos incluyen el descubrimiento de los restos fosilizados más antiguos del moderno *H. sapiens* en África, así como análisis de ADN mitocondrial, del cromosoma Y y de autosomas.

22.4 *(página 478)*

8 Describir el impacto de la cultura humana sobre la biosfera.

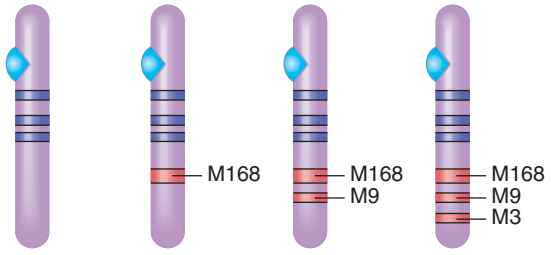
- El gran tamaño de cerebro de los humanos hace posible la transmisión del conocimiento de una generación a la siguiente. Dos avances significativos en la cultura humana fueron el desarrollo de la agricultura y la Revolución Industrial.

EVALÚE SU COMPRENSIÓN

1. Los primeros primates evolucionaron de (a) monotremas parecidos a musarañas (b) terápsidos (c) mamíferos placentarios parecidos a musarañas (d) tarseros (e) marsupiales parecidos a musarañas
2. Los antropoides están más cercanamente emparentados con _____ que con _____. (a) tarseros; lémures (b) lémures; monos (c) habitantes de árboles; tarseros (d) lémures; tarseros (e) habitantes de árboles; monos
3. ¿Con qué grupo los hominoides comparten al ancestro común más reciente? (a) monos del Viejo Mundo (b) monos del Nuevo Mundo (c) tarseros (d) lémures (e) lórises y gálagos
4. _____ en los humanos está centrado en la base del cráneo y coloca la cabeza para el andar erguido. (a) arcos superciliares (b) foramen magnum (c) pelvis (d) cresta craneal ósea (e) fémur
5. Los científicos llaman colectivamente a los humanos y sus ancestros *inmediatos* (a) mamíferos (b) primates (c) antropoides (d) hominoides (e) homíninos
6. El homínino más antiguo que los científicos colocaron en el género *Homo* es el (a) *H. habilis* (b) *H. ergaster* (c) *H. erectus* (d) *H. heidelbergensis* (e) *H. neanderthalensis*
7. Algunos científicos consideran ahora que los fósiles identificados como *Homo erectus* representan a ¿cuáles dos especies diferentes? (a) *H. habilis* y *H. erectus* (b) *H. ergaster* y *H. erectus* (c) *H. heidelbergensis* y *H. ergaster* (d) *H. neanderthalensis* y *H. erectus* (e) *H. neanderthalensis* y *H. sapiens*
8. Los humanos arcaicos aparecieron tan temprano como hace _____ años. (a) 5 millones (b) 1.2 millones (c) 250,000 (d) 1000,000 (e) 5000
9. Los _____ fueron un grupo primitivo de humanos con complexiones cortas y robustas, y arcos superciliares pronunciados que vivieron a lo largo de Europa y el oeste de Asia desde hace aproximadamente 250,000 hasta hace 30,000 años. (a) australopitecinos (b) driopitecinos (c) humanos arcaicos (d) neandertales e) cro-magnones
10. El cráneo de los humanos modernos *carece* de (a) caninos pequeños (b) un foramen magnum centrado en la base del cráneo (c) arcos superciliares pronunciados (d) ordenamiento de los dientes con forma de U en la mandíbula (e) una bóveda craneal grande
11. La comparación de material genético de individuos de poblaciones regionales de humanos, que se utiliza para ayudar a revelar el origen y migración de los humanos modernos, se conoce como (a) paleoarqueología (b) antropología cultural (c) antropología molecular (d) citogenética (e) dimorfismo genético
12. Coloque los siguientes homíninos en orden cronológico de aparición en el registro fósil, a partir del más temprano: 1. *H. ergaster* 2. *H. sapiens* 3. *H. neanderthalensis* 4. *H. erectus* (a) 1, 4, 2, 3 (b) 4, 1, 2, 3 (c) 4, 1, 3, 2 (d) 3, 1, 4, 2 (e) 1, 4, 3, 2

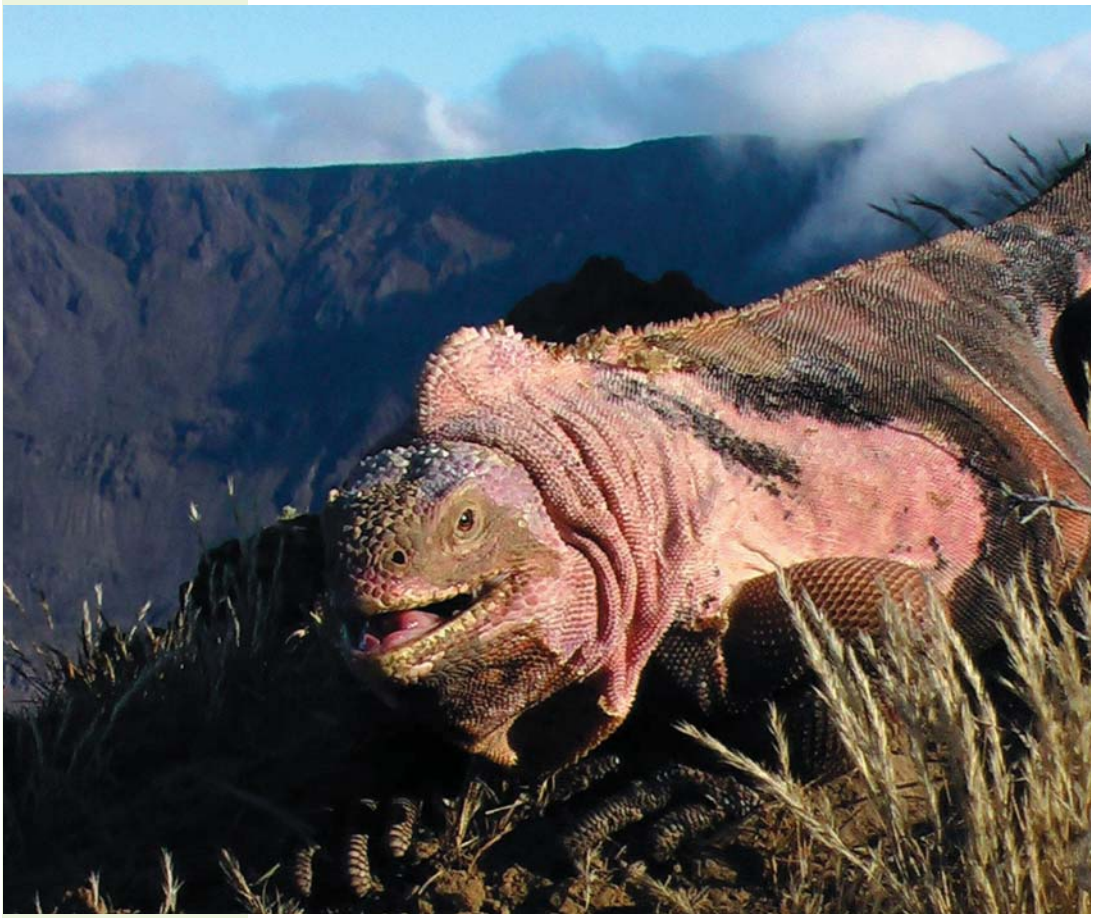
PENSAMIENTO CRÍTICO

1. Si el lector evaluara si otros humanos primitivos exterminaron a los neandertales, ¿qué tipo de evidencia arqueológica debería buscar?
2. Restos de *H. sapiens* se han encontrado en el sur de Europa junto con huesos de ciervos, pero en la actualidad el ciervo sólo existe en el norte de Europa y Asia. Explique la aparente discrepancia.
3. **VÍNCULO CON LA EVOLUCIÓN.** ¿Cuál fue el ancestro común de chimpancés y humanos: un chimpancé, un humano o ninguno? Explique su respuesta.
4. **VÍNCULO CON LA EVOLUCIÓN.** Algunos científicos dicen que la medicina moderna y las mejores medidas de sanidad hacen más lento o alteran el curso de la evolución humana en los países altamente desarrollados de la actualidad. Como resultado, la evolución en los humanos de hoy ha pasado de la supervivencia del más apto a la supervivencia de casi todos. ¿Considera que ésta es una idea válida? ¿Por qué sí o por qué no?
5. **ANÁLISIS DE DATOS.** Si el lector agregara el *H. floresiensis* a la figura 22-9, ¿dónde lo colocaría? Justifique su respuesta.
6. **ANÁLISIS DE DATOS.** Con la información de la figura 22-9, dibuje un cladograma simple que represente una hipótesis razonable de la evolución humana en el nivel género. (*Sugerencia:* el diagrama tendrá tres ramas).
7. **ANÁLISIS DE DATOS.** Los cuatro cromosomas que se muestran abajo son cromosomas Y de hombres en diferentes partes del mundo. Las bandas moradas representan genes específicos que son idénticos en los cuatro hombres. Las bandas rojas representan mutaciones genéticas (M) que aparecieron en diferentes momentos; M168 apareció hace aproximadamente 50,000 años, M9 hace alrededor de 40,000 años y M3 hace más o menos 10,000 años. Con base en lo que aprendió en este capítulo, identifique la fuente geográfica de los hombres que portan cada uno de estos cromosomas: africana, europea, amerindia y los primeros migrantes fuera de África. (Consulte la figura 22-14).



CENGAGENOW™ Preguntas adicionales están disponibles en CengageNOW en www.cengage.com/login.

23 Comprensión de la diversidad: sistemática



AP Images

Iguana rosada. Con base en análisis genéticos, esta iguana rosada se identificó como una nueva especie en 2009. La iguana habita el volcán Wolf en Isabela, una de las islas Galápagos.

CONCEPTOS CLAVE

23.1 Tradicionalmente los biólogos nombran a los organismos usando un sistema binomial (en el que cada especie tiene un nombre de género seguido por un epíteto específico) y clasifican a los organismos en categorías taxonómicas ordenadas en una jerarquía desde la más incluyente (dominio) hasta la menos incluyente (especie).

23.2 Con base en el conocimiento actual, las tres ramas principales del árbol de la vida son los tres dominios: Bacteria, Archaea y Eukarya.

23.3 La sistemática moderna busca reconstruir la filogenia (historia evolutiva de un grupo de especies) con base en la ascendencia común inferida a partir de caracteres (características) compartidos, incluidas semejanzas estructurales, de desarrollo, de comportamiento y moleculares, así como a partir de evidencia fósil.

23.4 Los cladogramas (un tipo de árbol filogenético) son diagramas de relaciones evolutivas hipotéticas; se construyen al analizar caracteres derivados compartidos.

El número total de especies vivas se estima entre 4 millones y 100 millones, pero sólo se han descrito alrededor de 1.8 millones. Los biólogos estiman que a la fecha han identificado menos de 10% de bacterias, más o menos 10% de hongos, sólo aproximadamente 2% de especies de nematodos (gusanos redondos) y menos de 20% de especies de insectos. De muchas regiones en el planeta todavía no se levanta un inventario cuidadoso, incluido el dosel del bosque, el suelo y las regiones profundas del océano.

Los biólogos descubren miles de nuevas especies cada año. Por ejemplo, en 2009, investigadores describieron una iguana rosada que habita en las islas Galápagos como una especie recientemente identificada (vea la fotografía). El equipo de investigación realizó análisis genéticos que indican que esta iguana se separó de otras iguanas hace alrededor de cinco millones de años.

La variedad de los organismos vivientes y los ecosistemas de los que son parte se conoce como **diversidad biológica** o **biodiversidad**. La totalidad de la vida sobre la Tierra representa la herencia biológica,

y la calidad de vida de todos los organismos depende de la salud y el equilibrio de esta red mundial de formas de vida. Por ejemplo, los humanos dependen de los organismos para mantener en la atmósfera la composición de gases que sostienen la vida, formar suelo, descomponer desechos, reciclar nutrientes y proporcionar alimento mutuo. Los humanos explotan muchas especies por su beneficio económico. Un ejemplo muy antropocéntrico (centrado en los humanos) de la importancia práctica de la biodiversidad es que más de 40% de las recetas que surten los farmacéuticos en Estados Unidos se obtiene de organismos vivientes. Los investigadores recién comienzan a aprender cómo distinguir de manera efectiva los organismos que pueden ser el origen de medicamentos potenciales. Por desgracia, la actividad humana reduce seriamente la biodiversidad y las especies se extinguen más rápido de lo que los investigadores pueden estudiarlas. (Vea en el capítulo 57 la discusión acerca del declive de la biodiversidad).

Alarmados por estas extinciones, los biólogos se movilizan para identificar con mayor rapidez las nuevas especies y para conservar la biodiversidad. Muchos de ellos están de acuerdo en que describir y clasificar todas las especies sobrevivientes del mundo debe ser una meta científica privilegiada en el siglo XXI. Trabajos de investigación internacionales como el *Catálogo de la vida* y la *Enciclopedia de la vida* han contribuido en gran medida hacia la realización de esta meta. El *Catálogo de la vida* es la obra de un equipo de investigación que colabora a nivel internacional para gestionar una amplia base de datos global que esté disponible en Internet. El *Catálogo de la vida* clasifica y presenta una lista de todas las especies conocidas del mundo. La *Enciclopedia de la vida* (*EOL* por sus siglas en inglés), un proyecto comenzado en el 2007, es una base de datos electrónica que incluirá una página de inicio para cada especie. Los datos incluirán alternativa de nombres para cada organismo, clasificación, hábitat, distribución y dieta. La Convención para la Diversidad Biológica es un tratado internacional firmado por 190 países comprometidos para reducir la "tasa de pérdida de la biodiversidad". Esta convención se compromete a desarrollar estrategias para la conservación y el uso sustentable de la diversidad biológica de la Tierra.

En este capítulo aprenderás más acerca de la evolución y la transferencia de información, dos de los temas básicos de la vida introducidos en el capítulo 1. Explorarás algunos de los enfoques y métodos empleados por los biólogos para clasificar los organismos y para inferir su historia y relaciones evolutivas. La información proviene de muchas fuentes, incluidos fósiles, biogeografía, patrones de desarrollo y características estructurales y de comportamiento. Los avances en la secuenciación de ADN han generado enormes cúmulos de datos acerca de semejanzas y diferencias moleculares.

Los sistemáticos organizan la información acerca de los organismos que estudian en grandes bases de datos y la manipulan mediante algoritmos de computadora para generar hipótesis acerca de relaciones evolutivas. A partir de estos datos los biólogos construyen un "árbol de la vida". Conforme métodos moleculares más avanzados y el descubrimiento de nuevos fósiles brinden nuevos datos, la información antigua deberá reinterpretarse. Conforme se adquiere mayor comprensión de cómo se relacionan los organismos, se revisa la forma como se clasifican y cambia la estructura del árbol de la vida.

23.1 CLASIFICACIÓN DE LOS ORGANISMOS

OBJETIVOS DE APRENDIZAJE

1. Formular dos justificaciones para el uso de los nombres y clasificaciones científicos de los organismos.
2. Describir el sistema binomial de nomenclatura de organismos y ordenar las categorías de Linneo en forma jerárquica, de la más incluyente a la menos incluyente.

El estudio científico de la diversidad de los organismos y sus relaciones evolutivas se llama **sistemática**. Recuerde de los primeros capítulos (por ejemplo, vea el capítulo 18) que la **evolución** es la acumulación a lo largo del tiempo de cambios hereditarios dentro de las poblaciones. Un aspecto importante de la sistemática es la **taxonomía**, la ciencia de nombrar, describir y clasificar organismos. En biología, el término **clasificación** significa ordenar los organismos en grupos con base en semejanzas que reflejen relaciones evolutivas entre linajes.

Los organismos se nombran usando un sistema binomial

Dado que existen millones de tipos de organismos, los científicos necesitan un sistema para identificarlos con precisión. Imagine el lector que está a punto de desarrollar un sistema de clasificación. ¿Cómo usaría lo que ya sabe acerca de las cosas vivientes para asignarlas a categorías? ¿Colocaría insectos, murciélagos y aves en una categoría porque todos tienen alas y vuelan? ¿Acaso colocaría a calamares, ballenas, peces, pingüinos y campeones olímpicos de nado de dorso en otra categoría, sólo porque todos ellos nadan? ¿O clasificaría a los organismos de acuerdo con un esquema culinario, y colocaría langostas y atún en la misma parte del menú, quizá por identificarlos como "comida marina"? Cualquiera de estos esquemas es válido, dependiendo de su propósito. A lo largo de la historia se han usado métodos similares. San Agustín, en el siglo IV, clasificó a los animales como útiles, dañinos o superfluos para los humanos. Durante el Renacimiento, los escolásticos comenzaron a desarrollar categorías con base en las características de los organismos.

De los muchos sistemas de clasificación que se desarrollaron, el que diseñó Carolus Linneo a mediados del siglo XVIII sobrevive en la actualidad con algunas modificaciones. Linneo agrupó a los organismos de acuerdo con sus semejanzas, principalmente las estructurales.

Antes de mediados del siglo XVIII, cada especie tenía un nombre descriptivo muy largo, ¡que en ocasiones consistía de diez o más palabras en latín! Linneo simplificó la clasificación científica y desarrolló un **sistema binomial de nomenclatura** en el que a cada especie se le asignaba un nombre único de dos partes. La primera parte de un nombre científico binomial es un sustantivo que designa el **género**, y la segunda parte es un adjetivo que modifica al sustantivo y se llama **epíteto específico**.

El nombre de género siempre comienza con mayúscula, mientras que el epíteto específico usualmente va en minúscula. Ambos nombres se subrayan o se escriben en cursivas. El nombre de género, o genérico, puede usarse solo para designar a todas las especies en el género (por ejemplo, el género *Quercus* incluye a todas las especies de roble). Observe que el epíteto solo, *no* es el nombre de la especie. De hecho, el mismo epíteto específico puede usarse como segundo nombre de especies en diferentes géneros. Por ejemplo, *Quercus alba* es el nombre científico de especie para el roble blanco y *Salix alba* es el nombre de especie

para el sauce blanco (*alba* proviene de una palabra en latín que significa "blanco"). En consecuencia, deben usarse ambas partes del nombre para identificar con precisión a la especie. El epíteto específico nunca se usa solo; siempre debe seguir al nombre de género completo o abreviado, por ejemplo, *Quercus alba* o *Q. alba*.

Por lo general los nombres científicos derivan de raíces griegas o latinas, o de versiones latinizadas de nombres de personas, lugares o características. Por ejemplo, el nombre genérico para la bacteria *Escherichia coli* se basa en el nombre del científico, Theodor Escherich, que la describió por primera vez. El epíteto específico *coli* recuerda que *E. coli* vive en el colon (intestino grueso).

La mayoría de las áreas de la biología dependen de los nombres y clasificaciones científicos. Por ejemplo, para estudiar los efectos de la contaminación sobre una comunidad acuática, los biólogos deben registrar con precisión el número relativo de cada tipo de organismo presente y los cambios en sus poblaciones con el paso del tiempo. Esto requiere que todos los investigadores identifiquen cada especie de manera exacta por su nombre.

Los nombres científicos permiten a la biología ser una ciencia verdaderamente internacional. Aun cuando los nombres comunes de un organismo varíen en diferentes localidades e idiomas, un organismo puede identificarse de manera universal por su nombre científico. Un investigador en Puerto Rico sabe exactamente cuáles organismos se usaron en un estudio publicado por un científico ruso y por tanto puede repetir o extender los experimentos de éste usando la misma especie.

Cada nivel taxonómico es más general que el que está abajo de él

Linneo diseñó un sistema para asignar a las especies a una jerarquía de grupos cada vez más amplios. Conforme se sube por la jerarquía, cada grupo es más incluyente; esto es, incluye a los grupos abajo de él. Cuando estableció su sistema, Linneo no tenía en mente una teoría de la evolución. Tampoco tenía una idea del gran número de organismos existentes (vivientes) y extintos que se descubrirían más tarde. Sin embargo, su sistema ha probado ser notablemente flexible y adaptable a los nuevos conocimientos y teorías biológicos. Muy pocos inventos del siglo XVIII sobreviven en la actualidad en una forma que sus creadores podrían reconocer.

El intervalo de categorías taxonómicas desde especie hasta dominio forman una jerarquía (**FIGURA 23-1** y **TABLA 23-1**). Las especies cercanamente emparentadas se asignan al mismo género y los géneros cercanamente emparentados se agrupan en una sola **familia**. Las familias se agrupan en **órdenes**, los órdenes en **clases**, las clases en **filos**, los filos en **reinos** (algunos biólogos usan el término *división* para esta categoría en las plantas) y los reinos en **dominios**. Una especie se considera una entidad biológica verdadera, pero las categorías taxonómicas arriba del nivel de especie, al menos hasta hace poco, son constructos artificiales que se usan para catalogar de manera conveniente las diversas formas de vida sobre la Tierra. Como estudiará en este capítulo, los sistemáticos modernos trabajan para validar los grupos taxonómicos.

Un **taxón** es un grupo formal de organismos en algún nivel dado, como especie, género o filo. Por ejemplo, la clase Mammalia es un taxón que incluye muchos órdenes diferentes. Un taxón puede separarse en subgrupos, como subfilos o superclases. El subfilo Vertebrata, un subgrupo del filo Chordata, es un taxón que contiene muchas clases, incluidos Amphibia y Mammalia.

TABLA 23-1 Clasificación del maíz

Dominio	Eukarya Organismos que tienen núcleos y otros organelos encerrados con una membrana
Reino	Plantae Organismos terrestres, multicelulares, fotosintéticos
Filo	Anthophyta Plantas vasculares con flores, frutos y semillas
Clase	Monocotiledóneas Monocotiledóneas: plantas que florecen con una hoja seminal (cotiledón) y partes florales en tres
Orden	Commelinales Monocotiledóneas con partes florales reducidas, hojas alargadas y frutos secos con una semilla
Familia	Poaceae Céspedes con tallos huecos, el fruto es un grano, abundante endospermo en la semilla
Género	*Zea* Césped anual alto con flores femenina y masculina separadas
Especie	*Zea mays* Maíz

Repaso

- ¿Cuáles con las características clave del sistema binomial de nomenclatura?
- ¿Cuáles son las ventajas de usar nombres científicos en lugar de comunes para los organismos?
- Clasifique al gato doméstico, con taxones desde dominio hasta especie.

23.2 DETERMINACIÓN DE LAS PRINCIPALES RAMAS EN EL ÁRBOL DE LA VIDA

OBJETIVOS DE APRENDIZAJE

3 Describir los tres dominios y argumentar a favor y en contra de clasificar a los organismos en los dominios. (Comparar este enfoque con el uso de reinos como la principal categoría de clasificación).

4 Interpretar un cladograma, y describir el significado de sus nodos y ramas específicos.

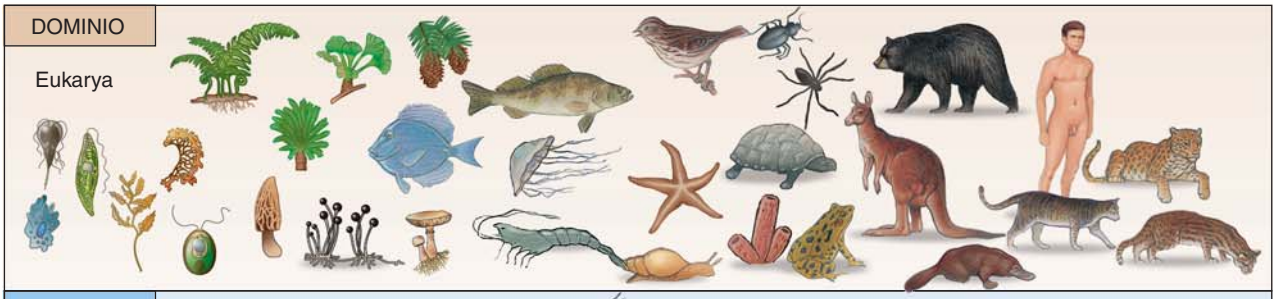
La historia de la taxonomía en los niveles de reino y dominio es un buen ejemplo del proceso de la ciencia. En esta sección se revisarán algunos puntos destacados de este proceso.

La sistemática es una ciencia en evolución

Desde la época de Aristóteles y hasta mediados del siglo XIX, los biólogos dividieron los organismos en dos reinos: **Plantae** y **Animalia**. Después del desarrollo del microscopio se volvió cada vez más obvio que muchos

DOMINIO

Eukarya



REINO

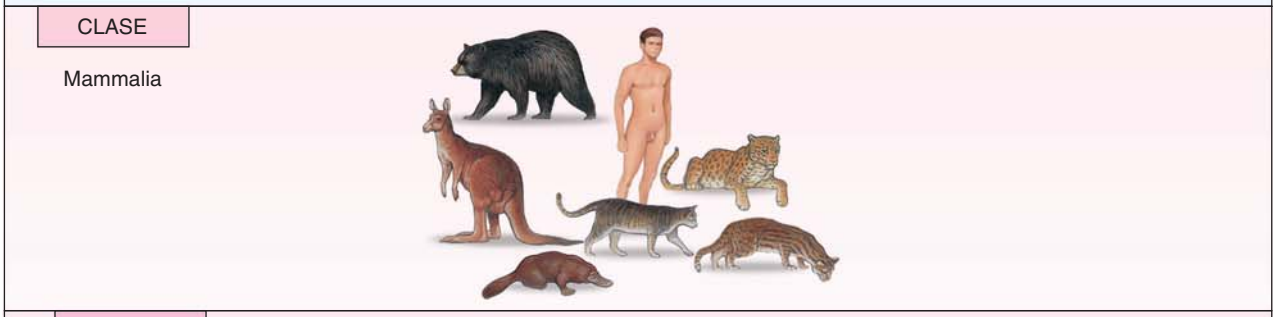
Animalia

FILO

Chordata

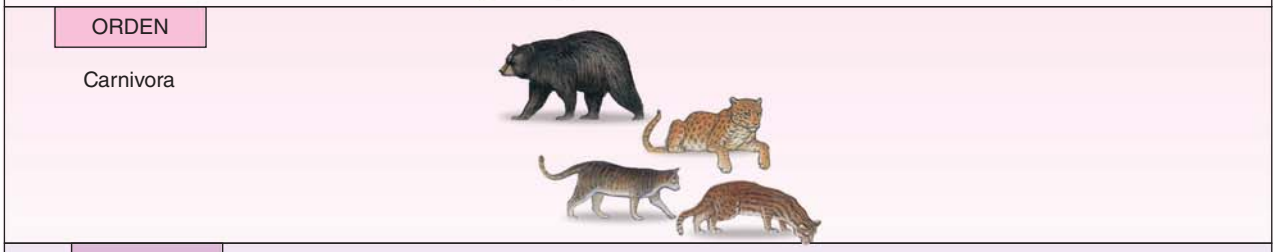
CLASE

Mammalia



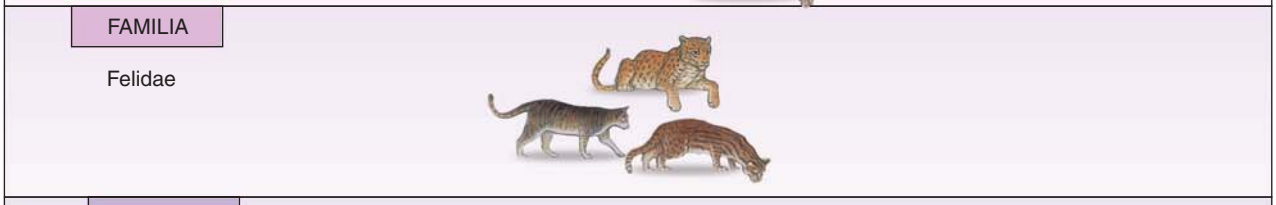
ORDEN

Carnivora



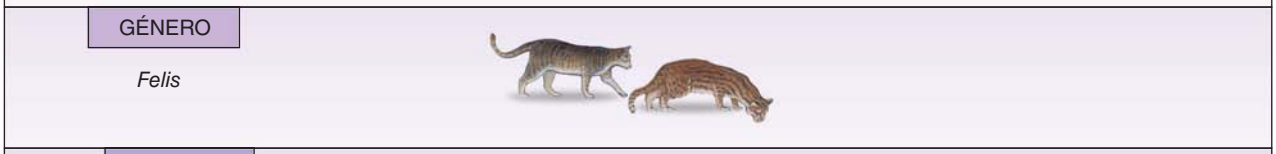
FAMILIA

Felidae



GÉNERO

Felis



ESPECIE

Felis catus

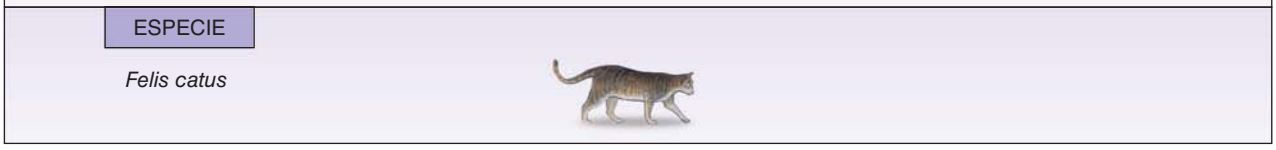


FIGURA 23-1 Principales categorías utilizadas en la clasificación
Aquí se clasifica al gato doméstico (*Felis catus*) para ilustrar la organización jerárquica del sistema taxonómico de Linneo. Cada nivel es más incluyente que el que está bajo él, lo que significa que incluye más grupos de organismos.

organismos no podían asignarse con facilidad al reino vegetal o al reino animal. Por ejemplo, el organismo unicelular *Euglena* se ha clasificado en varias ocasiones en el reino vegetal y en el reino animal, pero en realidad no encaja en ninguno de ellos. La *Euglena* realiza fotosíntesis en la luz, pero en la oscuridad usa su flagelo para moverse en busca de alimento (vea la figura 26-5). En 1866 un biólogo alemán, Ernst Haeckel, propuso el establecimiento de un tercer reino, **Protista**, para acomodar a las bacterias y otros microorganismos. Sin embargo, los biólogos ignoraron este reino durante casi cien años.

En 1937, el biólogo marino francés Edouard Chatton sugirió el término *procariotique* ("antes del núcleo") para describir a las bacterias y el término *eucariotique* ("núcleo verdadero") para describir a todas las otras células. Ahora los biólogos aceptan de manera universal esta dicotomía entre procariotas y eucariotas como una divergencia evolutiva fundamental.

En la década de 1960, los avances en microscopia electrónica y técnicas bioquímicas revelaron más diferencias celulares que inspiraron muchas nuevas propuestas para la clasificación de los organismos. En 1969, R. H. Whittaker propuso una clasificación de cinco reinos con base principalmente en la estructura celular y la forma en que los organismos obtienen nutrientes de su ambiente. (Aunque por lo general se le acredita a Whittaker, el concepto de cinco reinos en realidad fue propuesto por primera vez en 1949 por T. L. Jahn y F. Jahn en su libro *How to Know the Protozoa*).

Whittaker sugirió que los hongos (que incluyen setas, mohos y levaduras) se removieran del reino vegetal y se clasificaran en su propio reino, **Fungi**. Después de todo, los hongos no son fotosintéticos y deben absorber nutrientes producidos por otros organismos. Los hongos también difieren de las plantas en la composición de sus paredes celulares, en sus estructuras corporales y en sus modos de reproducción. El reino **Prokaryotae** se estableció para alojar a las bacterias, que son diferentes de todos los demás organismos en que no tienen núcleos distintivos ni otros organelos membranosos y no experimentan división mitótica (vea la figura 4-6).

A finales de la década de 1970, Carl Woese, de la Universidad de Illinois, y sus colegas comenzaron a estudiar las relaciones evolutivas entre los organismos al analizar su ARNr 16S. Mediante análisis de secuencias, Woese usó variaciones en esta molécula universal para desafiar la visión largo tiempo sostenida de que todos los procariotas están cercanamente emparentados y son muy parecidos unos a otros. Él demostró que existen dos grupos diferentes de procariotas, arqueas y bacterias. Woese argumentó que los procariotas representan dos de las tres ramas principales de los organismos.

La hipótesis de Woese ganó apoyo en 1996, cuando Carol J. Bult, del Instituto de Investigación Genómica en Rockville, Maryland, reportó en la revista *Science* que ella y sus colaboradores secuenciaron el genoma completo de una arquea productora de metano, *Methanococcus jannaschii*. Cuando los investigadores compararon las secuencias génicas con las de dos bacterias secuenciadas antes, descubrieron que coincidían menos de la mitad de los genes. La secuencia genética indica que las arqueas tienen una combinación de genes parecidos a los de las bacterias y los eucariotas. Los biólogos han identificado otras importantes diferencias entre bacterias y arqueas. Por ejemplo, las bacterias se caracterizan por la presencia de un compuesto llamado peptidoglicano en sus paredes celulares, mientras que este compuesto no está presente en las arqueas. Con base en evidencia molecular, los biólogos ahora dividen a los procariotas en dos grandes grupos: **Bacteria** y **Archaea**.

El reino Protista ha tenido una historia interesante. Los biólogos colocaron la *Euglena*, junto con otros organismos unicelulares tradicionalmente conocidos como protozoarios, en el reino Protista. En varios momentos también asignaron al reino Protista a las algas (incluidas las formas multicelulares), los oomicetos y los mohos mucilaginosos. En consecuencia, este reino se convirtió en un diverso grupo de organismos eucariotas principalmente unicelulares y acuáticos. Desde hace algunos años, los sistemáticos establecieron que los grupos protista no descendían de un ancestro común reciente. Como estudiará en el capítulo 26, muchos biólogos abandonaron el reino Protista (así como una clasificación de reinos para plantas y animales) y ahora asignan los eucariotas a cinco "supergrupos" con base en datos moleculares.

Los tres dominios forman las tres ramas principales del árbol de la vida

Con base en diferencias moleculares fundamentales entre bacterias, arqueas y eucariotas, los biólogos ahora clasifican a los organismos en tres dominios: **Archaea**, **Bacteria** y **Eukarya (eucarya)** (eucariotas). Los sistemáticos infirieron que los tres dominios son las tres ramas principales del árbol de la vida (**FIGURA 23-2**). En el capítulo 25 se estudiarán los caracteres que distinguen dichos dominios. Como estudiará en el capítulo 24, los virus son un caso especial y no se clasifican en alguno de los tres dominios.

PUNTO CLAVE **Los biólogos clasifican a los organismos en tres grandes categorías llamadas dominios.**

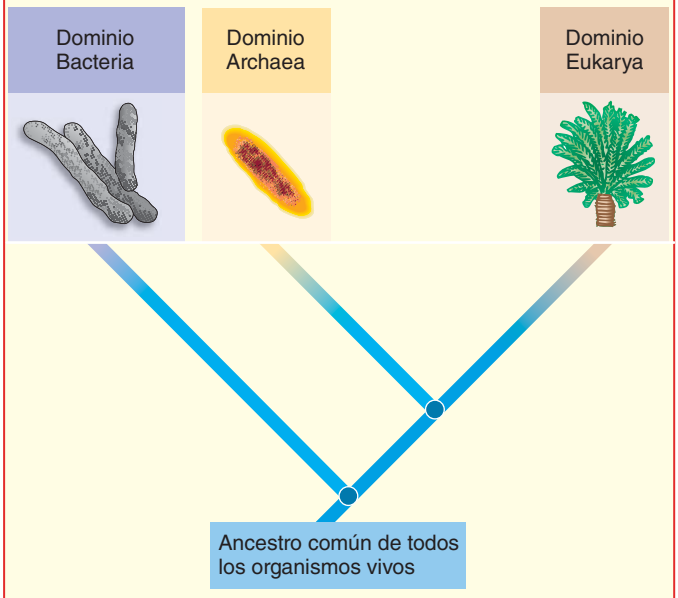


FIGURA 23-2 ***Animada*** **Los tres dominios**
Este cladograma, un tipo de árbol evolutivo, ilustra las relaciones evolutivas entre organismos en los tres dominios. Cada rama representa un clado, un grupo de organismos con un ancestro común reciente. Cada nodo (*círculo*) representa el punto cuando dos grupos divergieron uno del otro.

Algunos biólogos se alejan de las categorías de Linneo

La mayoría de los biólogos ahora clasifican a los organismos en los tres dominios. Algunos siguen clasificando los organismos en reinos: Bacteria, Archaea, Fungi, Plantae y Animalia, pero muchos sistemáticos ya no reconocen el "reino Protista". (Consulte la **TABLA 23-2**). En vez de ello, asignan los protistas a varios "supergrupos" que reflejan con más precisión las relaciones evolutivas.

Muchos sistemáticos argumentan que las tradicionales categorías jerárquicas de Linneo son limitantes y no se ajustan bien a los hallazgos recientes. Sostienen que el uso de reinos, clases y otras categorías son problemáticas y que la clasificación que emplea estas categorías debe modificarse con frecuencia conforme los investigadores reúnen más datos. El anterior reino Protista es un buen ejemplo de la necesidad de reevaluar continuamente y cambiar las clasificaciones.

Algunos sistemáticos prefieren clasificar los organismos en clados. Un **clado** se define como un grupo de organismos que comparten *caracteres* (características) heredadas de un ancestro común. Dichos sistemáticos prefieren identificar clados y clasificarlos en uno de los tres dominios, en vez de usar el tradicional sistema jerárquico.

Algunos biólogos usan un método de clasificación conocido como **PhyloCode**, en el que los organismos se agrupan en clados con base en relaciones evolutivas. Una especie se define como un segmento de un linaje poblacional. En este sistema no se requieren categorías taxonómicas. Los defensores del PhyloCode argumentan que este sistema evita el problema de cambiar los nombres cuando el descubrimiento de nuevas especies requiere modificar las categorías. El sistema también facilita la nomenclatura de los clados uno a la vez conforme se descubren.

En esta edición de *Biología* los organismos se clasifican usando los tres dominios y también se les clasifica usando la taxonomía tradicional. Se recuerda a los lectores con frecuencia que las clasificaciones tradicionales son categorías desarrolladas por conveniencia y que cambian conforme se analizan nuevos datos. Los taxonomistas deben reclasificar a los organismos conforme ajustan las hipótesis acerca de las relaciones entre los organismos.

Los árboles filogenéticos muestran hipótesis de relaciones evolutivas

Los sistemáticos usan **árboles filogenéticos** para representar de manera gráfica las hipótesis de relaciones evolutivas entre organismos que tienen un ancestro común. En la figura 23-2 se usa un árbol filogenético para ilustrar la relación de los tres dominios y el árbol filogenético de la **FIGURA 23-3** ilustra las principales ramas que constituyen cada uno de los tres dominios. Este último es una de las versiones actuales del árbol de la vida.

TABLA 23-2 Dominios y reinos

Dominio	Reino	Características	Papel ecológico y comentarios
Bacteria	Bacteria	Procariotas (carecen de núcleos distintivos y otros organelos membranosos), unicelulares, microscópicos, paredes celulares usualmente compuestas de peptidoglicano.	La mayoría son desintegradores, algunos parásitos (y patógenos), algunos autótrofos quimiosintéticos, algunos fotosintéticos, importantes en el reciclaje de nitrógeno y otros elementos, algunos se utilizan en procesos industriales.
Archaea	Archaea	Procariotas, unicelulares, microscópicos, peptidoglicano ausente en paredes celulares, difiere bioquímicamente de las bacterias.	Los metanógenos son anaerobios que habitan drenajes, pantanos y sistemas digestivos animales; halófilos extremos habitan ambientes salinos, termófilos extremos habitan ambientes calurosos, en ocasiones ácidos.
	Los protistas se clasificaron antes en el reino Protista; ahora se asignan a varios "supergrupos"	Eucariotas, principalmente unicelulares o multicelulares simples.	Los protozoarios son una parte importante del zooplancton. Las algas son productores importantes, especialmente en ecosistemas marinos y de agua dulce, importante fuente de oxígeno. Algunos protistas causan enfermedades, por ejemplo, malaria.
	Plantae	Eucariotas, multicelulares, fotosintéticos, poseen órganos reproductores multicelulares, alternación de generaciones, paredes celulares de celulosa.	La biosfera terrestre depende de las plantas en su papel como productores primarios, importante fuente de oxígeno en la atmósfera de la Tierra.
Eukarya*	Fungi	Eucariotas, heterótrofos, absorben nutrientes, no realizan fotosíntesis, cuerpo compuesto de hifas con forma de hilo que forman masas enmarañadas que infiltran alimento o hábitat, paredes celulares de quitina.	Desintegradores, algunos parásitos (y patógenos), algunos forman importantes relaciones simbióticas con raíces de plantas (micorrizas) o algas (líquenes), algunos se utilizan como alimento, la levadura se usa en la elaboración de pan y bebidas alcohólicas; algunos se usan para fabricar químicos industriales o antibióticos, responsables de gran parte de la putrefacción y la pérdida de cultivos.
	Animalia	Eucariotas, heterótrofos multicelulares, muchos presentan diferenciación tisular y sistemas orgánicos complejos, la mayoría pueden moverse mediante contracción muscular, tejido nervioso coordina respuestas a los estímulos.	Consumidores; algunos especializados como herbívoros, carnívoros o comedores de detritos.

*Para otro enfoque de la clasificación de los eukarya consulte la figura 23-3.

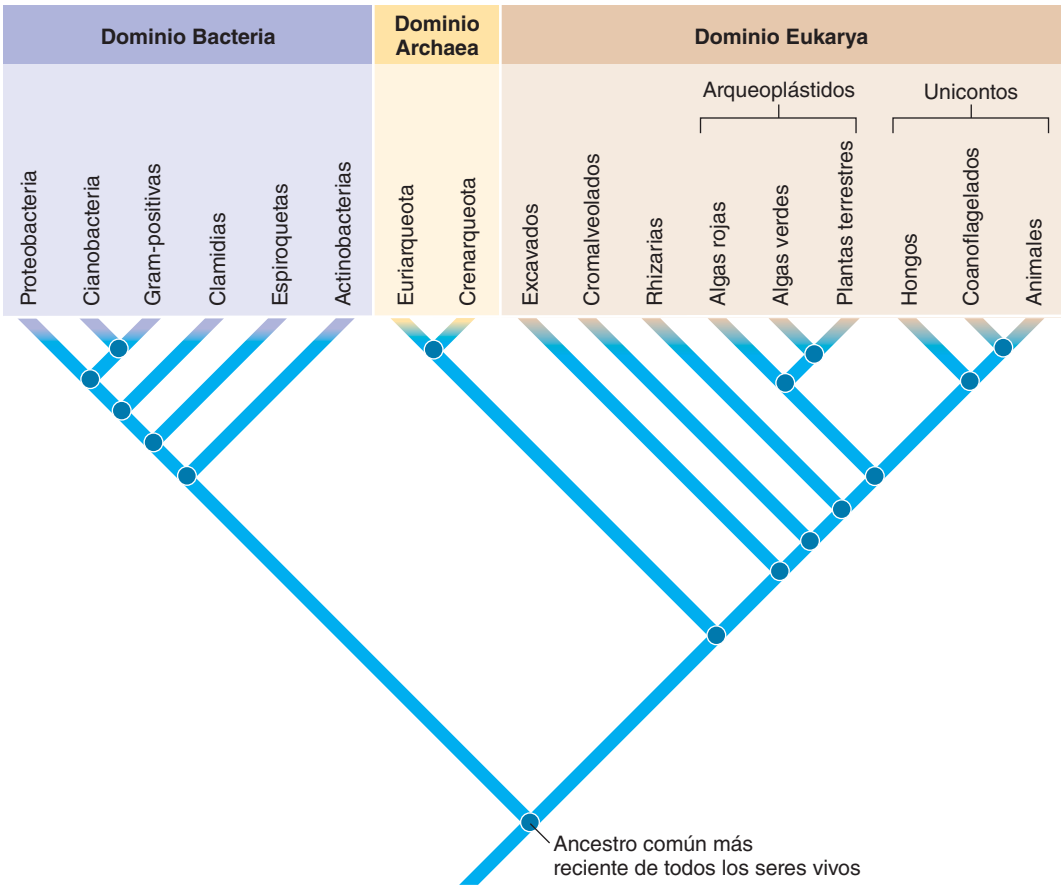


FIGURA 23-3 **El árbol de la vida, una obra en progreso**

Aquí se muestran algunas de las principales ramas de cada uno de los tres dominios. Conforme se analicen nuevos datos, cambiarán las relaciones de algunas de las ramas.

El tipo de árbol filogenético que se usa en este libro se llama **cladograma**. Cada **rama** de un cladograma representa un clado, un grupo de organismos con un ancestro común. Cada punto de ramificación, conocido como **nodo** (ilustrado mediante un círculo), representa la divergencia, o división, de dos o más grupos nuevos de un ancestro común. Por tanto, el nodo representa el *ancestro común más reciente* de cada clado mostrado por las ramas. De esta forma, un cladograma usa las posiciones de los puntos de ramificación para ilustrar la relación evolutiva hipotética entre taxones. Cada rama representa una o más características compartidas por el clado, pero que no se encuentran en los ancestros del clado. (En la siguiente sección se estudian los *caracteres derivados compartidos*). Estas características compartidas pueden indicarse mediante etiquetas o por barras a través de las ramas.

Los cladogramas están enraizados si se conoce al ancestro común más reciente. La **raíz**, o nodo en la base del cladograma, representa al ancestro común más reciente de todos los clados mostrados en el árbol. Conforme lea el resto del capítulo, estudiará más acerca de la construcción de los cladogramas.

Aunque un cladograma representa las relaciones evolutivas de cada grupo a lo largo del tiempo, las *longitudes* de las ramas no indican *cuándo* evolucionó una especie particular. Otros tipos de árboles filogenéticos, por ejemplo, los *filogramas*, pueden construirse para indicar el tiempo, o la rapidez de evolución, así como para indicar las relaciones entre taxones. En un filograma, la longitud de las ramas es proporcional a la cantidad de cambio inferido en las características.

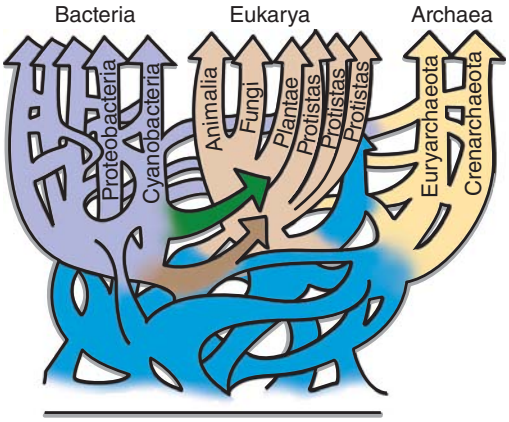
Los sistemáticos todavía consideran otras hipótesis

Cuando se piensa en cómo los organismos adquieren sus genes, se piensa en la **transferencia genética vertical** en la que los genes se transmiten del progenitor a la descendencia dentro de la misma especie. Conforme los biólogos investigaban el origen y las relaciones de los dominios, descubrieron que la evolución no siempre es lineal. Durante el curso de la evolución los genes no sólo se transmitieron "verticalmente" de una generación a la siguiente, sino que también se intercambiaron de manera lateral. Dicho intercambio genético entre organismos en un taxón y organismos no relacionados en otro taxón se conoce como **transferencia genética horizontal** o *transferencia genética lateral*. En este proceso los genes se mueven de una especie a otra en la misma generación.

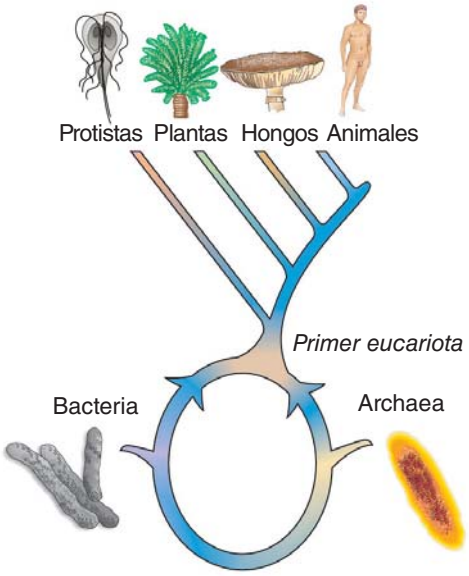
La transferencia genética horizontal puede ocurrir de varias maneras, ya sea por intercambio de ADN entre diferentes poblaciones o especies de bacterias, o por cruza entre grupos cercanamente emparentados. En eucariotas la transferencia genética horizontal ha ocurrido por endosimbiosis, un proceso en el que un organismo vive dentro de la célula de otro organismo y los dos se convierten en uno solo que es funcional. De hecho, es muy probable que las células eucariotas evolucionaran a partir de células procariotas que vivieron de manera simbiótica una dentro de otra. Recuerde que el origen de mitocondrias y cloroplastos se considera ocurrió a partir de procariotas que vivieron como endosimbiontes dentro de otras células (vea el capítulo 21).

Con base en lo que se sabe ahora acerca de la transferencia genética horizontal, algunos sistemáticos argumentan que el ancestro común de todos los seres vivos pudo ser una *comunidad* de especies que intercambiaron sus genes. Algunos sistemáticos sugieren que no hay un árbol de la vida simple y han propuesto hipótesis alternativas. Un grupo plantea la hipótesis de un arbusto complejo con muchas ramas interconectadas (**FIGURA 23-4a**). Investigadores de la Universidad de California en Los Ángeles propusieron recientemente otro enfoque: que el árbol de la vida en realidad puede ser un anillo de vida (**FIGURA 23-4b**). Estos sistemáticos proponen la hipótesis, con base en su análisis de cientos de genes, de que la transferencia genética horizontal entre bacterias y arqueas dio origen a los eucariotas. La transferencia genética horizontal parece ser un proceso continuo entre los miembros de los tres dominios.

La evolución de la sistemática refleja el proceso creativo y dinámico de la ciencia. Los sistemáticos son muy sensibles a los datos nuevos y, en consecuencia, la clasificación de los organismos en todos los niveles es un proceso siempre cambiante. Aunque muchos biólogos se alejan de un sistema jerárquico, algunos sugieren agregar nuevos grupos de modo que el enfoque clásico se actualice con los nuevos hallazgos. Cualquiera que sea el enfoque empleado, la meta de la sistemática es basar la clasificación en el cambio y las relaciones evolutivas.



(a) El enfoque de tres dominios se dibujó para mostrar transferencia genética horizontal como un proceso continuo entre dominios y también entre grupos dentro de cada dominio. Sólo se etiquetan algunas de las ramas. La flecha café diagonal representa endosimbiosis mitocondrial; la flecha verde diagonal representa endosimbiosis de cloroplasto.



(b) El anillo de la vida se basa en la hipótesis de que la transferencia genética lateral entre bacterias y arqueas dio origen a los eucariotas.

FIGURA 23-4 Otras maneras de representar el árbol de la vida
(Inciso **a** con base en Doolittle, W. F., *Science*, vol. 284, pp. 2124–2128, 1999; inciso **b** con base en Rivera M. C. y J. A. Lake. *Nature*, vol. 431, pp. 152-155, 9 de septiembre de 2004.)

Repaso

- ¿Cuáles son algunas de las características distintivas de cada uno de los tres dominios? ¿Y del reino Fungi?
- ¿En cuál dominio y reino clasificaría el lector a cada uno de los siguientes: el sauce blanco, la bacteria *Escherichia coli*, la tenia y el moho del pan negro?
- ¿Qué representa cada rama en un cladograma? ¿Y cada nodo?

23.3 RECONSTRUCCIÓN DE LA HISTORIA EVOLUTIVA

OBJETIVOS DE APRENDIZAJE

5 Revisar de manera crítica las dificultades que se encuentran al elegir criterios taxonómicos.
6 Aplicar el concepto de caracteres derivados compartidos en la clasificación de organismos.
7 Describir cómo los análisis de homologías moleculares contribuyen a la ciencia de la sistemática.
8 Contrastar los taxones monofilético, parafilético y polifilético.

La taxonomía moderna se basa en la evolución. La meta es reconstruir la **filogenia** (en sentido literal, "producción de filos"), la historia evolutiva de un grupo de organismos a partir de un ancestro común. Conforme los sistemáticos determinan las relaciones evolutivas entre especies, y entre especies y taxones superiores, construyen clasificaciones con base en la ascendencia común. En consecuencia, la sistemática refleja la integración de todos los procesos y evidencias evolutivos. La sistemática está en el centro de cómo se entiende y explica la existencia no aleatoria y las relaciones de las formas de vida sobre la Tierra.

Una vez establecidas las filogenias, ayudan a responder otras preguntas de la biología. Por ejemplo, las filogenias ayudan a comprender los patrones evolutivos que pueden proporcionar pistas acerca del origen y la dispersión del VIH y otros patógenos. Las filogenias también ayudan a los biólogos a identificar nuevas especies y predecir sus características. Los sistemáticos pueden clasificar una nueva especie con base en los caracteres específicos que comparte con otros organismos en un taxón particular. Entonces pueden inferir que la nueva especie comparte otros caracteres con los organismos en dicho grupo.

Conforme lea las siguientes secciones recuerde que las filogenias son hipótesis puestas a prueba. Se sostienen o rechazan mediante los datos disponibles. La sistemática avanza al reevaluar en forma constante datos, hipótesis y constructos teóricos. Conforme se descubren nuevos datos y se reinterpretan los datos anteriores, los sistemáticos modifican sus hipótesis. Como resultado, se revisa continuamente la comprensión de cómo se relacionan los organismos y la forma en que

se clasifican los organismos. La sistemática es una ciencia dinámica que cambia conforme los biólogos descubren nuevas especies y usan técnicas cada vez más avanzadas para investigar las relaciones evolutivas entre los organismos.

Recuerde que una **población** está constituida por todos los individuos de la misma especie que viven en un área particular. Una población tiene una dimensión en el espacio (su rango geográfico) y también una dimensión en el tiempo. Cada población se extiende hacia atrás en el tiempo. Un poco como las ramas de un árbol, una población puede divergir lo suficiente de otras poblaciones para convertirse en una nueva especie (que puede representarse mediante una nueva rama del árbol; vea los capítulos 19 y 20). Las especies tienen varios grados de relaciones evolutivas entre sí dependiendo del grado de divergencia genética desde que sus poblaciones divergieron de un ancestro común.

Las estructuras homólogas son importantes para determinar las relaciones evolutivas

Cómo determinar la filogenia y cómo agrupar las especies en taxones superiores (géneros, familias, órdenes, clases o filos) pueden ser decisiones difíciles. Los biólogos basan sus juicios acerca del grado de relación en la medida de la semejanza entre las especies. Examinan rasgos estructurales, fisiológicos, de desarrollo, de comportamiento y moleculares, así como evidencia fósil. Cuando examinan dichos rasgos, buscan homologías entre diferentes organismos. Recuerde del capítulo 18 que **homología** se refiere a la presencia, en dos o más especies, de una estructura derivada de un ancestro común reciente. Por ejemplo, los huesos en el ala de un murciélago, la garra de un perro y la mano de un humano son homólogos. Como se estudiará, la identificación de rasgos homólogos es muy importante para inferir la filogenia.

Con frecuencia es difícil determinar si los rasgos son similares como resultado de homología. Aunque las alas de una mariposa están adaptadas para el vuelo, su estructura es diferente de las alas de las aves y estos animales no comparten un ancestro alado común. En ocasiones, estructuras similares evolucionan cuando especies no relacionadas o con relación distante se adaptan a condiciones ambientales similares. Por ende, las alas pueden presentarse en dos o más especies no derivadas de un ancestro común reciente. Recuerde del capítulo 18 que la evolución independiente de estructuras similares en organismos con relación distante se conoce como **evolución convergente**. Tiburones y delfines tienen formas corporales similares, mas derivadas de manera independiente, porque se adaptaron a ambientes (acuático) y estilos de vida (depredador) similares. En ocasiones es obvio que la evolución convergente ocurra. En otros casos, los investigadores deben poner a prueba sus hipótesis usando todos los datos disponibles.

Otro reto para decidir acerca de la homología es la **reversión**, en la que un rasgo regresa a su estado ancestral. Una reversión remueve una semejanza que evolucionó. Una característica que en la superficie parece homóloga pero en realidad se adquiere de manera independiente por evolución convergente o reversión se dice que muestra **homoplasia**. Distinguir entre homología y homoplasia puede ser desafiante.

Los caracteres derivados compartidos proporcionan pistas acerca de la filogenia

Determinar cuáles rasgos indican relaciones evolutivas es en extremo importante. ¿Cómo interpreta un sistemático el significado de las semejanzas entre los organismos? Al tomar decisiones acerca de las relaciones taxonómicas, el sistemático primero examina las características en el grupo más grande (como filo o clase) de los organismos por estudiar y las interpreta como indicio de la ascendencia común más *remota*. Estos **caracteres ancestrales compartidos**, o *plesiomorfias*, son rasgos que estuvieron presentes en una especie ancestral y permanecieron en todos los grupos descendientes de dicho ancestro. Por ejemplo, la columna vertebral, presente en todos los vertebrados, es un carácter ancestral para estudiar las clases dentro del subfilo Vertebrata. Estudiar la presencia o ausencia de la columna vertebral no ayuda a discriminar entre varias clases de vertebrados (por ejemplo, entre anfibios y mamíferos) porque todos los individuos en estas clases tienen columna vertebral.

Cuando dos poblaciones se separan y comienzan a evolucionar de manera independiente, algunos de sus rasgos homólogos cambian como resultado de mutación, selección natural y deriva genética. Los rasgos novedosos que evolucionan se conocen como **caracteres derivados compartidos**, o *sinapomorfias*. Observe que los caracteres derivados compartidos se originan en un ancestro común *reciente* y están presentes en sus descendientes. Las especies que comparten caracteres derivados forman un clado. Los sistemáticos usan caracteres derivados compartidos para identificar puntos donde los grupos divergen unos de otros. Un rasgo visto como *carácter derivado* en un taxón más incluyente (más ancho) también puede considerarse un *carácter ancestral* en un taxón menos incluyente (más estrecho).

La ascendencia común más reciente se indica por la clasificación en grupos taxonómicos cada vez menos incluyentes, con caracteres derivados compartidos cada vez más específicos. Por ejemplo, los tres pequeños huesos en el oído medio son útiles para identificar un punto de ramificación entre reptiles y mamíferos. La evolución de este carácter derivado fue un evento único y sólo los mamíferos tienen estos huesos. Sin embargo, si compara a los mamíferos entre ellos, los tres huesos del oído son un carácter ancestral compartido porque todos los tienen. En consecuencia, no tienen valor para distinguir entre taxones de mamíferos. Para establecer puntos de ramificación entre los mamíferos deben usarse otros caracteres.

Si compara perros, cabras y delfines (todos ellos mamíferos), se encuentra que perros y cabras tienen pelaje abundante, mientras que los delfines no lo tienen. El pelo es un rasgo ancestral en los mamíferos y por tanto no puede usarse como evidencia de que perros y cabras comparten un ancestro común más reciente. En contraste, la virtual ausencia de pelo en los delfines maduros es un carácter derivado dentro de los mamíferos. Cuando se comparan perros, delfines y ballenas se descubre que delfines y ballenas comparten este carácter derivado, lo que brinda evidencia de que dichos animales evolucionaron a partir de un ancestro común no compartido por los perros.

Los biólogos eligen con cuidado los criterios taxonómicos

Tanto peces como delfines tienen cuerpos aerodinámicos, pero esta característica es homoplástica y no indica relaciones evolutivas cercanas. En contraste, los delfines comparten importantes caracteres derivados homólogos (sinapomorfias) con los mamíferos: glándulas mamarias que producen leche para las crías, tres pequeños huesos en el oído medio y un diafragma muscular que ayuda a mover el aire hacia los pulmones y desde ellos. Por ende, el delfín se clasifica como mamífero.

Aunque los delfines tienen más caracteres *derivados* compartidos en común con los humanos que con los peces, algunos rasgos los comparten los tres. Entre los caracteres *ancestrales* compartidos están un cordón nervioso tubular dorsal y, durante el desarrollo embrionario, un

notocordio (barra esquelética) y hendiduras branquiales rudimentarias. Estos caracteres ancestrales compartidos (plesiomorfias) indican una ascendencia común y sirven como base para la clasificación. La ascendencia es más remota entre el delfín y el pez que entre el delfín y el humano. Por tanto, aunque peces, humanos y delfines están agrupados en un taxón más incluyente, el filo Chordata, humanos y delfines también se clasifican en la clase Mammalia, un taxón menos incluyente dentro del filo Chordata, lo que indica que están más cercanamente emparentados.

Determinar cuáles rasgos ilustran mejor las relaciones evolutivas puede ser un gran reto. Por ejemplo: ¿cuáles son las características taxonómicas más importantes de un ave? Uno podría mencionar plumas, pico, alas, ausencia de dientes, ponen huevos y *endotermia* (un animal endotérmico usa el calor metabólico para mantener una temperatura corporal constante a pesar de la variación en la temperatura ambiental). El ornitorrinco y algunos otros mamíferos (miembros de un grupo llamado monotremas) tienen muchas de estas mismas características: picos, ausencia de dientes, ponen huevos y endotermia. Sin embargo, no se les clasifica como aves (**FIGURA 23-5**). No obstante, ningún mamífero tiene plumas. ¿Este rasgo es un diagnóstico absoluto de las aves? De acuerdo con la sabiduría taxonómica convencional, la presencia o ausencia de plumas determina qué es y qué no es un ave. Sin embargo, como se estudiará más adelante, ¡las aves evolucionaron a partir de un grupo de dinosaurios cuyos fósiles tienen impresiones de plumas! La presencia de plumas en algunos dinosaurios y en las aves es un carácter derivado compartido que muestra que están cercanamente emparentados. Muchos biólogos clasifican ahora a las aves como parte del clado reptil.

Por lo general, los organismos se clasifican con base en una combinación de rasgos en vez de un solo rasgo. El significado de dichas combinaciones se determina de manera inductiva; esto es, mediante integración e interpretación de datos. Tal inducción es una parte necesaria del proceso de la ciencia. Los sistemáticos pueden plantear la hipótesis de que todas las aves deben tener picos, plumas, no poseer dientes, etcétera. Luego vuelven a examinar el mundo viviente y observan si algunos organismos pueden razonablemente llamarse aves sin que se ajusten a la definición actual de "ave". Si no es así, se sostiene la definición. Si se presentan demasiadas excepciones, pueden modificar la definición o incluso abandonarla. En ocasiones los sistemáticos determinan que una aparente excepción (el murciélago, por ejemplo) parece un ave sólo de manera superficial y no debe considerarse como tal. El murciélago tiene todas las características básicas de un mamífero, como es el pelo y las glándulas mamarias que producen leche para las crías.

© Jean Philippe Varin/Jacana/Photo Researchers, Inc.

FIGURA 23-5 ¿Este animal es un ave?

Algunos mamíferos, como el ornitorrinco, ponen huevos, tienen picos y carecen de dientes. Sin embargo, el ornitorrinco no tiene plumas y nutre a sus crías con leche secretada por glándulas mamarias.

Las homologías moleculares ayudan a aclarar la filogenia

Cuando evoluciona una nueva especie, no siempre muestra diferencias fenotípicas obvias cuando se le compara con especies cercanamente emparentadas. Por ejemplo, dos especies distintas de moscas de la fruta pueden parecer idénticas. Sin embargo, parte de su ADN, proteínas y otras moléculas son diferentes. Dichas variaciones en la estructura de macromoléculas específicas entre especies, como las diferencias en estructura anatómica, son el resultado de mutaciones. Los avances en la biología molecular proporcionan las herramientas para que los biólogos comparen las macromoléculas de varios organismos. De hecho, ahora los organismos pueden identificarse a partir de su estructura molecular.

En 2003, científicos en la Universidad de Guelph, en Canadá, propusieron en la revista británica *Proceedings of the Royal Society* que se identificaran todas las cosas vivas por sus secuencias únicas de ADN o ARN en lugar de basarse en su estructura física. La secuencia molecular seleccionada puede usarse como marcador genético, o **código de barras**, para identificar organismos, en forma muy parecida a los códigos de barras en los artículos de una tienda de autoservicio. Este método puede emplearse para distinguir entre especies que parecen iguales. Por ejemplo, hasta hace muy poco el elefante africano y el elefante indio eran las únicas dos especies reconocidas de elefantes vivos. Mediante métodos moleculares, los biólogos demostraron que existen al menos dos especies distintas de elefantes africanos. Cada especie tiene su propio código de barras de ADN distintivo. Los biólogos pueden usar los códigos de barras para identificar la especie de un organismo en cualquier etapa de la vida, incluso como huevo o semilla.

La ciencia de la **sistemática molecular** se enfoca en la estructura molecular para aclarar relaciones evolutivas. Para comparar las macromoléculas de los organismos por estudiar se usan secuencias de ADN, ARN y aminoácidos. Las macromoléculas que son funcionalmente similares en dos tipos diferentes de organismos se consideran homólogas si su secuencia subunitaria es similar. Dichas comparaciones ofrecen a los sistemáticos valiosa información acerca del grado de relación entre los organismos. Mientras más secuencias subunitarias de dos especies coincidan, más estrechamente emparentadas estarán las especies. El número de diferencias en ciertas secuencias de nucleótidos de ADN o ARN, o en secuencias de aminoácidos en dos grupos de organismos, pueden reflejar cuánto tiempo ha transcurrido desde que se ramificaron a partir de un ancestro común. (Esto sólo puede ser cierto si los cambios moleculares ocurren a un ritmo estable). En consecuencia, pueden usarse macromoléculas específicas como **relojes moleculares**.

Muchos sistemáticos observan la estructura del ARN ribosomal como un auxiliar para determinar filogenias. Todos los organismos conocidos tienen ribosomas que funcionan en la síntesis de proteínas y ciertas secuencias de nucleótidos de ARN ribosomal se han conservado bastante en la evolución. Recuerde que la división de los organismos en

tres dominios se basó, en gran medida, en la comparación de ARN ribosomal por parte de Carl Woese y su equipo de investigación.

Los ribosomas de arqueas y bacterias contienen tres tipos de ARN, llamados en orden de tamaño creciente: 5S, 16S y 23S. (Estos números son coeficientes de sedimentación, medidas de tamaño relativo, que se utilizan para caracterizar el comportamiento de una partícula cuando se centrifuga). Los ARN 5S y 16S se han usado ampliamente para determinar relaciones evolutivas entre bacterias. Estas secuencias genéticas de ARNr son útiles porque el número de pares de bases es manejable y porque dichas moléculas se transcriben desde regiones de ADN altamente conservadas. Además, dichas secuencias genéticas contienen regiones variables que son específicas de la especie para varios tipos de bacterias y arqueas.

Los investigadores también han empleado la comparación de secuencias de ARN ribosomal para desafiar la idea, alguna vez bastante aceptada, de que los hongos están estrechamente relacionados con las plantas. De acuerdo con el análisis de ARN ribosomal, los hongos están más cercanamente emparentados con los animales que con las plantas; esto es, animales y hongos comparten un ancestro común más reciente, acaso un flagelado.

Dado que los genes pueden evolucionar a ritmos diferentes, los investigadores ahora suelen comparar secuencias subunitarias de muchos genes diferentes de los organismos en estudio. Se han tomado muestras de datos de secuencias moleculares de más de 10% de todas las especies conocidas. Las herramientas muy precisas que proporciona la biología molecular ha puesto a la sistemática a la vanguardia de la investigación biológica.

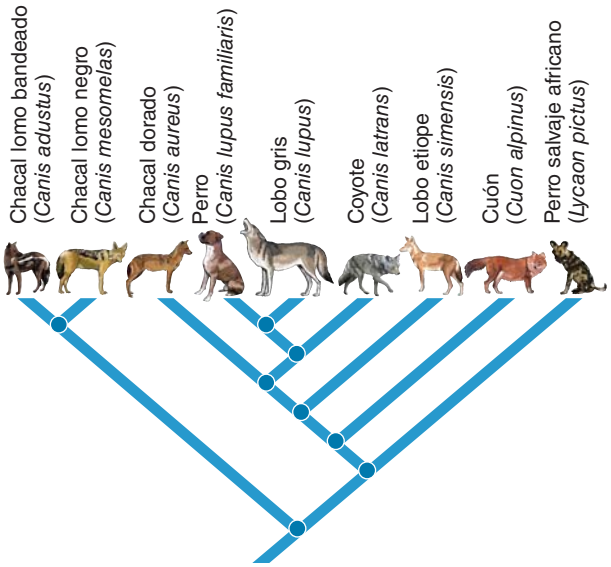
Los científicos del programa Broad's Genome Sequencing and Analysis (Secuenciación y análisis del genoma de Broad), en el MIT y Harvard, recientemente ofrecieron otro ejemplo de la sistemática molecular aplicada (**FIGURA 23-6**). Los investigadores secuenciaron el genoma del perro doméstico y compararon regiones de codificación de más de 13,000 genes de perro con genes de humano y ratón. Luego, seleccionaron exones e intrones y compararon sus secuencias de nucleótidos en 30 cánidos vivos (miembros de la familia Canidae, a la que pertenece el perro). Los datos recolectados permitieron a estos investigadores construir un cladograma de las relaciones filogenéticas de los cánidos. Confirmaron investigaciones anteriores que mostraban que el pariente más cercano del perro es el lobo gris. Estos datos de nucleótidos se usan para identificar genes responsables de enfermedades específicas y pueden compararse con el genoma humano con la intención de comprender mejor las muchas enfermedades que los cánidos tienen en común con los humanos.

EXPERIMENTO CLAVE

PREGUNTA: ¿Cómo se relaciona el perro con otros cánidos?

HIPÓTESIS: Análisis de datos moleculares de varios cánidos aclararán sus relaciones evolutivas.

EXPERIMENTO: El investigador Kerstin Lindblad-Toh y sus colaboradores secuenciaron el genoma del perro doméstico. Compararon regiones de codificación de más de 13,000 genes de perro con genes correspondientes de humano y ratón. Luego seleccionaron 12 exones y 4 intrones y los secuenciaron en 30 de 34 cánidos vivos.



RESULTADOS Y CONCLUSIÓN: Los análisis de las comparaciones de las secuencias de nucleótidos de exones e intrones permitieron a los investigadores construir un cladograma de la especie Canidae. Los datos indicaron que el perro está más cercanamente emparentado con el lobo gris. (La divergencia secuencial de las secuencias de exón e intrón nucleares es 0.04% y 0.21, respectivamente). Los dos chacales africanos (rama a la izquierda) son el grupo hermano de este clado, lo que sugiere un origen africano para estos cánidos.

Lindblad-Toh, K. et al. "Genome Sequence, Comparative Analysis and Haplotype Structure of the Domestic Dog". *Nature*, vol. 438, 8 de diciembre de 2005.

FIGURA 23-6 Filogenia molecular

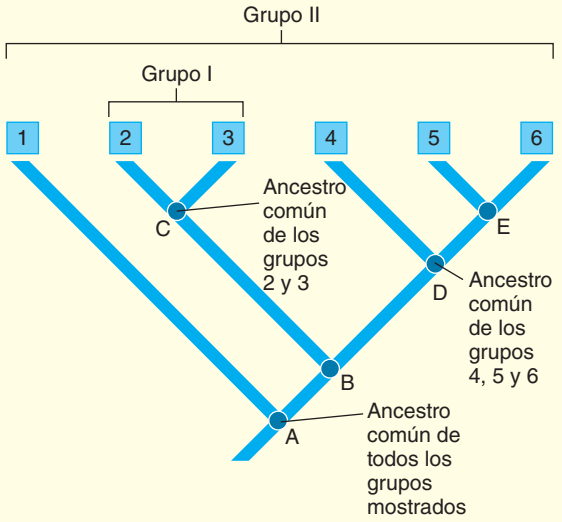
Las semejanzas moleculares indican que el perro está cercanamente emparentado con el lobo gris. Observe que algunos biólogos mencionan el nombre científico del perro doméstico como *Canis familiaris* y otros, incluidos el Instituto Smithsoniano y la American Society of Mammalogists, consideran al perro como una subespecie del lobo gris y citan su nombre como *Canis lupus familiaris*.

Los taxones se agrupan con base en sus relaciones evolutivas

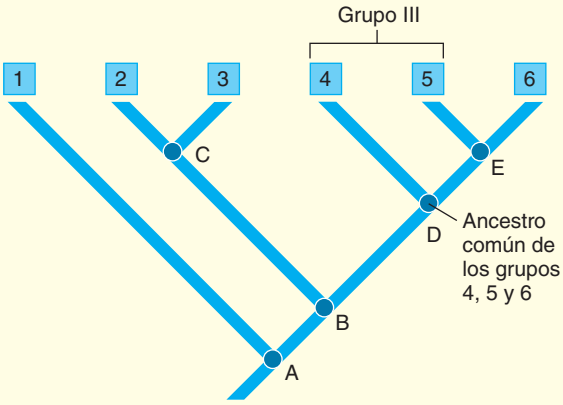
Los biólogos clasificaron a la mayoría de los organismos conocidos antes de los días de la filogenética. Los sistemáticos modernos usan análisis filogenéticos para poner a prueba estas relaciones hipotéticas entre grupos de organismos. Con apoyo cada vez mayor de datos moleculares confirman o modifican la obra de los biólogos anteriores. Con sus datos, los sistemáticos construyen cladogramas para reflejar las relaciones entre clados. Los cladogramas muestran tres tipos de relaciones taxonómicas: monofilética, parafilética y polifilética.

Un **grupo monofilético** incluye una especie ancestral y todos sus descendientes (**FIGURA 23-7a**). Se define mediante caracteres derivados compartidos. Por ejemplo, los mamíferos tienen glándulas mamarias que producen leche para las crías, tres pequeños huesos en el oído medio y un diafragma muscular. Se considera que todos los mamíferos evolucionaron a partir de un mamífero ancestral común que tenía estos caracteres derivados compartidos y todos los descendientes de este ancestro son mamíferos. Los taxones monofiléticos se llaman clados. Se trata de grupos naturales porque representan verdaderas relaciones evolutivas e incluyen a todos los parientes cercanos. Los **taxones hermanos**, o grupos hermanos, comparten entre ellos un ancestro común más reciente que lo que cualquier taxón comparte con algún otro grupo mostrado en

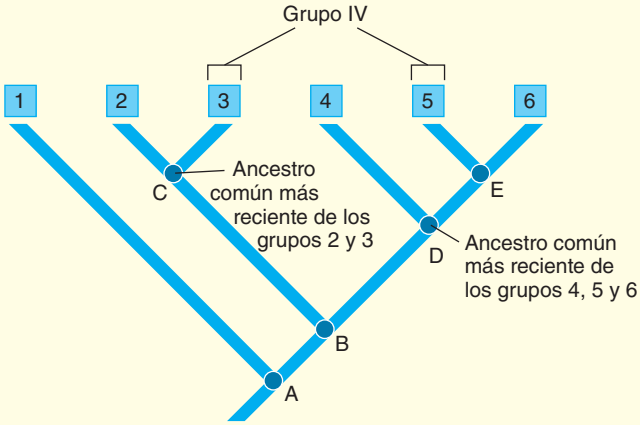
PUNTO CLAVE Los grupos de organismos pueden describirse como monofiléticos, parafiléticos o polifiléticos. Sólo los grupos monofiléticos se consideran clados.



(a) Los grupos I y II son monofiléticos o clados. Cada uno incluye un ancestro común y todos sus descendientes.



(b) El grupo III es parafilético. Incluye algunos, mas no todos, los descendientes del ancestro común reciente indicado en el nodo D.



(c) El grupo IV es polifilético. Los miembros de este grupo no comparten el mismo ancestro común reciente.

FIGURA 23-7 *Animada* **Relaciones evolutivas**

En las tres figuras, el punto de ramificación en el nodo A representa el ancestro común de todos los grupos mostrados. El nodo B representa el ancestro común de los grupos 2 a 6. El nodo C representa el ancestro común de los grupos 2 y 3. El nodo D representa el ancestro común de los grupos 4, 5 y 6. El nodo E representa el ancestro común de los grupos 5 y 6. La ascendencia común es la base para la toma de decisiones acerca de la clasificación.

el cladograma. En la figura 23-7, los taxones 2 y 3 son taxones hermanos; los taxones 5 y 6 también son taxones hermanos.

Un **grupo parafilético** es un grupo que contiene un ancestro común y algunos de sus descendientes, mas no todos (**FIGURA 23-7b**). Los miembros del grupo comparten caracteres ancestrales. Como estudiará más adelante en este capítulo, la clase Reptilia es parafilética porque no incluye a todos los descendientes del ancestro común más reciente de los reptiles. Las aves comparten un ancestro común reciente con los reptiles.

Un **grupo polifilético** consiste de varias líneas evolutivas que no comparten el mismo ancestro común reciente (**FIGURA 23-7c**). Los biólogos quizá clasificaron juntos por error a los miembros de tal grupo porque dichos organismos comparten características similares (homoplásticas) que surgieron por evolución convergente. Los sistemáticos evitan construir taxones polifiléticos porque no son naturales y representan mal las relaciones evolutivas. En ocasiones se aceptan temporalmente los taxones polifiléticos hasta que la investigación proporciona datos adicionales.

Repaso

- ¿En qué se diferencian los caracteres ancestrales compartidos de los caracteres derivados compartidos?
- ¿Por qué los caracteres ancestrales compartidos no proporcionan evidencia de las relaciones entre los organismos dentro de un taxón que tienen dichos rasgos? Ofrezca un ejemplo.
- ¿Cómo contribuye la biología molecular con la ciencia de la sistemática?
- ¿Por qué los sistemáticos prefieren los taxones monofiléticos a los taxones polifiléticos?
- ¿Por qué cambian constantemente las representaciones del árbol de la vida?

23.4 CONSTRUCCIÓN DE ÁRBOLES FILOGENÉTICOS

OBJETIVOS DE APRENDIZAJE

9 Contrastar la clasificación de reptiles y aves entre un sistemático cladista y uno evolutivo.

10 Describir la construcción de un cladograma con el uso de análisis de grupos externos.

11 Aplicar el principio de parsimonia a la construcción de cladogramas.

Al determinar las relaciones entre organismos, los sistemáticos usan varios datos y métodos. Cómo se analizan e interpretan los datos depende del enfoque del sistemático. En el **enfoque fenético**, también conocido como taxonomía numérica, la clasificación se basa en el número de caracteres compartidos. Este enfoque no distingue entre caracteres ancestrales compartidos y caracteres derivados ancestrales.

Las técnicas fenéticas se usan actualmente con datos moleculares. Por ejemplo, cada aminoácido en una proteína puede considerarse un carácter. Entonces, es posible determinar en el laboratorio las secuencias de aminoácidos de varios animales y compararlas por computadora. La información acerca de las diferencias en secuencias de aminoácidos puede usarse para construir diagramas filogenéticos. Las especies se colocan a distancias relativas unas de otras, lo que refleja la medida de la diferencia en la secuencia de aminoácidos. Por ende, los sistemáticos que usan un enfoque fenético definen las relaciones filogenéticas mediante estadísticas, como las distancias genéticas, que resumen las semejanzas globales entre taxones con base en los datos recolectados. Un investigador puede comparar las secuencias de bases de un gen dado o región de codificación para llegar a un porcentaje promedio de diferencias entre los taxones por analizar. Luego un programa de computadora compara estos valores y genera árboles que agrupan taxones similares y coloca los que divergen en ramas más distantes.

La **cladística** (también conocida como *sistemática filogenética*) es un enfoque en el que los organismos se clasifican con base en la ascendencia común reciente. Los caracteres derivados compartidos se analizan y usan para inferir relaciones evolutivas. Los cladistas enfatizan la ascendencia común en lugar de la similitud fenotípica como la base para la clasificación. Basan su valoración en caracteres derivados compartidos que pueden ser estructurales, de comportamiento, fisiológicos o moleculares. Los caracteres deben ser homólogos. Por lo general, los cladistas no usan una jerarquía de taxones, por ejemplo, orden, clase, familia.

De acuerdo con la cladística, los delfines se clasifican con los mamíferos en lugar de con los peces, porque delfines y mamíferos comparten caracteres derivados no presentes en los peces. Sus caracteres derivados compartidos indican que delfines y mamíferos comparten un ancestro común más reciente. Los cladistas usan caracteres derivados compartidos para reconstruir las relaciones evolutivas de los organismos y los expresan en *cladogramas*.

Considere el agrupamiento de mamíferos, lagartijas, serpientes, cocodrilos, dinosaurios y aves. Se considera que las aves, junto con los dinosaurios, comparten un ancestro común reciente con los cocodrilos y caimanes (nodo D en la **FIGURA 23-8a**). Entonces, cocodrilos, dinosaurios y aves constituyen un grupo monofilético o clado. De igual modo, serpientes y lagartijas forman un clado que es el grupo más cercano a aves, dinosaurios y cocodrilos. Los mamíferos constituyen un clado diferente.

Los biólogos que usan el tradicional **enfoque sistemático evolutivo** usan semejanzas fenotípicas y una combinación de caracteres ancestrales y derivados compartidos para establecer relaciones evolutivas y construir clasificaciones. Aunque la mayoría de los taxones que actualmente reconocen son monofiléticos, los sistemáticos evolutivos también reconocen taxones parafiléticos. (Recuerde que los grupos parafiléticos incluyen algunos, mas no todos, los grupos de organismos que comparten el mismo ancestro común más reciente).

En contraste con los cladistas, los sistemáticos evolutivos reconocen la clase Reptilia como un grupo válido que contiene serpientes, lagartijas, cocodrilos, dinosaurios y tortugas, aun cuando esta clase sea parafilética; no incluye todos los subgrupos, como las aves, que evolucionaron a partir del reptil ancestral (**FIGURA 23-8b**). Los sistemáticos evolutivos asignan las aves a una clase separada porque divergieron notablemente de los reptiles.

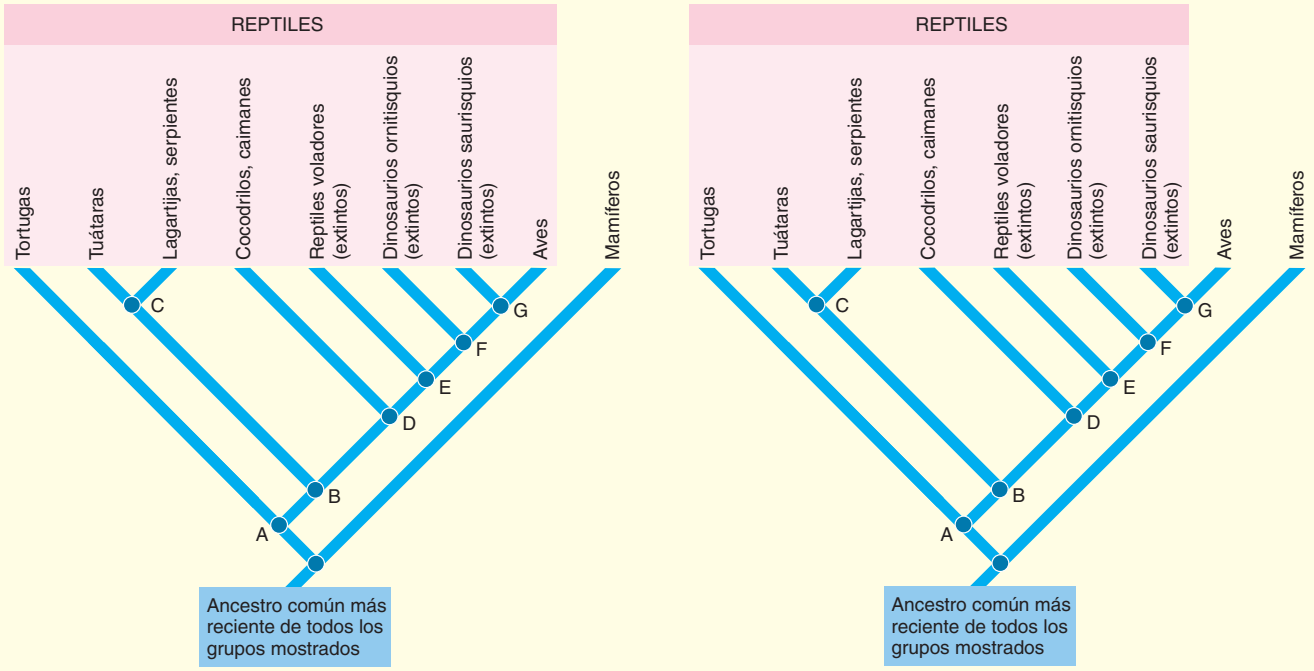
El análisis de grupos externos se usa para construir e interpretar cladogramas

Un paso crucial en la mayoría de los análisis cladísticos es el **análisis de grupos externos**, un método de investigación para estimar cuáles atributos son caracteres derivados compartidos en un grupo dado de organismos (**FIGURA 23-9**). Un **grupo externo** es un taxón que se considera se ramificó más temprano que los taxones motivo de investigación, los **grupos internos** o **propios**. Un grupo externo ideal es el pariente más cercano del grupo que se estudia, su taxón hermano, y que no ha sido modificado sustancialmente desde su origen. Recuerde que los taxones hermanos evolucionaron a partir del mismo ancestro común reciente. Los sistemáticos argumentan que un grupo externo probablemente conserve el estado ancestral de los caracteres que se usan en el análisis, lo que permite a los investigadores identificar los cambios evolutivos que conducen a caracteres derivados. Para ayudar al lector a entender el análisis de grupos externos, a continuación se describe el ejemplo específico que se ilustra en la figura 23-9.

El primero paso en la construcción de un cladograma es seleccionar los taxones, que pueden consistir de individuos, especies, géneros u otros niveles taxonómicos. Aquí se usa un grupo representativo de ocho cordados: anfioxo, lamprea, pez luna, rana, lagartija, oso, chimpancé y humano. El siguiente paso es seleccionar los caracteres homólogos por analizar. En el ejemplo se usan siete caracteres. Para cada uno debe definir todas las diferentes condiciones o estados que existan en los taxones. Por simplicidad, considere que los caracteres sólo tienen dos estados diferentes: *presente* o *ausente*. Tenga en mente que muchos caracteres empleados en la cladística tienen más de dos estados. Por ejemplo, negro, café, amarillo y rojo pueden ser sólo algunos de los muchos estados posibles para el carácter de color de pelaje.

El último paso, y con frecuencia el más difícil, para preparar los datos es organizar los estados de los caracteres en su orden evolutivo correcto. Para este paso se usa el análisis de grupos externos. En el ejemplo, el anfioxo, un pequeño cordado marino con apariencia de pez, es el grupo externo elegido. Pertenece a un taxón que se considera divergió más temprano que cualquiera de los otros taxones motivo de investigación, pero está cercanamente emparentado con los vertebrados; en consecuencia, el anfioxo representa una aproximación de la condición ancestral de los vertebrados. Por tanto, el estado de carácter "ausente" para un estado de carácter particular como las vértebras es la condición ancestral (plesiomórfica) y el estado de carácter "presente" es la condición derivada para los caracteres de la figura 23-9.

PUNTO CLAVE Muchos biólogos prefieren el abordaje cladístico, mostrado en (a), porque reconoce a reptiles y aves como un grupo monofilético.



(a) Los cladistas clasifican aves y reptiles juntos porque tienen un ancestro común reciente y son un grupo monofilético. El cladograma muestra los puntos de ramificación en la evolución de los principales grupos de reptiles. Lagartijas, serpientes y cocodrilos son fenotípicamente más similares, pero cocodrilos, dinosaurios y aves están más cercanamente emparentados porque evolucionaron más recientemente a partir de un ancestro común (nodo D). El nodo F representa la ramificación de dos clados de dinosaurios a partir de un ancestro común y la posterior ramificación de las aves a partir de los dinosaurios.

(b) Los sistemáticos evolutivos reconocen la ascendencia común de aves y reptiles, pero los asignan a diferentes clases debido a sus muchas adaptaciones únicas. En este enfoque los reptiles son un grupo parafilético.

FIGURA 23-8 Dos enfoques para la clasificación de reptiles y aves

Un cladograma se construye al considerar caracteres derivados compartidos

El objetivo es construir un cladograma que requiera el menor número de cambios evolutivos en los caracteres. Los taxones se agrupan por la presencia de caracteres derivados compartidos. Para formar un grupo monofilético válido, todos los miembros deben compartir al menos un carácter derivado. La membresía en un clado no puede establecerse mediante caracteres ancestrales compartidos (plesiomorfias).

En el ejemplo, observe que todos los taxones, excepto el grupo externo anfioxo, tienen vértebras. Por tanto, es posible concluir que estos siete taxones vertebrados forman un clado válido. A continuación, entre los siete taxones vertebrados, observe que en todos los grupos están presentes mandíbulas, excepto en las lampreas (un grupo de vertebrados sin mandíbulas). Con estos datos se construye un cladograma preliminar (vea la **FIGURA 23-9a**).

Recuerde que la raíz, o base, del cladograma representa el ancestro común de todos los taxones por analizar. En la figura 23-9a, el nodo A representa el ancestro cordado común a partir del cual evolucionaron el grupo externo (anfioxo) y los siete taxones vertebrados. De igual modo, el nodo B representa al ancestro común de los vertebrados y el nodo C, el ancestro común de los vertebrados con mandíbulas. Al continuar con este procedimiento observe que, entre los seis taxones con mandíbulas, todos son tetrápodos (animales con cuatro extremidades), excepto el pez luna (vea la **FIGURA 23-9b**). Entre los cinco tetrápodos, todos, menos la rana, tienen huevos amnióticos en los que el embrión está rodeado por un saco lleno con fluido llamado "amnios" (vea la **FIGURA 23-9c**). El proceso de ramificación continúa, usando los datos de la tabla en la parte superior central de la figura, hasta establecer todos los clados (vea la **FIGURA 23-9d**).

En un cladograma, cada punto de ramificación representa un gran paso evolutivo

Observe que humanos y chimpancés comparten un ancestro común reciente en el nodo G de la figura 23-9d. Esta hipótesis es apoyada por los caracteres derivados que comparten (sinapomorfias). De la misma forma, los osos están más cercanamente emparentados con el clado humano-chimpancé que con cualquier otro clado considerado en el ejemplo, como se indica mediante el ancestro común en el nodo F.

Observe que los caracteres derivados compartidos están anidados. Conforme el árbol se traza desde su raíz hasta sus puntas, cada rama refleja la adición de uno o más caracteres derivados compartidos. Cuando se comparan los nodos, el orden de divergencia (ramificación) se indica

MÉTODO DE INVESTIGACIÓN

Construcción de un cladograma usando análisis de grupos externos

¿Por qué se utiliza?

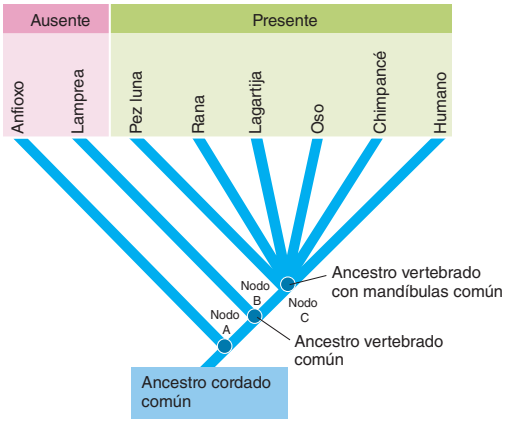
El análisis de grupos externos se usa para organizar estados de carácter en su orden evolutivo; esto es, para reconstruir filogenias.

A = Ausente

P = Presente

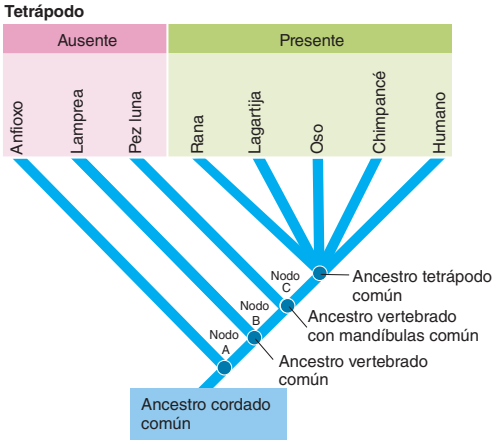
TAXA	Vértebras (columna vertebral)	Mandíbulas	Tetrápodo (4 extremidades)	Huevo amniótico	Glándulas mamarias	Pulgar oponible	Postura erguida
	CARACTERES						
Anfioxo (grupo externo)	A	A	A	A	A	A	A
Lamprea	P	A	A	A	A	A	A
Pez luna	P	P	A	A	A	A	A
Rana	P	P	P	A	A	A	A
Lagartija	P	P	P	P	A	A	A
Oso	P	P	P	P	P	A	A
Chimpancé	P	P	P	P	P	P	A
Humano	P	P	P	P	P	P	P

Mandíbulas



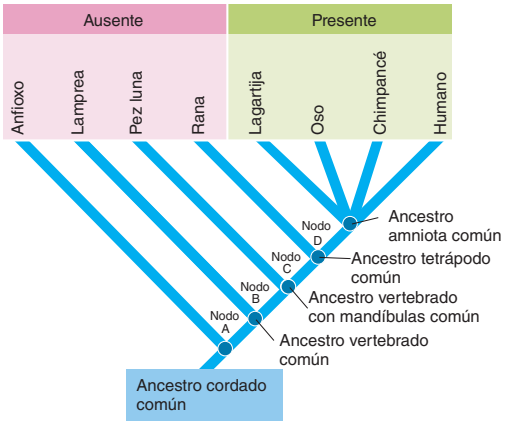
(a) Los siete taxones vertebrados mostrados aquí tienen mandíbulas, excepto la lamprea. Las mandíbulas son un carácter derivado compartido por estos seis taxones.

Tetrápodo



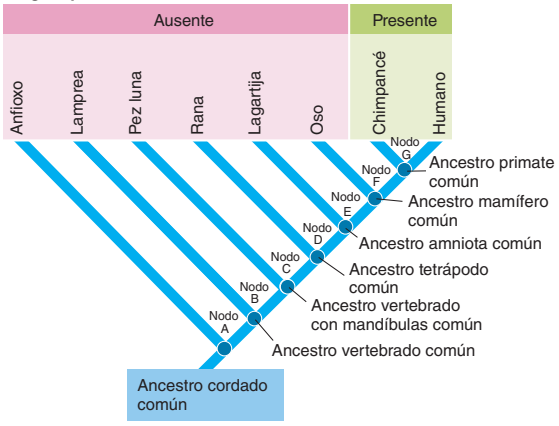
(b) Extremidades tetrápodas son un carácter derivado compartido por todos los taxones vertebrados que se muestran aquí, excepto la lamprea y el pez luna.

Huevo amniótico



(c) Los taxones representados por lagartija, oso, chimpancé y humano son amniotas. Comparten el carácter derivado de huevo amniótico.

Pulgar oponible

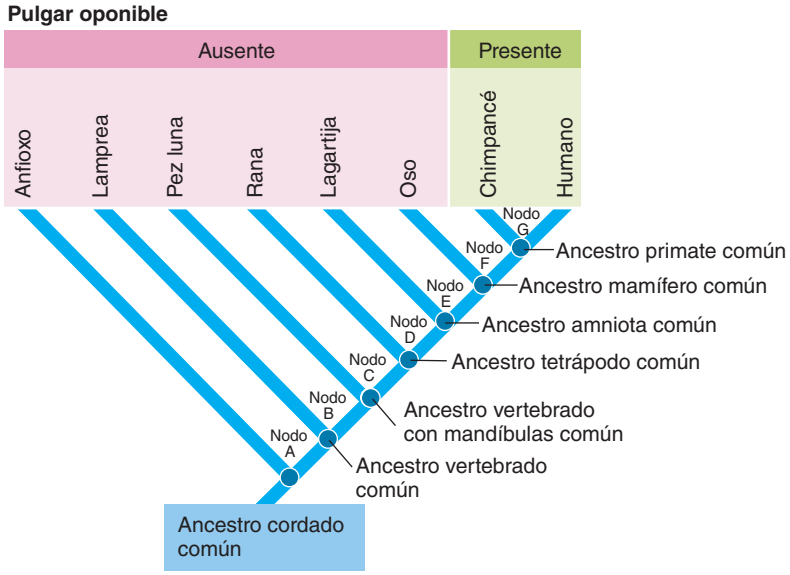


(d) De los taxones vertebrados mostrados aquí, sólo chimpancé y humano comparten el carácter derivado pulgar oponible.

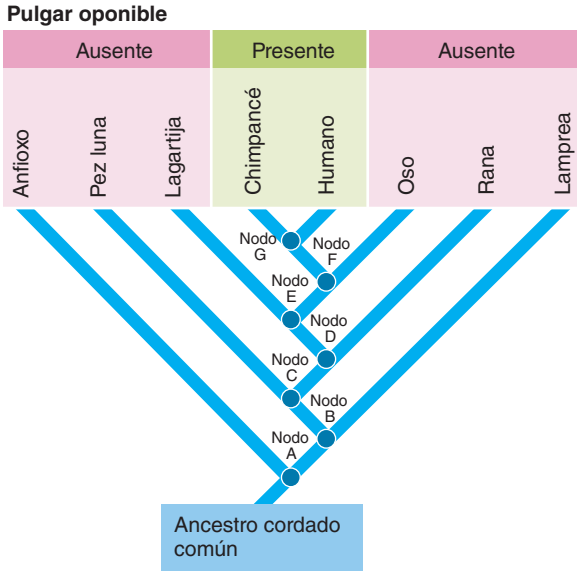
¿Cómo se hace esto?

1 Seleccionar los taxones de interés y los caracteres homólogos por analizar.
2 Definir las posibles condiciones; por ejemplo, presente (P) o ausente (A).
3 Aquí, el anfioxo se selecciona como el grupo externo, un taxón que divergió más temprano que cualquiera de los otros taxones por considerar. El anfioxo representa una aproximación de la condición ancestral.
4 Consulte la tabla conforme siga los pasos del (a) al (d) para construir un cladograma.

FIGURA 23-9 *Animada* Construcción de un cladograma



(a) Este cladograma, con el estilo usado en este libro, tiene ramas diagonales

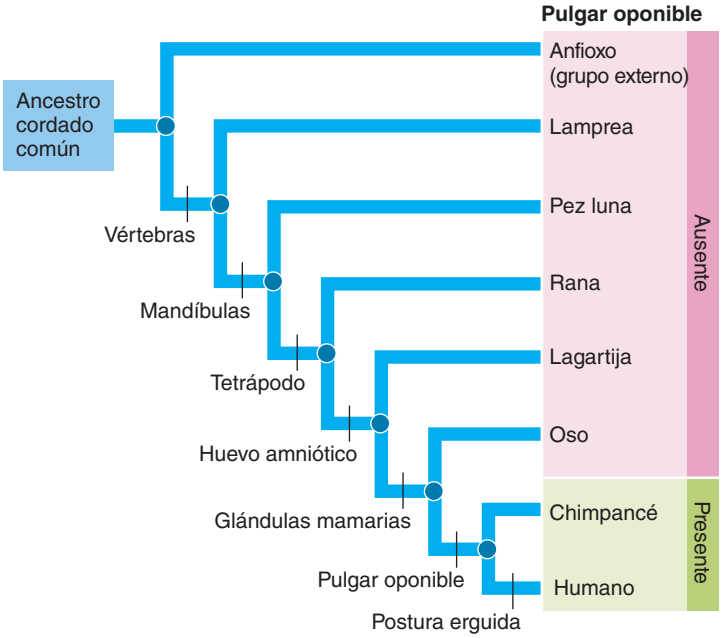


(b) Ésta es otra forma de presentar las mismas relaciones mostradas en (a).

mediante distancias relativas desde la base del diagrama. Mientras más lejos se ubique un nodo de la base del cladograma, más recientemente divergió el grupo. En el ejemplo, el nodo G representa la divergencia más reciente y el nodo A representa la divergencia más antigua. Por ende, en el ejemplo, los humanos están cercanamente emparentados con los chimpancés (a través del nodo G), pero más distantemente emparentados con los osos (a través del nodo F). Por tanto, los biólogos clásicos asignan humanos y chimpancés a un taxón menos incluyente (orden Primates), mientras que humanos, chimpancés y osos se asignan a un taxón más ancho y más incluyente (clase Mammalia). Además, el cladograma revela que las lagartijas están más cercanamente emparentadas con el clado mamíferos que con ranas, peces luna o cualquier otro clado. ¿Puede explicar por qué?

Dos conceptos importantes guían la interpretación de los cladogramas. Primero, las relaciones entre taxones sólo están determinadas al rastrear a lo largo de las ramas de regreso hacia el ancestro común más reciente y *no* por la colocación relativa de las ramas a lo largo del eje horizontal. Es posible representar las mismas relaciones con muchos tipos diferentes de diagramas de ramificación (**FIGURA 23-10**). Observe que los tres cladogramas en esta figura son equivalentes. (Verifique esto al comparar los nodos y al comprobar las relaciones descritas antes). En consecuencia, un árbol puede girarse alrededor de sus nodos. Las relaciones de ramificación son importantes, no el orden de los taxones o el tamaño de las ramas.

Un segundo concepto importante es que el cladograma indica cuáles taxones comparten un ancestro común y cuán recientemente lo compartieron. El ancestro mismo permanece sin especificar. El cladograma no establece relaciones directas ancestro-descendiente entre taxones. En otras palabras: un cladograma no sugiere que un taxón dio origen a algún otro taxón.



(c) Este cladograma tiene ramas rectangulares y está girado 90 grados. Sin embargo, ilustra las mismas relaciones que los cladogramas en (a) y (b).

FIGURA 23-10 Estilos de cladogramas

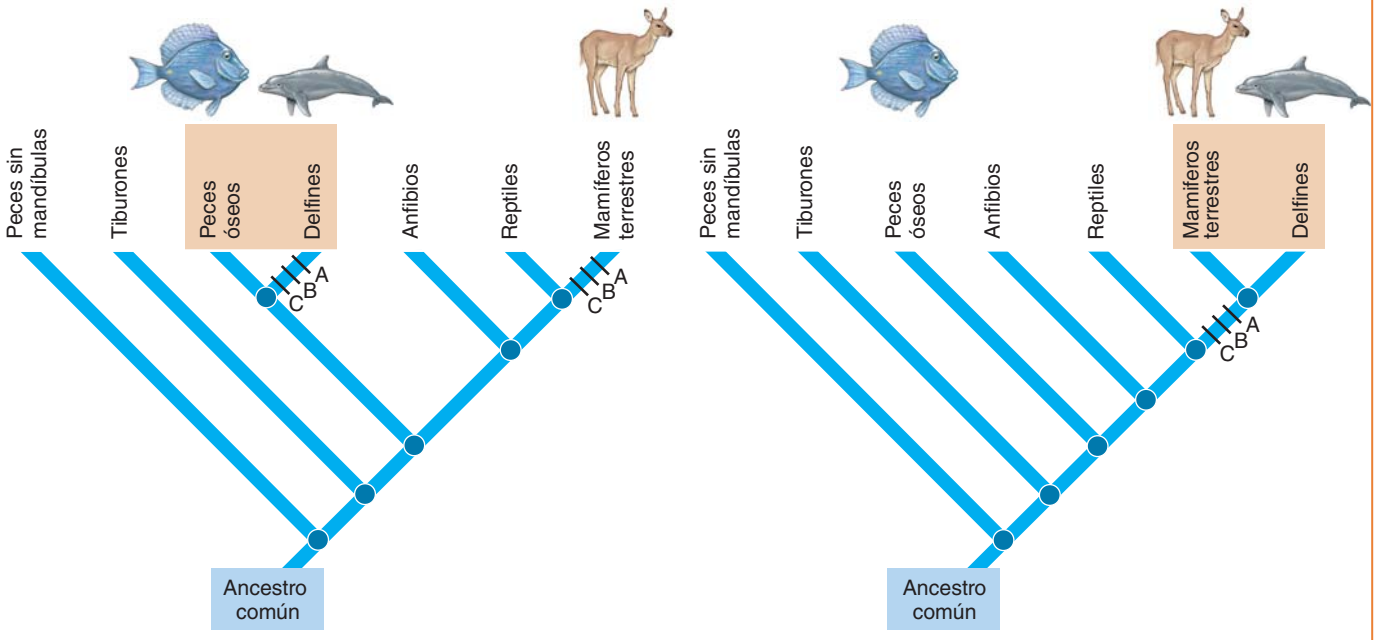
Estos tres cladogramas se ven muy diferentes, pero muestran las mismas relaciones. Recuerde que las relaciones se representan por cuáles grupos se ramifican en los nodos. La longitud de las ramas no es importante.

Los sistemáticos usan los principios de parsimonia y máxima probabilidad para tomar decisiones

Cuando los sistemáticos consideran las relaciones evolutivas de los organismos, deben elegir entre múltiples cladogramas en competencia. ¿Cómo eligen el patrón de ramificación más preciso? El criterio más común es el principio de **parsimonia**: eligen la explicación más simple para interpretar los datos. La parsimonia, un principio guía en muchas áreas de investigación, se basa en la experiencia de que la explicación más simple probablemente sea la correcta. Aplicada a la elección de cladogramas, la parsimonia requiere que el cladograma con el menor número de cambios en caracteres (el que tiene menos homoplasias) se acepta como el más probable (**FIGURA 23-11**). En la práctica real con frecuencia es

MÉTODO DE INVESTIGACIÓN Aplicación del principio de parsimonia a la construcción de un cladograma

¿Por qué se utiliza? La construcción de cladogramas se usa para elegir entre hipótesis alternativas de relaciones evolutivas al seleccionar el patrón de ramificación más preciso.



(a) Hipótesis 1: delfines y peces óseos son parientes cercanos.

(b) Hipótesis 2: delfines y mamíferos terrestres son parientes cercanos.

¿Cómo se hace esto? Los sistemáticos eligen la explicación más simple para interpretar los datos.

1 Dibujar los posibles cladogramas.
2 Examinar los caracteres relevantes. En este ejemplo, carácter A = pelo; B = glándulas mamarias; C = huesos del oído medio.
3 Observe que en el primer cladograma (hipótesis 1), los tres caracteres examinados tuvieron que evolucionar de manera independiente dos veces.
4 Se elige la hipótesis 2 porque requiere que cada carácter evolucione sólo una vez.

FIGURA 23-11 Los biólogos usan el principio de parsimonia para elegir entre hipótesis alternativas de relaciones evolutivas

posible generar varios cladogramas que son igualmente parsimoniosos. Las opciones excluidas son aquellas con más homoplasias, porque los caracteres derivados compartidos son más probables que las homoplasias.

Los sistemáticos también usan la **máxima probabilidad** para tomar decisiones, en especial cuando analizan datos moleculares. La máxima probabilidad es un método estadístico que depende de la probabilidad; por ejemplo, la probabilidad de que las secuencias de nucleótidos en el ADN y ARN cambie a una tasa constante con el paso del tiempo. Complejos programas de computadora analizan grandes conjuntos de datos y reportan la probabilidad de un árbol particular.

Todavía permanecen muchas preguntas evolutivas. Nuevas hipótesis acerca de cómo se relacionan los organismos sugieren nuevos esquemas taxonómicos. Los sistemáticos ofrecen herramientas para ayudar en la puesta a prueba de estas hipótesis. En los capítulos 24 a 32 se explorarán muchos acertijos evolutivos y se estudiarán las hipótesis actuales acerca de las relaciones y clasificaciones de los organismos.

Repaso

- ¿En qué forma los cladistas usan en su trabajo los caracteres derivados compartidos?
- ¿Qué es el análisis de grupos externos?
- ¿Cómo aplican los sistemáticos el principio de parsimonia?

RESUMEN: ENFOQUE EN LOS OBJETIVOS DE APRENDIZAJE

23.1 *(página 482)*

1 Formular dos justificaciones para el uso de los nombres y clasificaciones científicos de los organismos.

- La **sistemática** es el estudio científico de la diversidad de los organismos y sus relaciones evolutivas. La **taxonomía** es la rama de la sistemática dedicada a nombrar, describir y clasificar organismos.

Clasificación es el proceso de ordenar los organismos en grupos con base en semejanzas que reflejen relaciones evolutivas.

- Los nombres científicos permiten a los biólogos de diferentes países con distintos idiomas comunicarse acerca de los organismos. Los biólogos en ubicaciones distantes deben saber con certeza que estudian los mismos (o diferentes) organismos.
- La clasificación ayuda a los biólogos a organizar su conocimiento.

2 Describir el sistema binomial de nomenclatura de organismos y ordenar las categorías de Linneo en forma jerárquica, de la más incluyente a la menos incluyente.

- En el **sistema binomial de nomenclatura** la unidad básica de clasificación es la **especie**.
- El nombre de cada especie tiene dos partes: el nombre del **género** seguido por el **epíteto específico**.
- El sistema jerárquico de clasificación incluye **dominio**, **reino**, **filo**, **clase**, **orden**, **familia**, **género** y **especie**. Cada agrupamiento formal en algún nivel dado es un **taxón**.

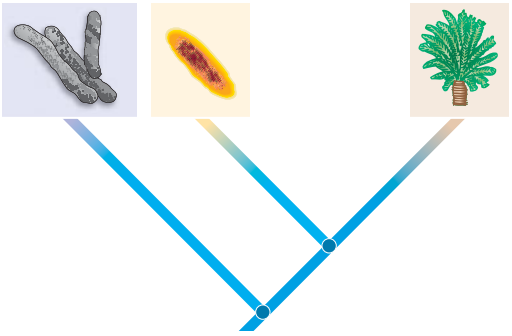
23.2 *(página 483)*

3 Describir los tres dominios y argumentar a favor y en contra de clasificar a los organismos en los dominios. (Comparar este enfoque con el uso de reinos como la principal categoría de clasificación.)

- El sistema de clasificación de tres dominios asigna los organismos a los dominios **Archaea**, **Bacteria** o **Eukarya**. La clasificación de dominio se basa en datos moleculares.
- El dominio Eukarya incluye hongos, plantas, animales y protistas.
- Algunos sistemáticos reconocen los reinos **Archaea**, **Bacteria**, **Fungi**, **Plantae** y **Animalia**. Muchos "supergrupos" compuestos principalmente de organismos eucariontes acuáticos unicelulares antes se clasificaron como reino Protista. Los miembros de Archaea y Bacteria son procariotas. Los hongos, que incluyen mohos, levaduras y setas, absorben nutrientes producidos por otros organismos. Los reinos Plantae y Animalia consisten de eucariotas multicelulares. Para características adicionales de los reinos, consulte la tabla 23-2. Conforme nuevos datos se interpretan, con frecuencia deben reclasificarse los organismos asignados a estos reinos.

CENGAGENOW™ **Explore el árbol de la vida al hacer clic sobre las figuras en CengageNOW.**

4 Interpretar un cladograma, y describir el significado de sus nodos y ramas específicos.



- En un **cladograma**, cada **rama** representa un **clado**, un grupo de organismos con un ancestro común. Cada **nodo**, o punto de ramificación, representa la división de dos o más nuevos grupos a partir de un ancestro común. El nodo representa el *ancestro común más reciente* del clado simbolizado por las ramas. La **raíz** representa el ancestro común más reciente de todos los clados mostrados en el árbol.
- Es posible determinar las relaciones entre taxones al rastrear a lo largo de las ramas de regreso hacia los nodos. El cladograma indica cuáles taxones compartieron un ancestro común reciente y cuándo compartieron dicho ancestro en comparación con otros grupos.

23.3 *(página 488)*

5 Revisar de manera crítica las dificultades que se encuentran al elegir criterios taxonómicos.

- Los sistemáticos buscan determinar relaciones evolutivas, o **filogenia**, con base en características compartidas. La **homología**, la presencia en dos o más especies de un rasgo derivado a partir de un ancestro común reciente, implica evolución a partir de un ancestro común.
- Algunos caracteres aparentemente homólogos se adquieren de manera independiente mediante **evolución convergente**, la evolución independiente de estructuras similares en organismos distantemente relacionados, o por **reversión**, la inversión de un rasgo a su estado ancestral. El término **homoplasia** se refiere a caracteres superficialmente similares que no son homólogos.

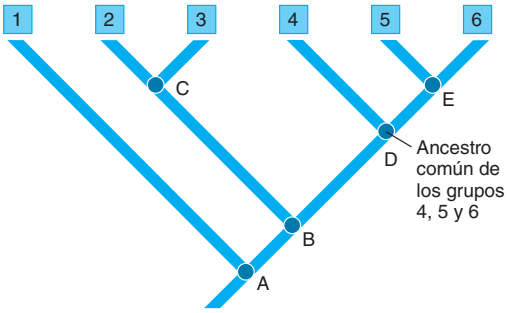
6 Aplicar el concepto de caracteres derivados compartidos en la clasificación de organismos.

- Los **caracteres ancestrales compartidos** (plesiomorfias) sugieren un ancestro común distante.
- Los **caracteres derivados compartidos** (sinapomorfias) indican un ancestro común más reciente y pueden usarse como criterios taxonómicos.

7 Describir cómo los análisis de homologías moleculares contribuyen a la ciencia de la sistemática.

- La **sistemática molecular** depende de la estructura molecular para aclarar la filogenia. Las comparaciones de secuencias de nucleótidos en ADN y ARN, y de secuencias de aminoácidos en proteínas, proporcionan importante información acerca de cuán cercanamente emparentados están los organismos.

8 Contrastar los taxones monofilético, parafilético y polifilético.



- Un **grupo monofilético**, o clado, incluye a todos los descendientes del ancestro común más reciente.
- Un **grupo parafilético** consiste de un ancestro común y de algunos de sus descendientes, mas no todos.
- Un **grupo polifilético** consiste de organismos que evolucionaron a partir de diferentes ancestros recientes.

23.4 *(página 493)*

9 Contrastar la clasificación de reptiles y aves entre un sistemático cladista y uno evolutivo.

- Los científicos que aplican los principios de la **cladística** insisten en que cada taxón es monofilético. Cada grupo monofilético consiste de un ancestro común y de todos sus descendientes. Los cladistas usan caracteres derivados compartidos para determinar dichas relaciones. Los cladistas clasifican reptiles y aves en un solo clado.
- Los biólogos que usan un **enfoque sistemático evolutivo** clasifican reptiles y aves en clases separadas aun cuando dichas clases son grupos parafiléticos. La sistemática evolutiva se basa en caracteres ancestrales compartidos así como en caracteres derivados compartidos.

10 Describir la construcción de un cladograma con el uso de análisis de grupos externos.

- Los cladistas usan caracteres derivados compartidos para reconstruir relaciones evolutivas y diagraman dichas relaciones en cladogramas. Usan

análisis de grupos externos para determinar cuáles caracteres en un grupo dado de taxones son ancestrales y cuáles son derivados.

- Un **grupo externo** es un taxón que divergió más temprano que cualquiera de los otros taxones por investigar.

11 Aplicar el principio de parsimonia a la construcción de cladogramas.

- Al usar el principio de **parsimonia**, los cladistas eligen la explicación más simple para interpretar los datos.

CENGAGENOW™ **Aprenda más acerca de la interpretación y la construcción de cladogramas al hacer clic sobre las figuras en CengageNOW.**

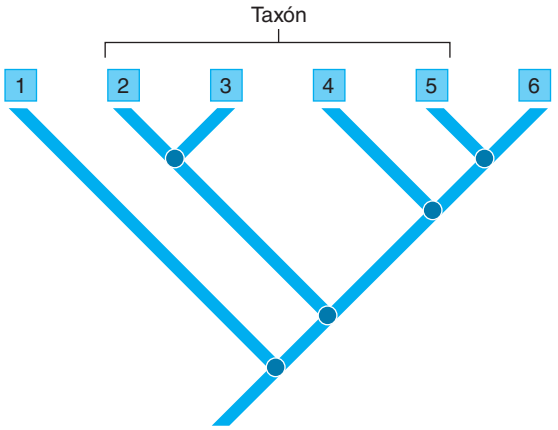
EVALÚE SU COMPRENSIÓN

1. La ciencia de describir, nombrar y clasificar organismos es (a) sistemática (b) taxonomía (c) cladística (sistemática filogenética) (d) fenética (e) sistemática evolutiva
2. El moho que produce penicilina es *Penicillium notatum*. *Penicillium* es el nombre de su (a) género (b) orden (c) familia (d) especie (e) epíteto específico
3. Los desintegradores, como los mohos y las setas, ¿a cuáles dominio y reino pertenecen? (a) Eukarya, Plantae (b) Bacteria, Archaea (c) Archaea, Fungi (d) Eukarya, Archaea (e) Eukarya, Fungi
4. Cada punto de ramificación en un cladograma (a) se llama raíz (b) representa un clado (c) representa la divergencia de dos o más grupos a partir de un ancestro común (d) representa transferencia genética horizontal (e) marca la divergencia de dos reinos
5. La presencia de estructuras homólogas en dos grupos diferentes de organismos sugiere que (a) los organismos evolucionaron a partir de un ancestro común (b) ocurrió evolución convergente (c) pertenecen a un grupo polifilético (d) ocurrió homoplasia (e) los caracteres adquiridos de manera independiente pudieron evolucionar cuando los organismos habitaban ambientes similares
6. El delfín y el humano tienen la habilidad de nutrir a sus crías, mientras que el pez menos cercanamente emparentado no la tiene. La capacidad para nutrir a sus crías es (a) un carácter derivado compartido de los mamíferos (b) un carácter ancestral compartido de todos los vertebrados (c) un carácter derivado compartido de peces y mamíferos (d) un comportamiento homólogo (e) una homoplasia
7. El uso de regiones específicas del ADN como un código de barras molecular (a) sólo es efectivo con bacterias (b) es posible debido a semejanzas en los azúcares (c) podría causar grandes errores al distinguir entre especies cercanamente emparentadas (d) es una forma efectiva para identificar transferencia genética vertical (e) podría ayudar a los taxonomistas a identificar y describir nuevas especies
8. Un grupo de organismos que incluye un ancestro común reciente y todos sus descendientes es (a) polifilético (b) parafilético (c) monofilético (d) un ejemplo de transferencia genética horizontal (e) un grupo hermano
9. Algunos sistemáticos clasifican a cocodrilos y aves en el mismo taxón porque están contenidos dentro de un grupo monofilético. ¿Qué enfoque siguen estos sistemáticos? (a) filético (b) cladístico (c) sistemático evolutivo (d) polifilético (e) tanto cladístico como sistemático evolutivo
10. En el análisis cladístico (a) los caracteres ancestrales se usan para reconstruir filogenias (b) los caracteres deben ser homoplásticos (c) se prefieren los grupos polifiléticos (d) rara vez se utiliza el método llamado de máxima probabilidad (e) se usa el análisis de grupos externos para determinar un taxón que divergió más temprano que los otros taxones motivo de estudio
11. Al interpretar un cladograma (a) es posible identificar al ancestro de cada grupo al rastrear cada rama de regreso hacia el nodo más cercano a la raíz (b) es posible identificar los taxones a los que dio origen cada grupo (c) debe estudiarse la colocación relativa de las ramas más pequeñas a lo largo del eje principal del árbol (d) es posible determinar las relaciones al rastrear a lo largo de las ramas de regreso al ancestro común más reciente (e) debe identificarse la transferencia genética horizontal
12. Cuando los cladistas aplican el principio de parsimonia (a) eligen el cladograma que requiere menos cambios en los caracteres como la explicación más probable para interpretar los datos (b) seleccionan múltiples hipótesis para explicar cada relación (c) no usan grupos externos (d) por lo general usan un enfoque polifilético (e) plantean la hipótesis de que la explicación más compleja probablemente es la más correcta

PENSAMIENTO CRÍTICO

1. ¿Cuáles son las ventajas de PhyloCode? ¿Y de los organismos que sirven como código de barras?
2. ¿Cuáles son algunos de los criterios/herramientas que pueden usar los biólogos para asignar los protistas a grupos monofiléticos?
3. **VÍNCULO CON LA EVOLUCIÓN.** Explique por qué la evolución no siempre es lineal.
4. **VÍNCULO CON LA EVOLUCIÓN.** ¿Los miembros de un clado son similares porque comparten un ancestro común o pertenecen al mismo clado porque son similares? ¿Cómo podría variar su respuesta dependiendo de cuál enfoque a la sistemática aplique?
5. **VÍNCULO CON LA EVOLUCIÓN.** Se considera que la proteína de unión a TATA (TBP) es necesaria para la transcripción en todos los núcleos de las células eucariotas. Estudios demuestran que las arqueas, mas no las bacterias, tienen una proteína estructural y funcionalmente similar a la TBP. ¿Qué sugiere esta similitud en cuanto a la evolución de arqueas, bacterias y eucariotas? ¿Cómo el conocimiento de esta semejanza puede afectar la manera en que la sistemática clasifica estos organismos?
6. **ANÁLISIS DE DATOS.** Construya un cladograma con base en los siguientes datos. Los musgos son plantas sin tejido vascular. Colas de caballo, helechos, gimnospermas (pinos y otras plantas con semillas desnudas) y angiospermas (plantas con flores) son todas plantas vasculares. Las semillas están ausentes en todas, excepto en las gimnospermas y angiospermas. Las angiospermas son las únicas plantas de semilla con flores. (*Sugerencia:* para auxiliarse en la construcción del cladograma, dibuje una tabla simple que muestre cuáles caracteres están presentes en cada grupo. Consulte la figura 23-9).

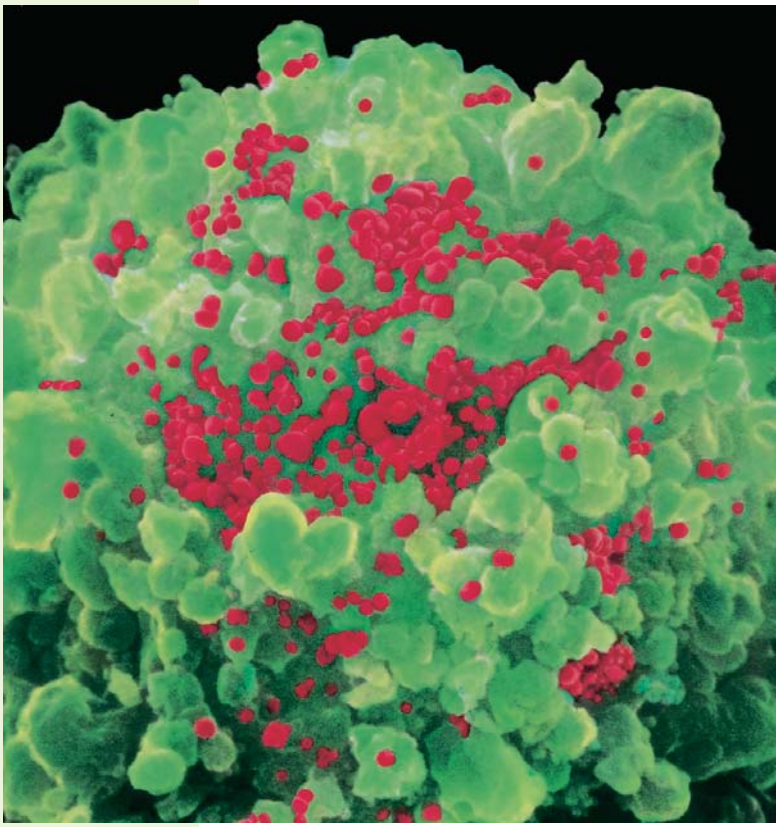
7. **ANÁLISIS DE DATOS.** En la ilustración, ¿qué tipo de grupo representa el área entre corchetes? ¿Qué tipo de grupo está formado por 2 y 3? ¿Qué tipo de grupo está formado por 2, 4 y 6?



8. **CIENCIA, TECNOLOGÍA Y SOCIEDAD.** Una enfermera y dos pacientes en el mismo hospital mueren por una infección bacterial desconocida que no responde a la penicilina. ¿Cómo procedería para determinar la filogenia de esta bacteria? (Considere las estrategias que aprendió en este capítulo). ¿Cómo podría ser útil en esta situación el conocimiento de su filogenia?

CENGAGENOW™ **Preguntas adicionales están disponibles en CengageNOW en www.cengage.com/login.**

24 Virus y agentes subvirales



NIBSC/Science Photo Library/Photo Researchers, Inc.

Esta micrografía a color obtenida con un microscopio electrónico de barrido muestra el virus de inmunodeficiencia humana (VIH; *rojo*) que infecta una célula auxiliar T (una célula del sistema inmunológico; *verde*).

CONCEPTOS CLAVE

24.1 Un virus es una pequeña partícula que consiste de un núcleo de ácido nucleico rodeado por un recubrimiento proteico; para poder reproducirse, un virus debe infectar una célula viva.

24.2 Los virus pueden clasificarse con base en su rango de huéspedes, qué tipo de ácido nucleico tienen y si el ácido nucleico es de una cadena o de dos cadenas.

24.3 En un ciclo reproductivo lítico, un virus usa la maquinaria molecular de la célula huésped para replicarse y destruye la célula huésped en el proceso; en un ciclo lisogénico, el genoma viral se integra en el ADN huésped y entonces se llama "provirus".

24.4 Los virus infectan las células de todo tipo de organismos; causan serias enfermedades en plantas y animales.

24.5 De acuerdo con la hipótesis del origen celular, los virus pudieron originarse como elementos genéticos móviles igual que los transposones o plásmidos.

24.6 Los agentes subvirales, que incluyen satélites, viroides y priones, son más pequeños y más simples que los virus.

A finales del siglo XIX, los botánicos buscaban la causa de la enfermedad llamada mosaico del tabaco, que impedía el crecimiento de las plantas de tabaco y daba a las hojas infectadas una apariencia manchada, como de mosaico. Descubrieron que podían transmitir esta enfermedad a plantas sanas al impregnar sus hojas con la savia de las plantas enfermas. En 1892, Dmitri Ivanowsky, un botánico ruso, demostró que la savia todavía era infecciosa después de pasarla por filtros de porcelana diseñados para retener todas las bacterias conocidas. Pocos años después, en 1898, Martinus Beijerinck, microbiólogo holandés, proporcionó evidencia de que el agente causante de la enfermedad del mosaico del tabaco tenía muchas características de un organismo viviente. Sin embargo, parecía que el agente infeccioso sólo podía reproducirse dentro de una célula viva. Beijerinck llamó al agente infeccioso *virus* (de la palabra latina *virus*, que significa "veneno"). El virus del mosaico del tabaco fue el primero de su clase en ser reconocido.

A principio del siglo XX los científicos descubrieron otros agentes infecciosos, como los responsables del mosaico del tabaco, que podían causar enfermedades en animales o matar bacterias. Tales patógenos eran tan pequeños que no podían verse con un microscopio óptico. También

pasaban a través de filtros que removían todas las bacterias conocidas. Curiosamente, no podían crecer en cultivos de laboratorio a menos que estuvieran presentes en células vivas. El desarrollo del microscopio electrónico en la década de 1930 hizo posible ver virus por primera vez.

La mayoría de los virus que infectan animales, plantas y bacterias se identificaron durante la segunda mitad del siglo XX. Los virus causan muchas enfermedades en las plantas y son responsables de la pérdida de miles de millones de dólares en cosechas cada año. Quizá el lector esté familiarizado con algunas de las muchas enfermedades virales humanas, incluidas influenza, viruela, rubéola (sarampión alemán), parotiditis, rabia, poliomielitis, herpes y síndrome de inmunodeficiencia adquirida (SIDA; vea la figura).

Los virus son los microorganismos más numerosos de la Tierra e influyen en muchos procesos ecológicos. Por ejemplo, matan grandes cantidades de biomasa marina cada día, con lo que contribuyen significativamente al reciclaje de nutrientes. Los virus se adaptan a sus ambientes mediante evolución. También influyen en la biodiversidad de otros organismos. Los virus pueden transferir sus genes hacia el material genético de sus huéspedes. También pueden transferir genes eucariotas de un organismo a otro y cruzar las fronteras entre las especies.

En este capítulo el lector examinará las características y diversidad de los virus, y los más pequeños agentes subvirales: viroides y priones. Los virus se incluyen en la unidad de *Biología* porque tienen algunas características de las cosas vivientes y porque impactan a todos los organismos vivos.

24.1 CATEGORÍA Y ESTRUCTURA DE LOS VIRUS

OBJETIVOS DE APRENDIZAJE

1 Contrastar un virus con un organismo celular.
2 Describir la estructura de un virus.

Un **virus** es un agente infeccioso muy pequeño que consiste de un centro de ácido nucleico y depende de un huésped vivo. El estudio de los virus se llama **virología** y los biólogos que estudian a los virus son **virólogos**. La mayoría de los biólogos ven a los virus como partículas no vivientes porque no están compuestos de células y no pueden realizar actividades metabólicas o reproducirse por cuenta propia. No tienen los componentes necesarios para realizar respiración celular o para sintetizar proteínas y otras moléculas.

Los virus no contienen los ácidos nucleicos necesarios para realizar copias de sí mismos, se replican al invadir células vivas y tomar el control de su maquinaria metabólica. Para multiplicarse, un virus debe *infectar* una célula en la que pueda replicarse. Por ende, los virus son **parásitos intracelulares obligados**; sólo sobreviven usando los recursos de una **célula huésped**, la que el virus invade. Los virus infectan a todo tipo de organismos, incluidos bacterias, arqueas, protistas, plantas, hongos y animales. Algunos virus incluso infectan a otros virus. Es interesante que los virus evolucionen mediante selección natural. Por estas razones, la mayoría de los biólogos consideran que los virus están en el borde de la vida, aunque algunos argumentan que se trata de formas de vida muy simple.

Los virus son muy pequeños

Como lo reportaron los primeros investigadores, los virus son muy pequeños. La mayoría varía en tamaño desde 20 hasta 300 nm. (Un nanómetro es una milésima de micrómetro). El poliovirus tiene alrededor de 30 nm de diámetro (más o menos el tamaño de un ribosoma). Si pudieran alinearse estos virus extremo con extremo, ¡se requeriría casi un millón de ellos para abarcar una pulgada! Un virus más grande, como el poxvirus que causa viruela, puede medir hasta 300 nm de largo y 200 nm de ancho. El virus conocido más grande es el mimivirus, con un diámetro de más o menos 400 nm, el tamaño de una pequeña bacteria (micoplasma). El mimivirus, descubierto en 2003, infecta a las amibas.

Un virus consiste de ácido nucleico rodeado por un recubrimiento proteico

El centro de ácido nucleico del virus está rodeado por un recubrimiento proteico llamado **cápside**. Los microbiólogos usan el término *virión* para referirse a la partícula virus completa que está afuera de una **célula huésped**. El virión es la forma en la que el virus se mueve desde la célula donde se produjo hasta una nueva célula huésped en la que pueda replicar su genoma. Sin embargo, en este libro se usará el término *virus* en un sentido amplio, aun cuando se haga referencia a viriones.

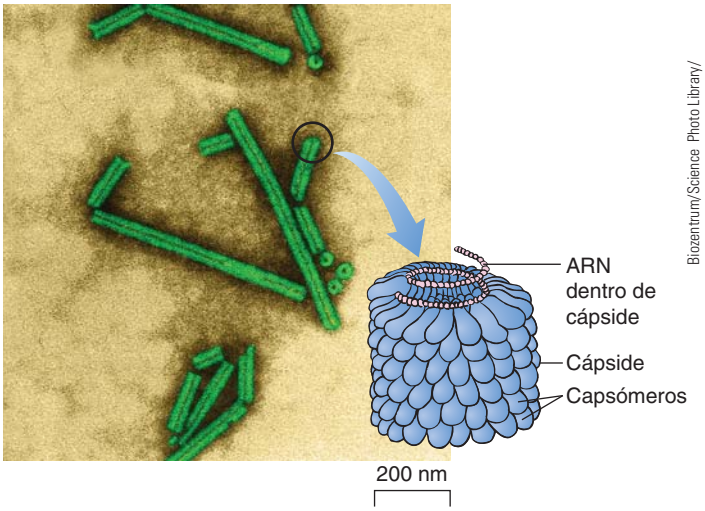
Un virus típico contiene o ácido desoxirribonucleico (ADN) o ácido ribonucleico (ARN), pero no ambos. El ácido nucleico puede ser de una sola cadena o de doble cadena. Por tanto, un virus puede ser de una sola cadena (cs, cadena simple), ADN de doble cadena (cd, por cadena doble), ARNcs o ARNcd. Como se analizará, el tipo de ácido nucleico es importante para clasificar a los virus. El genoma viral suele consistir de 5000 a más de 100,000 bases o pares de bases (dependiendo de si es de una sola cadena o de dos cadenas). De nuevo, el mimivirus es una excepción. Los investigadores secuenciaron el genoma del mimivirus y reportaron que este gran virus de ADN de dos cadenas tiene más de un millón de pares de bases. El mimivirus también tiene seis ARN de transferencia.

El cápside es un recubrimiento proteico protector

El cápside consiste de subunidades proteicas, llamadas *capsómeros*. Los capsómeros determinan la forma del virus. Por lo general los cápsides son o helicoidales o poliédricos, o una combinación de ambas formas. Los virus helicoidales, como el virus del mosaico del tabaco (VMT), parecen largas barras o hilos (**FIGURA 24-1a**). Su cápside es un cilindro hueco constituido de proteínas que forman un surco donde encaja el ARN.

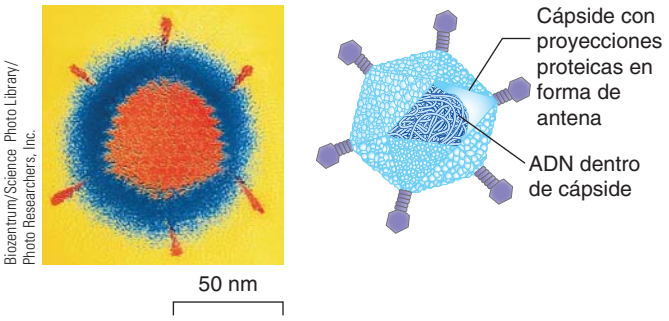
Los virus poliédricos, como los adenovirus (que causan varias enfermedades humanas, incluidas algunas infecciones respiratorias), parecen un poco esféricos (**FIGURA 24-1b**). Sus capsómeros están organizados en triángulos equiláteros. El cápside de un virus grande puede consistir de varios cientos de capsómeros. La estructura poliédrica más común es un *icosaedro*, una estructura con 20 caras superficiales idénticas (cada cara es un triángulo). El virus de inmunodeficiencia humana (VIH) que causa el Síndrome de Inmunodeficiencia Adquirida (SIDA) es un virus con envoltura. Las proteínas en la envoltura se extienden hacia afuera como espículas (**FIGURA 24-1c**).

Algunos virus tienen componentes tanto helicoidales como poliédricos. Los virus que infectan bacterias se llaman *bacteriófagos* o simplemente *fagos* (**FIGURA 24-1d**). El fago T4 que infecta a la bacteria



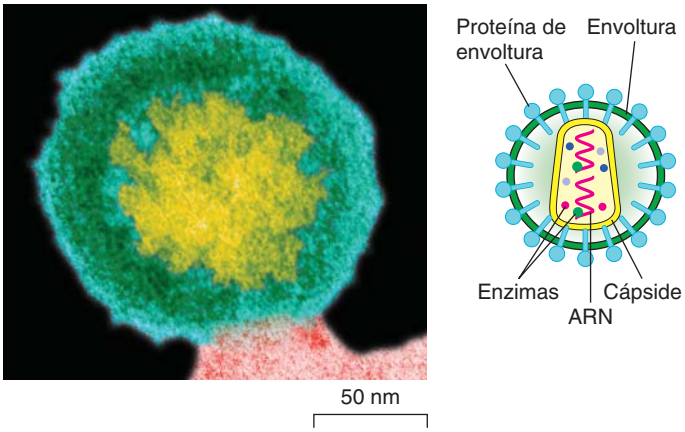
© Dennis Kunkel Microscopy, Inc. /Visuals Unlimited/ Corbis

(a) Micrografía obtenida con un microscopio electrónico de transmisión (MET) del virus del mosaico del tabaco. Este virus tiene forma de barra con un arreglo helicoidal de proteínas como cápside.



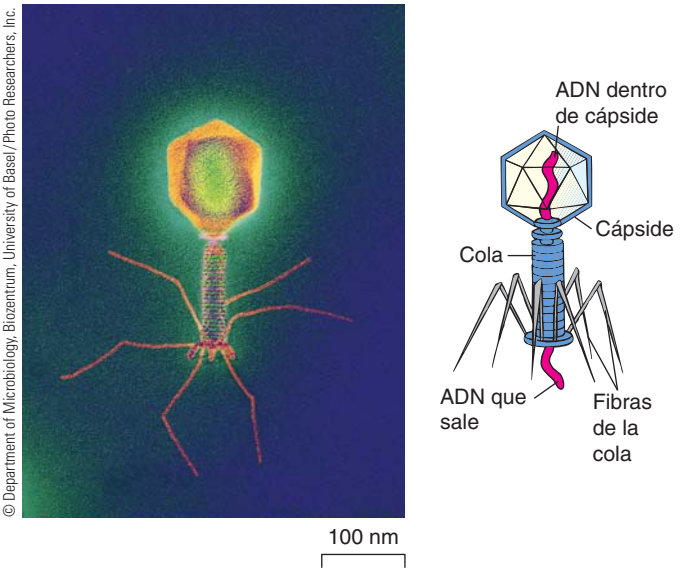
Biozentrum/Science Photo Library/ Photo Researchers, Inc.

(b) Micrografía MET coloreada de un adenovirus. El cápside está compuesto de 252 subunidades (visibles como pequeños óvalos) ordenados en poliedros de 20 lados. Doce de las subunidades tienen proyecciones proteicas que le permiten al virus reconocer las células huésped.



© Dr. Klaus Boller /Photo Researchers, Inc.

(c) Micrografía MET coloreada del VIH, el virus que causa el SIDA. El virus deja una célula huésped (*rosa*). El virus está encerrado en una envoltura (*verde*) obtenida de la membrana plasmática del huésped. Desde la envoltura se proyectan proteínas virales. El cápside del virus se muestra en amarillo.



© Department of Microbiology, Biozentrum, University of Basel/Photo Researchers, Inc.

(d) Micrografía MET coloreada del bacteriófago T4. Este virus tiene cabeza poliédrica y cola helicoidal. El virus se adhiere a la pared celular del huésped bacterial mediante sus fibras de la cola.

FIGURA 24-1 ***Animada*** **La estructura de un virus**

Un virus consiste de un núcleo de ADN o ARN rodeado por un recubrimiento de proteína llamado cápside, el cual está compuesto de subunidades de proteína llamadas capsómeros. Algunos virus tienen una envoltura membranosa que rodea el cápside.

Escherichia coli consiste de una "cabeza" poliédrica unida a una "cola" helicoidal. Muchos fagos tienen esta forma y muchos otros también tienen fibras de cola que se adhieren a la célula huésped.

Algunos virus están rodeados por una envoltura

Algunos virus, llamados *virus envueltos*, tienen una envoltura membranosa externa que rodea al cápside. Por lo general, el virus adquiere la envoltura a partir de la membrana plasmática de la célula huésped conforme la deja (**FIGURA 24-2**). Es interesante que mientras está dentro de la célula huésped, el virus sintetiza ciertas proteínas y las inserta en la membrana plasmática del huésped. Por tanto, la envoltura viral consiste de fosfolípidos y proteínas de la membrana plasmática del huésped, así como de proteínas distintivas producidas por el mismo virus. Algunos virus producen proteínas de envoltura que sobresalen de esta última como espículas. Como estudiará más adelante, dichas espículas pueden ser muy importantes en la interacción del virus con la célula huésped.

Repaso

- ¿Qué características de la vida están ausentes en un virus?
- ¿Cuáles son los componentes estructurales de un virus?

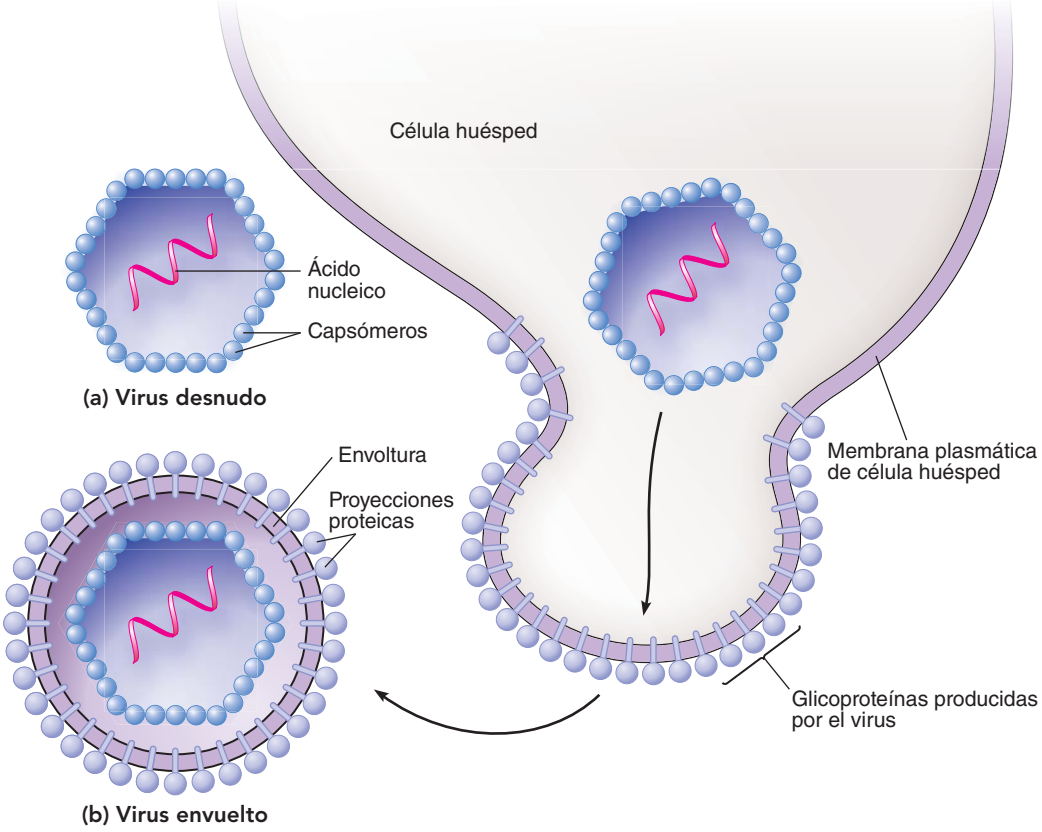


FIGURA 24-2 Comparación de virus desnudo y envuelto
Al dejar el virus la célula huésped, la membrana de plasma del huésped rodea al virus formando una envoltura. Ésta contiene proteínas producidas por el virus.

24.2 CLASIFICACIÓN DE LOS VIRUS

OBJETIVO DE APRENDIZAJE

3 Identificar tres características empleadas para clasificar virus.

Los virus presentan un reto taxonómico para los biólogos porque no tienen las características que definen a los organismos vivos (vea el capítulo 1). Son acelulares, no realizan actividades metabólicas y sólo se reproducen al tomar el control de la maquinaria reproductiva de otras células. Los virus no fabrican proteínas y por tanto no tienen ARNr distintivo. Por estas razones, los virus no se clasifican en alguno de los tres dominios.

Los virus pueden clasificarse con base en su **rango de huéspedes**, los tipos de organismos que infectan. Se les puede referir como virus de plantas, virus de animales, virus bacteriales, etcétera. Los virus se clasifican de manera más formal en taxones de especies a órdenes. El Comité Internacional de Taxonomía de Virus (ICTV por sus siglas en inglés), un grupo de virólogos, decide los criterios específicos para clasificar y nombrar virus. Recientemente, con base en el rango de huéspedes y otras características, el ICTV clasificó los virus en 5 órdenes, 84 familias, 307 géneros y más de 2000 especies. Los nombres de las familias de virus incluyen el sufijo *-viridae*. Observe que éste no es un tradicional sistema de clasificación de Linneo; no asigna los virus a dominios, reinos o filos.

El sistema de clasificación de Baltimore clasifica los virus con base en el tipo de ácido nucleico que contienen, ya sea que el ácido nucleico sea de una sola cadena o de dos cadenas, y en cómo producen ARNm. Otros rasgos considerados en la clasificación viral son el tamaño y la forma del virus, la presencia de envoltura, y el método mediante el cual se transmite el virus de huésped a huésped.

Repaso

- ¿Cuáles son las tres características empleadas para clasificar virus?

24.3 REPLICACIÓN VIRAL

OBJETIVOS DE APRENDIZAJE

4 Proporcionar las características de los bacteriófagos.
5 Comparar un ciclo lítico con un ciclo lisogénico.

Como se discutió antes, los virus se reproducen, pero sólo dentro del complejo ambiente de las células huésped vivas que infectan. Los virus usan su información genética para forzar a sus células huésped a replicar su ácido

nucleico viral y elaborar las proteínas que necesitan. Toman el control de los mecanismos de transcripción y traducción de la célula huésped.

Los bacteriófagos infectan bacterias

Gran parte del conocimiento de los virus proviene del estudio de los **bacteriófagos** ("comedores de bacterias"), a los que de manera más simple se les conoce como **fagos**. Estos virus pueden cultivarse con facilidad dentro de bacterias vivas en el laboratorio. Los microbiólogos han identificado más de 2000 fagos. Los bacteriófagos están entre los virus más complejos (vea la figura 24-1d). Su estructura más común consiste de una gran molécula de ácido nucleico (por lo general ADNcd) enrollado dentro de una cabeza poliédrica. La mayoría tiene una cola que puede ser contráctil y funcionar en la penetración de la célula huésped.

Antes de la era de los medicamentos sulfas y los antibióticos, los fagos se usaban clínicamente para tratar infecciones. En la década de 1940 se abandonaron (al menos en los países occidentales) en favor de los antibióticos, que eran más confiables y más fáciles de usar. Ahora, con la dispersión y el creciente problema de la resistencia bacteriana a los antibióticos, estos virus asesinos de bacterias están nuevamente en el foco de investigación. Con el nuevo conocimiento de los fagos y tecnologías avanzadas, muchos grupos de investigación estudian a los fagos para determinar a cuáles especies de bacterias matan. Los científicos modifican genéticamente a los fagos de modo que las bacterias desarrollen más lentamente resistencia hacia ellos.

Los fagos también pueden usarse para mejorar la seguridad de los alimentos. Por ejemplo, ciertos fagos pueden matar cepas mortales de *E. coli* en ganado. Esta bacteria no parece enfermar al ganado, pero puede causar patologías y matar a personas que coman hamburguesas contaminadas mal cocinadas.

Los virus se replican dentro de las células huésped

Los virus infectan células bacterianas, vegetales y animales en formas básicamente similares. En este texto el enfoque se centra en la infección de bacterias por fagos, dado que este proceso se entiende mejor. El ciclo reproductivo del virus comienza cuando éste entra en contacto con una célula huésped. Por lo general, el virus se fija a la superficie de la célula huésped. El ácido nucleico viral debe entrar en la célula huésped y sintetizar los componentes que necesita para reproducirse. Luego, los componentes virales se ensamblan y los virus se liberan de la célula, listos para invadir a otras células. Los dos tipos de ciclos reproductivos virales son el ciclo lítico y el lisogénico.

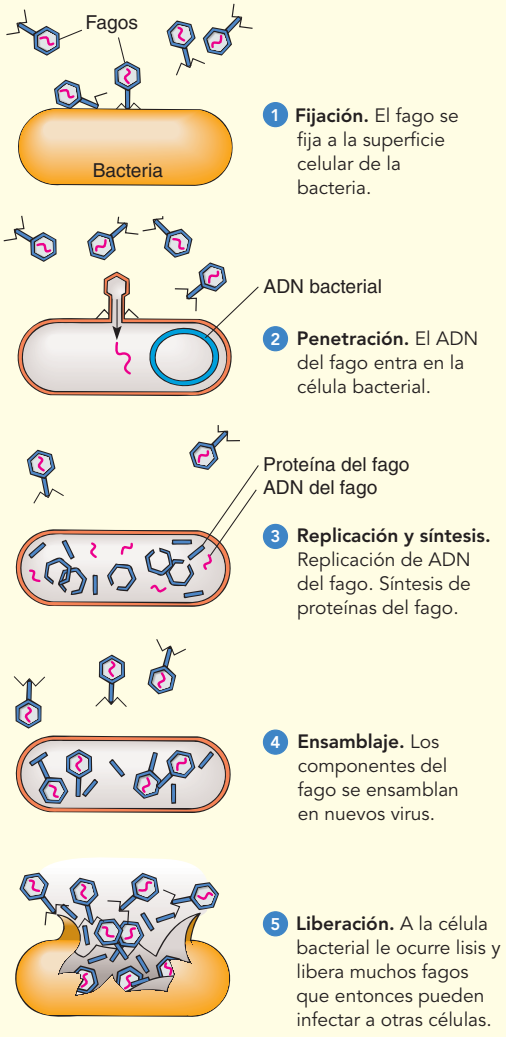
Los ciclos reproductivos líticos destruyen a las células huésped

En un **ciclo lítico**, el virus le ocasiona lisis (destrucción) a la célula huésped. Cuando el virus infecta una célula huésped susceptible, la fuerza a usar su maquinaria metabólica para replicar partículas virales. Los virus que sólo tienen un ciclo lítico se describen como **virulentos**, lo que significa que causan enfermedad y con frecuencia la muerte.

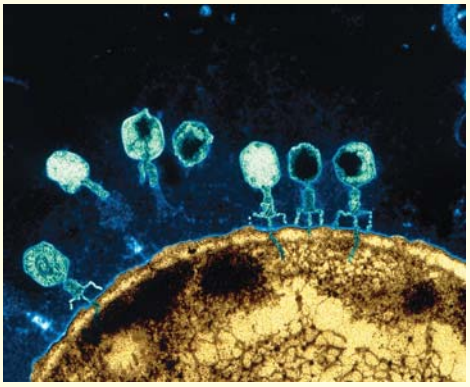
En la reproducción viral lítica son usuales cinco pasos (**FIGURA 24-3**):

1. **Fijación (o adsorción).** El virus se fija a receptores específicos en la célula huésped. Este proceso garantiza que sólo infecte a su huésped específico.
2. **Penetración.** El virus penetra la membrana plasmática del huésped y se mueve hacia el citoplasma. Muchos virus que infectan células animales entran intactos a la célula huésped. Algunos fagos sólo inyectan su ácido nucleico en el citoplasma de la célula huésped; el cápside permanece en el exterior.

PUNTO CLAVE **Los virus se reproducen al tomar el control de la maquinaria metabólica de una célula huésped. La célula huésped se destruye en una infección lítica.**



(a) Secuencia de eventos en una infección lítica.



(b) Micrografía MET coloreada de fagos que infectan una bacteria, *Escherichia coli*.

FIGURA 24-3 ***Animada*** **Ciclo lítico**
En un ciclo lítico, el virus destruye a la célula huésped.

3. **Replicación y síntesis.** El genoma viral contiene toda la información necesaria para producir nuevos virus. Una vez dentro, el virus degrada el ácido nucleico de la célula huésped y usa la maquinaria molecular de ésta para replicar su propio ácido nucleico y producir proteínas virales. Muchos medicamentos antivirales interfieren con la replicación del ácido nucleico viral.
4. **Ensamblaje.** Los componentes virales recientemente sintetizados se ensamblan en nuevos virus.
5. **Liberación.** Los virus ensamblados se liberan de la célula. Por lo general, enzimas líticas, producidas por el fago en los momentos finales del proceso de replicación, destruyen la membrana plasmática del huésped. Es común que todos los fagos se liberen al mismo tiempo, lo que resulta en una rápida lisis celular. En contraste, los virus animales con frecuencia se liberan lentamente o germinan desde la membrana plasmática.

Una vez liberados, los virus infectan otras células y el proceso comienza de nuevo. El tiempo requerido para la reproducción viral, desde la fijación hasta la liberación de nuevos virus, varía de menos de 20 minutos hasta más de una hora.

¿Cómo se protegen las bacterias de la infección por fagos? Acaso el lector recuerde del capítulo 15 que las bacterias producen **enzimas de restricción** que cortan el ADN extraño del fago, lo cual evita su duplicación. La célula bacterial protege su propio ADN al modificarlo ligeramente después de la replicación, de modo que la enzima de restricción no reconozca los sitios que cortaría.

En los ciclos lisogénicos, virus templados se integran en el ADN del huésped

Los **virus templados** no siempre destruyen a sus huéspedes. En un **ciclo lisogénico** el genoma viral por lo general se integra en el ADN bacteriano huésped. El virus integrado se llama **profago** o **provirus**. Cuando se replica el ADN bacteriano, el profago también se replica (**FIGURA 24-4**). Los genes virales que codifican proteínas estructurales virales pueden reprimirse de manera indefinida. Las células bacterianas que transportan profagos se llaman *células lisogénicas*. Ciertas condiciones externas (como la luz ultravioleta y los rayos X) hacen que los virus templados regresen a un ciclo lítico y entonces destruyen a su huésped. En ocasiones los virus templados se vuelven líticos de manera espontánea.

Las células bacterianas que contienen ciertos virus templados pueden mostrar nuevas propiedades. Este cambio se llama **conversión lisogénica**. Un ejemplo interesante involucra a la bacteria *Corynebacterium diphtheriae*, que causa la difteria. Existen dos cepas de esta especie, una que produce una toxina (y causa difteria) y una que no la produce. La única diferencia entre estas dos cepas es que la bacteria productora de toxina está infectada por un fago templado específico. El ADN del fago codifica la poderosa toxina que causa los síntomas de la difteria. De igual modo, la bacteria *Clostridium botulinum*, que causa botulismo, una forma severa de envenenamiento por alimentos, es inocua a menos que contenga ADN de cierto profago que induce la síntesis de la toxina.

Repaso

- ¿Cuáles son los pasos en un ciclo lítico? Dibuje diagramas para ilustrar su respuesta.
- ¿En qué se diferencia un ciclo lisogénico de un ciclo lítico?

PUNTO CLAVE En una infección lisogénica, fagos templados integran su ácido nucleico en el genoma de la célula huésped sin destruirla.

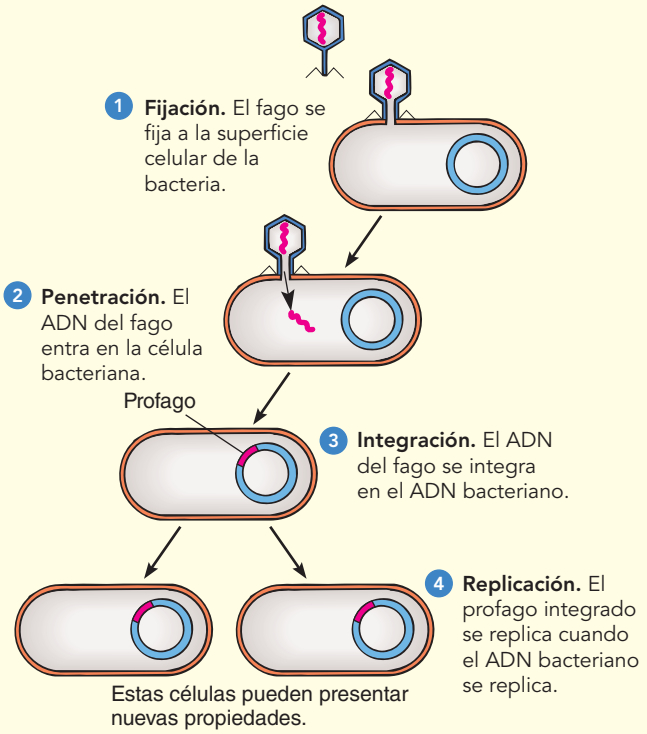


FIGURA 24-4 *Animada* Ciclo lisogénico
Los fagos templados integran su ácido nucleico en el ADN de la célula huésped que entonces se convierte en célula lisogénica.

24.4 ENFERMEDADES VIRALES

OBJETIVOS DE APRENDIZAJE

6 Contrastar la infección viral de plantas y animales, e identificar enfermedades específicas causadas por virus.
7 Describir el ciclo reproductivo de un retrovirus, como el virus de inmunodeficiencia humana (VIH).

Sir Peter Medawar, Premio Nobel de Medicina 1960, definió un *virus* como "un trozo de malas noticias envuelto en proteína". Los virus **patógenos** son responsables de algunas de las enfermedades más serias, incluidas viruela, rabia, influenza y SIDA. Sin embargo, aunque los virus deben infectar células para poder reproducirse, la mayoría de los virus conocidos *no* causan enfermedades. Esta sección se enfocará en la infección viral de plantas y animales.

Los virus causan severas enfermedades en las plantas

Los virus causan muchas enfermedades importantes en las plantas y son responsables de miles de millones de dólares en pérdidas agrícolas y me-

nor calidad de los cultivos en todo el mundo cada año. Los cultivos infectados casi siempre producen cosechas más pobres.

Por lo general, las infecciones virales no matan a las plantas, sino que evitan su crecimiento, producen cambios en la forma del follaje y pueden generar manchas, rayas o patrones moteados en hojas, flores o frutos (**FIGURA 24-5**). La mayoría de los virus de las plantas tienen cápsides, pero no poseen envolturas. El genoma de la mayoría de los virus de las plantas consiste de ARN de una sola cadena. Los virus de las plantas usualmente se nombran de acuerdo con el tipo de planta que infectan y por sus efectos sobre ella. El virus del mosaico del tabaco fue el primer virus descubierto en la historia.

© Ann Louise Hagevi/Dreamstime

(a) Tulipán rayado por virus. El virus que causa esta enfermedad relativamente inocua afecta la formación de pigmento en los pétalos.

© Jack M. Bostrack/Visuals Unlimited, Inc.

(b) Hojas de pimienta infectadas con virus del mosaico del tabaco. La hoja presenta un moteado característico con áreas de color verde claro.

FIGURA 24-5 Enfermedades vegetales causadas por virus

Los insectos son importantes vectores en las enfermedades vegetales. Mientras se alimentan de los tejidos vegetales, áfidos, saltamontes y muchos otros insectos dispersan enfermedades virales entre las plantas. Debido a las gruesas paredes celulares de las plantas, los virus no pueden penetrar las células vegetales a menos que estén dañadas. Los virus de las plantas también se pueden transmitir de una generación a la siguiente mediante semillas infectadas o por propagación asexual. Una vez infectada la planta, el virus se dispersa a lo largo de su cuerpo al pasar a través de los plasmodesmos (conexiones citoplásmicas) que penetran las paredes entre células adyacentes (véase la figura 5-27).

No hay curas conocidas para la mayoría de las enfermedades virales de las plantas, de modo que las plantas infectadas por lo general se queman. Muchos científicos agrícolas enfocan sus esfuerzos en la prevención de enfermedades virales al desarrollar cepas resistentes a virus de plantas de cultivo importantes.

Los virus causan enfermedades severas en los animales

Cientos de diferentes virus infectan animales, incluidos los humanos. Los virus animales causan peste porcina, fiebre aftosa, moquillo, influenza y ciertos tipos de cáncer (como la leucemia felina y el cáncer cervical). Los virus causan varicela, herpes simplex (un tipo produce herpes genital), parotiditis, rubéola (sarampión alemán), sarampión, rabia, verrugas, mononucleosis infecciosa, influenza, hepatitis viral y SIDA (**TABLA 24-1** y *Preguntas acerca de: Influenza y otras enfermedades emergentes*). La mayoría de los humanos sufren de dos a seis infecciones virales cada año, incluido el resfriado común.

Como se estudió en el capítulo 1, la epidemia de influenza H1N1 en 2009 se contuvo por la rápida respuesta de la Organización Mundial de la Salud (OMS), los Centros para el Control y la Prevención de Enfermedades (CDC por sus siglas en inglés) de Estados Unidos, y otras agencias de salud pública en todo el mundo. El sondeo cuidadoso y la voluntad de los países para compartir información rápidamente ayudaron a minimizar la dispersión de esta pandemia. A toda velocidad se desarrollaron vacunas y protocolos de tratamiento efectivos.

La actividad humana, incluidos factores sociales como urbanización, viajes globales y guerras, contribuye a las epidemias de enfermedades infecciosas. Las condiciones de vida, incluidos saneamiento, nutrición, estrés físico, nivel de atención a la salud y prácticas sexuales, son factores importantes en la dispersión de las enfermedades. En Estados Unidos y otros países muy desarrollados, las enfermedades infecciosas representan aproximadamente de 4% a 8% de las muertes, en comparación con las tasas de mortalidad de 30% a 50% en las regiones en desarrollo. Incluso con el nivel de conocimiento actual acerca de los virus y la epidemiología, ¿cuán preparada está la humanidad para contener un virus particularmente virulento? ¿Qué tan bien se contiene al VIH (el virus causante del SIDA), que sigue infectando y matando a millones de personas en todo el mundo cada año?

Desde los ataques terroristas a Estados Unidos el 11 de septiembre de 2001, el bioterrorismo se ha convertido en una gran preocupación mundial. El **bioterrorismo** es el uso intencional de microorganismos o toxinas derivadas de organismos vivientes para causar muerte o enfermedad en humanos, animales o plantas de las que depende la gente. Los terroristas podrían concebir iniciar epidemias de viruela, ántrax, peste y otras enfermedades potencialmente mortales. (Observe que el ántrax y la peste son causados por bacterias; vea la tabla 25-5 en el capítulo 25). La búsqueda de tratamientos y vacunas efectivos para dichas enfermedades adquirió nueva relevancia.

Muchos virus animales tienen ciclos reproductivos líticos

La mayoría de los virus no pueden sobrevivir mucho tiempo afuera de una célula huésped viva, de modo que su supervivencia depende de poder transmitirse de un animal a otro. Sin embargo, su rango de huéspedes puede ser muy limitado debido a que la fijación a una célula huésped es muy específica. El tipo de proteínas de fijación sobre la superficie de un virus determina qué tipo de célula puede infectar. Por lo general, los receptores varían con cada especie y en ocasiones con cada tipo de tejido. Por ende, muchos virus que atacan a los humanos sólo pueden infectar a éstos porque las proteínas de fijación virales sólo se combinan con los

TABLA 24-1 Algunos virus que infectan a los vertebrados

Grupo	Enfermedad causada	Características
Virus ADN con envoltura		
Poxvirus	Viruela, viruela bovina,* viruela del simio y enfermedades de aves de corral con importancia económica	**ADNcd**; grandes virus complejos, se replican en el citoplasma de la célula huésped
Herpesvirus	Herpes labial (virus herpes simplex tipo 1); herpes genital, una enfermedad de transmisión sexual (virus herpes simplex tipo 2); varicela y herpes zoster (virus herpes varicela-zoster), mononucleosis infecciosa y linfoma de Burkitt (virus Epstein-Barr)	**ADNcd**; virus envueltos de tamaño de mediano a grande, se replican en el núcleo del huésped†
Virus ADN sin envoltura		
Adenovirus	Trastornos del sistema respiratorio (por ejemplo, garganta irritada, amigdalitis), conjuntivitis y trastornos gastrointestinales son causados por más de 40 tipos de adenovirus en humanos, otras variedades infectan a otros animales	**ADNcd**; replica en el núcleo del huésped
Papovavirus‡	Verrugas humanas y algunas enfermedades cerebrales degenerativas; ciertos cánceres, incluido cáncer cervical	**ADNcd**
Parvovirus	Infecciones en perros, cerdos, artrópodos, roedores, gastroenteritis en humanos (transmitida por el consumo de mariscos infectados)	**ADNcs**; algunos requieren un virus auxiliar para multiplicarse
Virus ARN con envoltura		
Togavirus	Rubéola (sarampión alemán)	**ARNcs** que puede funcionar como ARNm; gran grupo diverso de virus envueltos de tamaño medio, muchos transmitidos por artrópodos
Ortomixovirus	Influenza en humanos y otros animales	**ARNcs** que funciona como plantilla para síntesis de ARNm, virus de tamaño medio que con frecuencia presentan espículas
Paramixovirus	Sarampión y parotiditis en humanos, moquillo en perros	**ARNcs**; similar a ortomixovirus pero un poco más grande
Rabdovirus	Rabia	**ARNcs**
Coronavirus	Infecciones de vías respiratorias superiores; SARS	**ARNcs**; virus ARN más grande conocido
Flavivirus	Fiebre amarilla, virus del Nilo occidental, hepatitis C (la razón más común para trasplantes de hígado en Estados Unidos)	**ARNcs**
Filovirus	Fiebre hemorrágica, incluida la provocada por el virus Ébola	**ARNcs**
Bunyavirus	Encefalitis de San Luis, síndrome pulmonar hantavirus (causado por el virus Sin Nombre, un hantavirus)	**ARNcs**
Retrovirus	SIDA; ciertos tipos de cáncer	**ARNcs** virus que contiene transcriptasa inversa para transcribir el genoma ARN en ADN; dos moléculas idénticas de **ARNcs**
Virus ARN sin envoltura		
Picornavirus	Polio (poliovirus), hepatitis A (virus de hepatitis A), trastornos intestinales (enterovirus), resfriado común (rhinovirus), meningitis aséptica (coxsackievirus, echovirus)	**ARNcs** que puede funcionar como ARNm, grupo diverso de virus pequeños
Reovirus	Vómito y diarrea, encefalitis	**ARNcd**

*El virus vaccinia (viruela bovina) se usa para producir vacunas modificadas genéticamente.

†Estos virus frecuentemente causan infecciones latentes, algunas causan tumores.

‡El virus SV40 se ha usado como vector para transportar genes dentro de las células.

sitios receptores que se encuentran en las superficies de las células humanas. El virus del sarampión y los poxvirus infectan muchos tipos de tejidos humanos porque sus proteínas de fijación se combinan con sitios receptores en una variedad de células. En contraste, el poliovirus se fija a tipos específicos de células humanas, como las que recubren el aparato digestivo y las neuronas motoras del cerebro y la médula espinal.

Algunos virus, como los adenovirus, tienen fibras que se proyectan desde el cápside y se adhieren a receptores complementarios sobre la célula huésped. Otros virus, como los que causan herpes y rabia, están rodeados por una envoltura de lipoproteína con espículas de glicoproteína que se proyectan y se fijan en una célula huésped. El virus de influenza tiene espículas con forma de barra que se proyectan desde su envoltura. Las espículas de glicoproteína se enlazan con receptores específicos presentes solamente en células que recubren el sistema respiratorio de ciertos vertebrados, incluidos aves silvestres y domésticas, caballos, cerdos y humanos. La vacuna de la influenza evita la fijación al estimular los anticuerpos del huésped para cubrir las espículas que se proyectan desde el virus.

Los virus tienen varias formas de penetrar en las células animales (**FIGURA 24-6**). Después de fijarse a un receptor en la célula huésped, algunos virus envueltos se fusionan con la membrana plasmática de la célula animal. Todo el virus, incluido el cápside y el ácido nucleico, se liberan en la célula animal. Otros virus entran en la célula huésped mediante *endocitosis*. En este proceso, la membrana plasmática de la célula animal se invagina para formar una vesícula encerrada por membrana que contiene el virus. La endocitosis es ventajosa para el

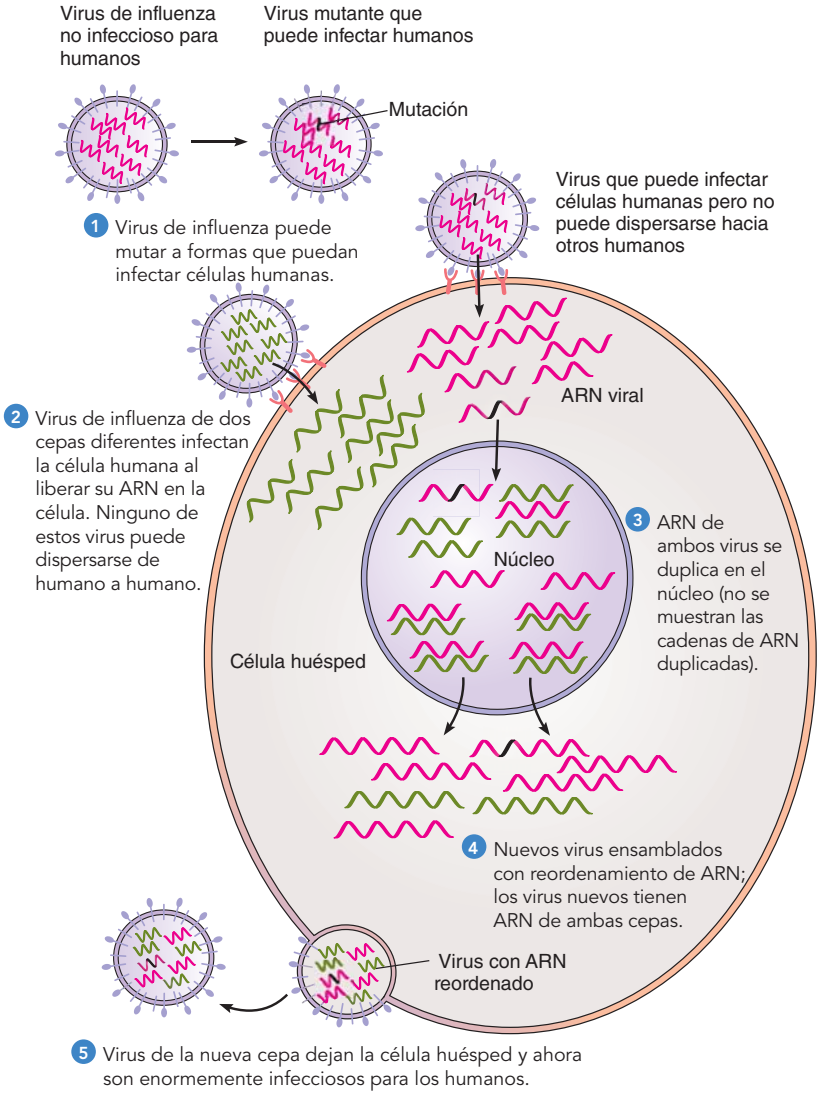
Preguntas acerca de

INFLUENZA Y OTRAS ENFERMEDADES EMERGENTES

¿Cómo resurgieron las nuevas cepas del virus de influenza? Las **enfermedades emergentes**, aquellas que son nuevas para la población humana [como el SIDA, el síndrome respiratorio agudo severo (SARS), Ébola, encefalitis equina oriental y virus del Nilo occidental], con frecuencia aparecen súbitamente. Muchos patógenos nuevos, continuos o reemergentes tienen el potencial de golpear de manera global. Las **enfermedades reemergentes** son aquellas que casi fueron erradicadas y luego golpean de manera impredecible, causando una epidemia, en ocasiones en una nueva área geográfica. Muchas enfermedades familiares, como influenza, malaria, tuberculosis y neumonías bacterianas, siguen infectando a gran número de personas y reaparecen cada vez más en formas que son resistentes a tratamientos medicamentosos. Los patógenos resistentes a los medicamentos son un gran reto para los profesionales de la salud pública y de la atención a la salud.

Históricamente, las nuevas cepas virales reclaman muchas vidas humanas. Por ejemplo, en 1918 una pandemia de influenza mató a más de 20 millones de personas en todo el mundo. En 1957 y 1968 también ocurrieron pandemias de influenza. Cada año evolucionan nuevas cepas de virus de influenza y se vuelven infecciosas. Si la nueva combinación de genes virales no es familiar para el sistema inmunológico humano, puede dispersarse con facilidad y resultar en una pandemia. De acuerdo con los Centros para el Control y la Prevención de Enfermedades (CDC) de Estados Unidos, la influenza mata aproximadamente a 36,000 individuos cada año en dicho país.

Se considera que las nuevas cepas de influenza infectan una especie, como una especie de ave. Al principio, no pueden dispersarse entre los mamíferos. Sin embargo, un virus de la cepa aviar puede mutar y volverse virulento. El virus aviar también puede intercambiar ARN con un virus que tenga el material genético necesario para dispersarse entre porcinos u otros mamíferos. Los porcinos pueden ser susceptibles a cepas tanto aviar como humana del virus. Dentro del cuerpo de un porcino, el virus puede intercambiar trozos de ARN y desarrollar la habilidad para infectar humanos. Dicha reorganización también puede ocurrir dentro de un huésped humano y producir una cepa viral que pueda dispersarse de persona a persona (vea la figura). La influenza H1N1 evolucionó de esta forma.



Un virus de influenza como el H1N1 evoluciona conforme muta y su ARN se reordena en los cuerpos de aves, porcinos y humanos. Con el tiempo, se vuelve virulento.

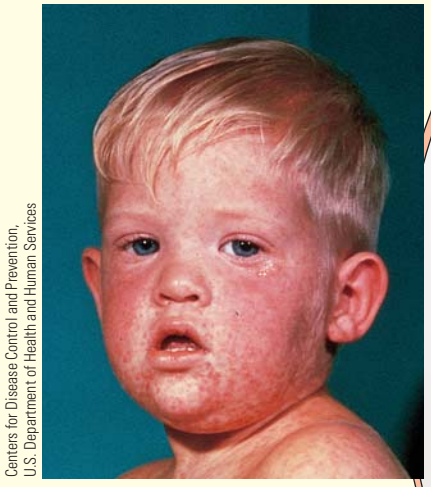
virus porque la vesícula endocitótica lleva al virus muy dentro del citosol.

En los virus animales ADN, la replicación del ADN viral y la síntesis de proteínas son similares a los procesos mediante los cuales la célula huésped suele realizar sus propias replicación de ADN y síntesis de proteínas. En la mayoría de los virus ARN, la síntesis de ARN tiene lugar con la ayuda de una polimerasa ARN dependiente de ARN.

Los **retrovirus** son virus ARN que tienen una polimerasa ADN llamada **transcriptasa inversa**, que transcribe el genoma ARN en un intermediario ADN (**FIGURA 24-7**). Este ADN se integra en el ADN del huésped mediante una enzima también transportada por el virus. Las copias del ARN viral se sintetizan conforme el ADN incorporado se transcribe mediante las polimerasas ARN del huésped. El **virus de inmunodeficiencia humana (VIH)** que produce el síndrome de inmunodeficiencia adquirida (SIDA) es un retrovirus. Ciertos virus causantes de cáncer también son retrovirus.

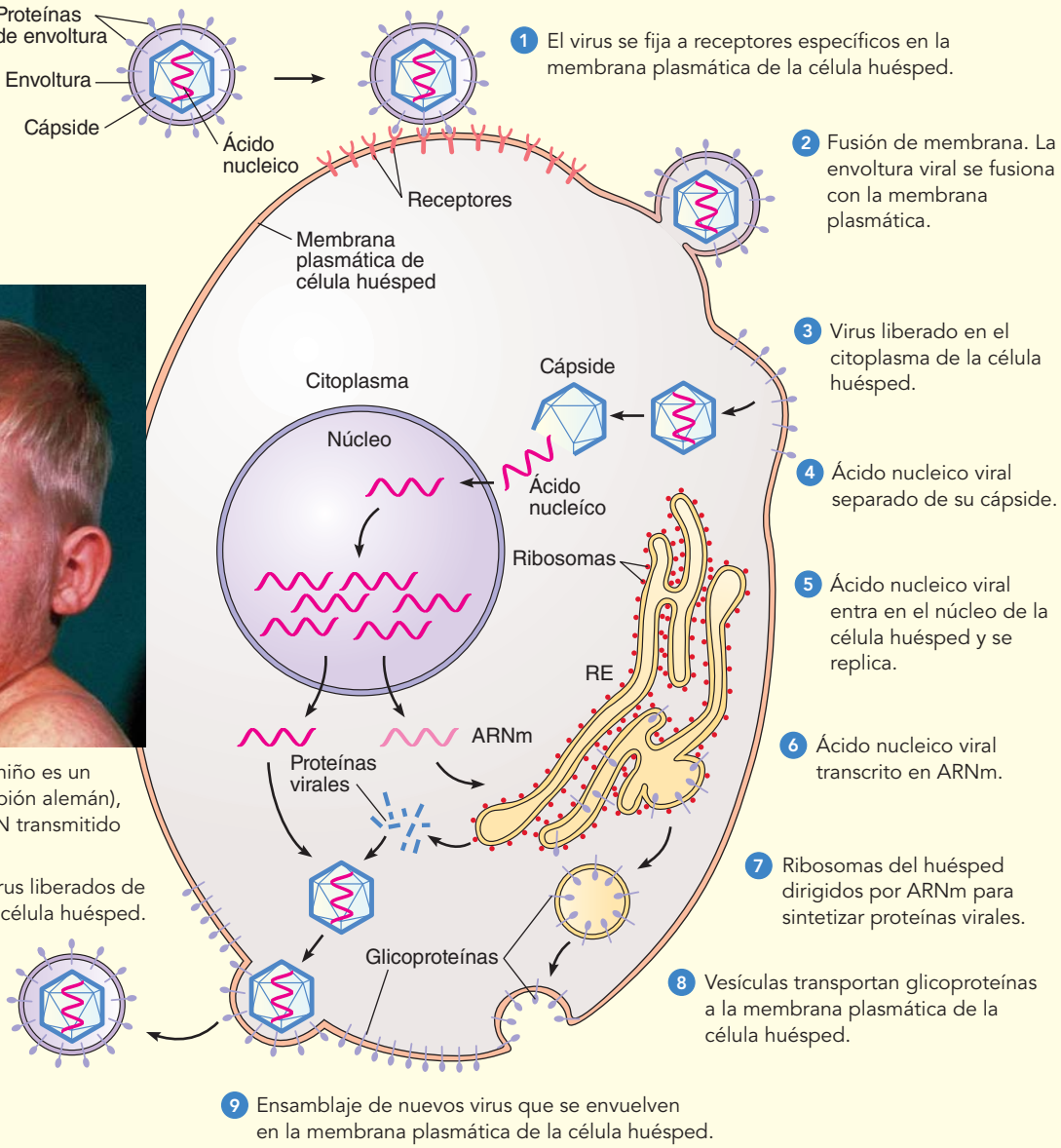
Después de transcribir genes virales, se sintetizan proteínas estructurales virales. Se produce el cápside y luego tiene lugar el ensamblaje

PUNTO CLAVE **Los virus entran en las células animales mediante fusión de membrana o por endocitosis.**

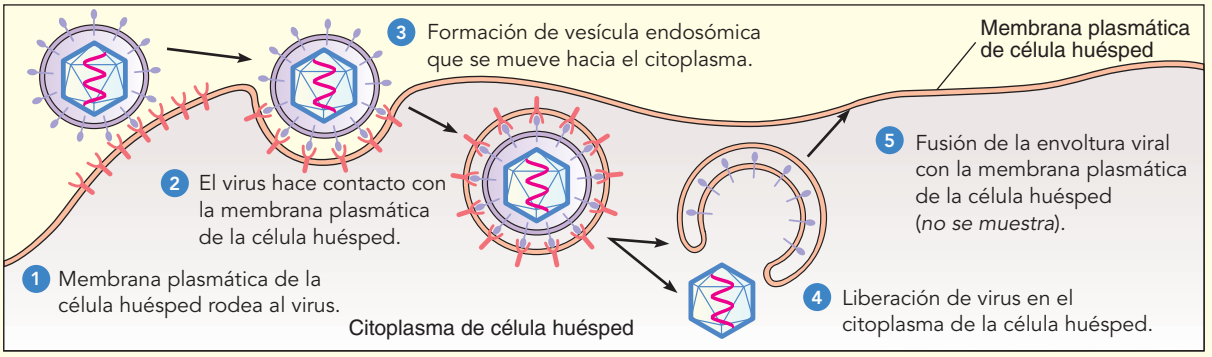


Centers for Disease Control and Prevention, U.S. Department of Health and Human Services

(a) El sarpullido de este niño es un signo de rubéola (sarampión alemán), causada por un virus ARN transmitido por contacto cercano.



(b) Algunos virus entran en las células animales mediante fusión de membrana. Ocurre replicación y se liberan nuevos virus.



(c) Algunos virus entran en la célula huésped mediante endocitosis.

FIGURA 24-6 **Algunos virus causan enfermedades en animales**

PUNTO CLAVE **Los retrovirus usan transcriptasa inversa para transcribir su ARN en ADN; el ADN viral se vuelve parte del ADN huésped. Cuando se activa, el ADN viral usa las enzimas del huésped para transcribir ARN viral.**

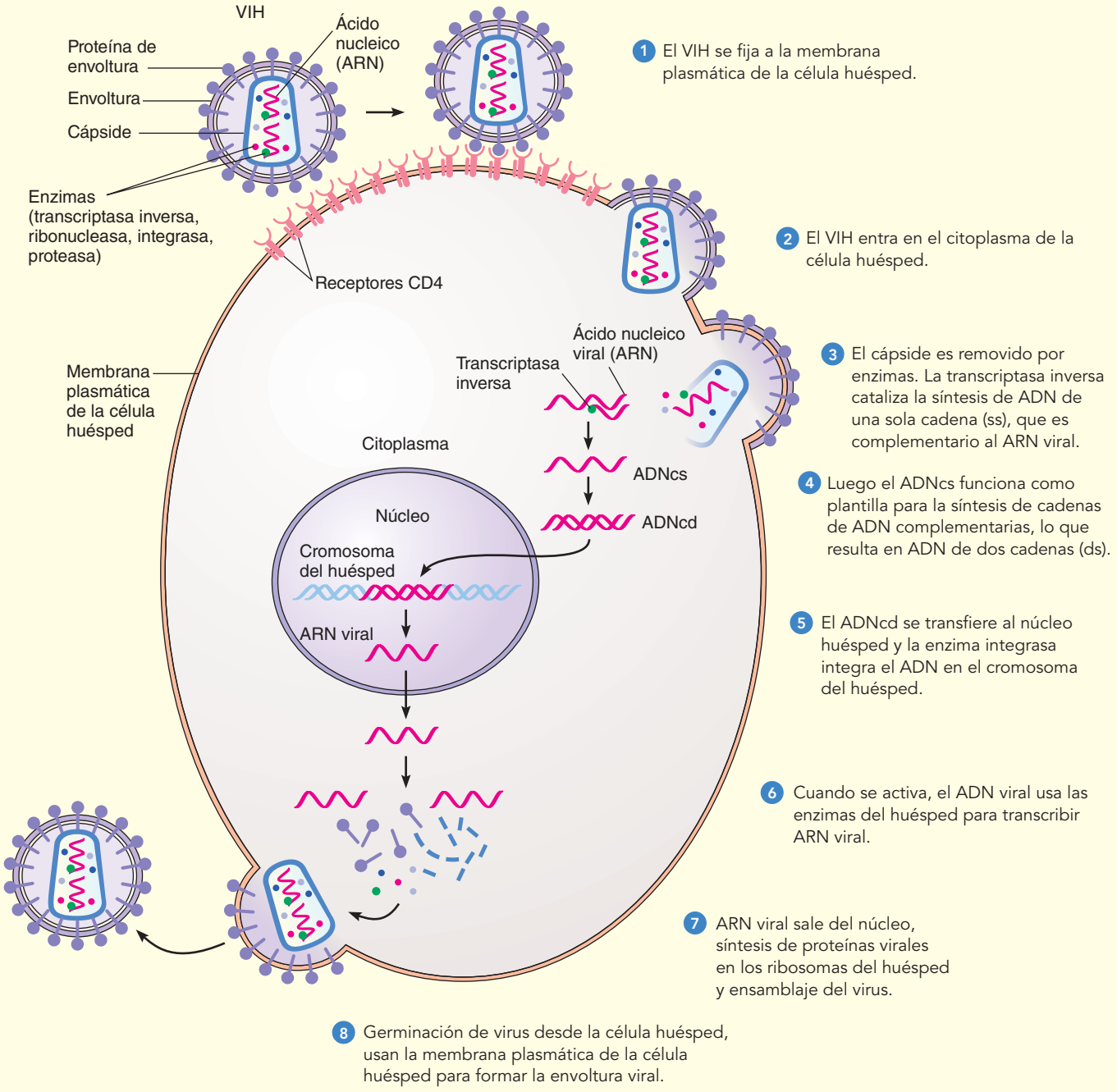


FIGURA 24-7 ***Animada*** **Ciclo de vida del VIH, el retrovirus causante del SIDA**

El VIH infecta a las células auxiliares T, células especializadas del sistema inmunológico del huésped. El virus se fija a receptores de proteínas, conocidos como CD4, en la membrana plasmática de las células auxiliares T. El VIH tiene dos moléculas idénticas de ARN de una sola cadena.

de nuevas partículas de virus. Finalmente, ocurre la liberación. Los virus que no tienen envoltura exterior salen mediante lisis celular. La membrana plasmática se rompe y libera muchas nuevas partículas virales. Los virus envueltos obtienen sus envolturas de lipoproteína al tomar un fragmento de la membrana plasmática del huésped conforme salen de la célula infectada (vea las figuras 24-6b y 24-7).

Las proteínas virales dañan la célula huésped en muchas formas. Estas proteínas pueden alterar la permeabilidad de la membrana plasmática o inhibir la síntesis de ácidos nucleico o proteínas del huésped. En ocasiones, los virus dañan o matan las células huésped simplemente por su número. ¡Un poliovirus puede producir 100,000 nuevos virus dentro de una sola célula huésped!

Los virus rápidamente se vuelven resistentes a los medicamentos antivirales

Los antibióticos son específicos para combatir bacterias; no matan virus. Sin embargo, los investigadores han desarrollado muchos medicamentos antivirales. La mayoría de ellos inhibe la replicación de muchos virus ARN y ADN. La amantadina se usa principalmente para tratar pacientes con influenza. El medicamento inhibe la penetración o evita que los ácidos nucleico virales se quiten su cubierta. Sin embargo, cepas recientes de virus de influenza se han vuelto resistentes a la amantadina, como resultado del uso del medicamento en el alimento para aves de corral en ciertas áreas de Asia.

Un tipo más reciente de medicamento antiviral, el Tamiflu, inhibe la neuraminidasa, una enzima viral necesaria para que el virus deje la célula huésped. No obstante, los virus rápidamente se vuelven resistentes al Tamiflu. En 2008, los Centros para el Control y la Prevención de Enfermedades descubrieron que alrededor de 11% de los individuos con el tipo más común de influenza tenían cepas resistentes al Tamiflu. En 2009, ¡99% de los individuos con esta influenza tenían cepas resistentes al Tamiflu! Se cree que una sola mutación que ocurrió de manera espontánea es responsable de esta resistencia.

Otros medicamentos antivirales están en ensayos clínicos. Algunos inhiben la fijación del virus a las células huésped y otros interfieren con la replicación del ácido nucleico viral.

Repaso

- ¿Cómo infectan los virus las células vegetales?
- ¿Cuáles son los mecanismos mediante los cuales los virus entran en las células animales?
- ¿Cómo dañan los virus las células animales?
- ¿Cómo realizan copias de sí mismos los retrovirus, como el VIH?

24.5 EVOLUCIÓN DE LOS VIRUS

OBJETIVO DE APRENDIZAJE

8 Rastrear el origen evolutivo de los virus de acuerdo con las hipótesis actuales y describir la investigación reciente con respecto a la evolución de los polidnavirus.

¿De dónde provienen los virus? La hipótesis de mayor aceptación es que se derivaron de trozos de ácido nucleico que "escaparon" de organismos celulares. De acuerdo con esta **hipótesis del origen celular**, los virus pudieron originarse como elementos genéticos móviles igual que los *transposones* (vea el capítulo 13) o los *plásmidos* (pequeños fragmentos circulares de ADN que se estudian en los capítulos 15 y 25). Dichos fragmentos pudieron moverse de una célula y entrar a otra a través de membranas celulares dañadas.

De acuerdo con esta hipótesis, algunos virus pueden trazar su origen hasta células animales, otros a células vegetales o a células bacterianas. Sus orígenes múltiples pueden explicar por qué muchos virus son específicos de una especie; acaso sólo afectan a aquellas especies que están cercanamente emparentadas con los organismos en los que se originaron. Esta hipótesis recibe apoyo de las semejanzas genéticas entre algunos virus y sus células huésped, más cercanas que las existentes entre un tipo de virus y otro.

De acuerdo con la *hipótesis de coevolución*, los virus aparecieron temprano en la historia de la vida, incluso antes de que divergieran los tres dominios. La evidencia para esta hipótesis proviene de las semejanzas encontradas en las estructuras proteicas de algunos cápsides virales y de similitudes genéticas entre algunos virus que infectan arqueas y algunos que infectan bacterias. Los biólogos moleculares que estudian esta hipótesis consideran improbable que estas semejanzas evolucionaran de manera independiente. Esta evidencia sugiere que los virus divergieron muy temprano. Sin embargo, los virus son parásitos, dependientes de sus huéspedes. ¿Cómo pudieron existir antes de que evolucionaran sus huéspedes?

De acuerdo con la *hipótesis regresiva*, los virus evolucionaron a partir de pequeñas células independientes que parasitaban células más grandes. Los genes que no necesitaban, como los de la síntesis de proteínas, se perdieron gradualmente mediante evolución. Esta hipótesis es apoyada por ciertas bacterias (clamidia y rickettsia) ya que son capaces de reproducirse solamente dentro de las células de sus huéspedes (vea la tabla 25-4). La hipótesis regresiva también recibe apoyo de los mimivirus. Los investigadores que secuenciaron el genoma del mimivirus reportaron que su genoma es más grande que los genomas de 20 diferentes bacterias y arqueas. Además, a diferencia de otros virus, los mimivirus tienen genes que codifican componentes para la traducción de proteínas. Los investigadores sugieren que este virus gigante evolucionó a partir de un ancestro celular más complejo y gradualmente perdió parte de los genes necesarios para la síntesis de proteínas. Esta hipótesis explica cómo pudieron existir los virus antes de que evolucionaran sus huéspedes de la actualidad.

Estudios recientes acerca del origen de los polidnavirus contribuyen a la comprensión de la evolución viral. Los **polidnavirus** son partículas que consisten de múltiples círculos de ADN de dos cadenas encapsulados en proteínas de cápside y una envoltura. Cada círculo de ADN contiene parte del genoma viral. Estos virus se encuentran en células ováricas de muchas especies de avispas parásitas. Los polidnavirus son raros en cuanto a que su ADN circular no tiene genes para elaborar las proteínas necesarias para replicar y producir nuevos virus. Los genes necesarios para la replicación viral se encuentran en el genoma de la avispa; los virus sólo pueden replicarse en las células ováricas de la avispa.

La avispa inyecta polidnavirus junto con sus huevos en ciertas orugas. Los polidnavirus expresan toxinas que interfieren con las defensas inmunológicas y el desarrollo de la oruga. Los huevos de la avispa eclosionan y se desarrollan dentro de la oruga alimentándose de ésta.

Los biólogos se preguntan si los polidnavirus realmente eran virus. ¿Los polidnavirus eran simplemente partículas derivadas de genes de avispa? Una hipótesis alternativa es que hace millones de años un virus particular infectó a las avispas. El genoma del virus se integró en el genoma de la avispa y perdió la capacidad para ingresar partículas de virus. En vez de ello, el ADN de la avispa se incorporó en las partículas. Lea el Experimento clave, **FIGURA 24-8**, para aprender cuál hipótesis apoya la reciente investigación de Jean-Michel Drezen, Annie Bézier y sus colaboradores.

Sin importar cómo se originaron los virus y cómo siguen evolucionando, están aquí en grandes cantidades y son importantes jugadores en la evolución. Mutan constantemente y producen muchos nuevos alelos. Se replican rápidamente y algunos de sus genes se incorporan en los genomas de las células huésped, un ejemplo de transferencia genética horizontal. De hecho, los virus pueden ser una gran fuente de nuevos genes para sus células huésped.

Repaso

- ¿Cuál de las hipótesis presentadas considera el lector que explica mejor el origen de los virus? ¿Por qué?
- ¿En qué forma los polidnavirus son socios mutualistas de ciertas avispas?

24.6 AGENTES SUBVIRALES

OBJETIVO DE APRENDIZAJE

9 Comparar y contrastar satélites, viroides y priones.

Los **agentes subvirales** son agentes infecciosos más pequeños y más simples que los virus. Los agentes subvirales incluyen satélites, viroides y priones.

Los satélites dependen de virus auxiliares

Los **satélites** son agentes subvirales que dependen de la coinfección de una célula huésped con un virus auxiliar. El satélite, que consiste de ADN o de ARN, no puede reproducirse sin el virus auxiliar. Después de que un satélite codifica la proteína para su recubrimiento proteico, se le llama virus satélite. El agente que causa la hepatitis D es un satélite que puede reproducirse sólo cuando también está presente el virus de la hepatitis B.

El Sputnik es un satélite que infecta al mimivirus, que a su vez infecta a una amiba. El Sputnik depende de la replicación y maquinaria de ensamblaje dispuesta por los mimivirus. Algunos investigadores ahora se refieren al Sputnik como *virófago*.

Los viroides son los patógenos más pequeños conocidos

En 1971, Theodor Otto Diener, un patólogo vegetal, descubrió un agente infeccioso en las papas que llamó **viroide**. Desde esa época, se han identificado más de 30 especies. Más pequeño que un virus, un viroide consiste de una sola cadena circular muy corta de ARN desnudo (sólo 250 a 400 nucleótidos). El viroide no tiene recubrimiento proteico protector ni proteínas asociadas para ayudar en la duplicación. Su ARN funciona como una plantilla que copian las polimerasas ARN del huésped. Los viroides son extremadamente resistentes y toleran el calor y la radiación ultravioleta debido al compacto plegamiento de su ARN.

Muchos viroides se identifican como causantes de enfermedades vegetales, incluido el viroide de la deformación fusiforme del tubérculo de la papa, el viroide de la piel de manzana con cicatrices, el viroide del aguacate quemado por el Sol y el viroide del atrofiamiento clorótico del jitomate. Los viroides detienen o distorsionan el crecimiento de las plantas, y en ocasiones las matan. Por ejemplo, la enfermedad cadang-cadang ha matado más de 30 millones de cocoteros en Filipinas. Los viroides se transmiten mediante polen o semillas infectados.

Por lo general los viroides se encuentran dentro del núcleo de la célula huésped y parecen interferir con la regulación genética. Los biólogos moleculares plantean la hipótesis de que los viroides imitan secuencias genéticas de sus huéspedes y silencian de manera crítica importantes genes del huésped. El ARN de una sola cadena del viroide se replica y forma ARN de dos cadenas. La respuesta defensiva de la planta divide el ARN de este viroide, con lo que produce ARN de interferencia pequeña (siARN); analizados en el capítulo 13. Sin embargo, los ARNip del viroide hacen que las ribonucleasas del huésped dividan de manera selectiva su propio ARNm con secuencias de bases complementarias. Esta acción inactiva el ARNm del huésped y silencia genes específicos. Los viroides por sí mismos son resistentes al silenciamiento del ARN.

Los priones son partículas proteicas

Stanley Prusiner, profesor de neurología y bioquímica en la Escuela de Medicina de la Universidad de California en San Francisco, comenzó sus estudios de los priones a principios de la década de 1970, motivado por la muerte de un paciente por la enfermedad de Creutzfeldt-Jakob (ECJ), una enfermedad cerebral degenerativa. Prusiner descubrió que la radiación (que usualmente muta los ácidos nucleicos) no afectaba al agente infeccioso y no pudo encontrar ADN o ARN en las partículas. En 1982, llamó **prión** al agente infeccioso, por "partícula infecciosa proteínica".

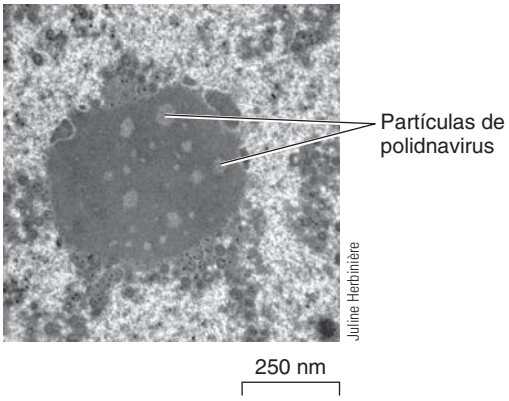
La hipótesis de Prusiner de que un agente infeccioso podía provocar enfermedades sin ácidos nucleicos no fue aceptada fácilmente, porque

EXPERIMENTO CLAVE

PREGUNTA: ¿Cuál es el origen de los polidnavirus?

HIPÓTESIS: Los polidnavirus evolucionaron a partir de virus antiguos que infectaron avispas.

EXPERIMENTO: Annie Bézier, Jean-Michel Drezen y sus colaboradores buscaron genes relacionados con virus en el genoma de la avispa. El equipo analizó ADN de tres diferentes especies de avispa. Compararon secuencias de nucleótidos con secuencias de bases de datos públicas que incluyen a todos los organismos y virus estudiados.



RESULTADOS Y CONCLUSIÓN: Los investigadores identificaron 22 genes en los ovarios de la avispa donde se producían partículas virales. Estos genes están presentes en el genoma de la avispa y parecen genes clave de nudivirus, una familia de virus de insectos. Los investigadores descubrieron que muchos de estos genes codifican proteínas que son parte de las partículas de polidnavirus. Dichos genes se conservan en muchas diferentes familias de avispas que tienen polidnavirus.

El equipo de investigación concluyó que los polidnavirus evolucionaron a partir de un nudivirus que infectó avispas hace millones de años. En esa época, el genoma viral se incorporó en el genoma de la avispa. Las proteínas necesarias para la replicación viral ahora son parte del ADN de la avispa y el virus sólo puede replicarse en los ovarios de ésta. Al mismo tiempo, las avispas dependen del virus porque deprime las defensas inmunológicas de las orugas, lo que permite a la larva de la avispa desarrollarse dentro de la oruga. Por tanto, entre la avispa y el polidnavirus evolucionó una relación mutualista.

Los investigadores sugieren que los polidnavirus actúan como un vector genético, que transporta grandes trozos de ADN a la oruga. ¿Aprender más acerca de este mecanismo tendrá aplicaciones clínicas?

Fuente: Bézier, Annie et al., "Polidnaviruses of Braconid Wasps Derive from an Ancestral Nudivirus". *Science*, vol. 323, núm. 5916, 13 de febrero de 2009, pp. 926-930.

FIGURA 24-8 Exploración de la evolución de los polidnavirus

La micrografía MET muestra partículas de polidnavirus en el núcleo de una célula en un ovario de avispa. Las partículas de polidnavirus se ubican en la periferia de una región densa en electrones que se considera es una "fábrica de virus".

no había mecanismo conocido mediante el cual pudiera ocurrir esto. Sin embargo, Prusiner y otros investigadores siguieron estudiando a los priones y descubrieron cómo pueden provocar el mal funcionamiento celular. En 1997, Prusiner recibió el Premio Nobel de Fisiología o Medicina por su descubrimiento de los priones, un nuevo principio biológico de infección.

Prusiner y otros demostraron que los animales tienen un gen que codifica una proteína usualmente inocua, conocida como PrP. Las formas normales de la proteína se encuentran en la superficie de las células cerebrales y de muchos otros tipos. La proteína PrP, que consiste de 208 aminoácidos, ayuda a las neuronas a transportar cobre y puede tener un importante papel en el sentido del olfato de los animales. Recientemente, investigadores descubrieron que las proteínas priónicas normales interactúan con los péptidos asociados con la enfermedad de Alzheimer.

En ocasiones, la proteína PrP se pliega en una forma diferente, una forma insoluble que puede causar enfermedades. Esta proteína mal plegada es el prión. Las mutaciones en el gen que codifica la proteína PrP aumentan el riesgo de que la proteína se pliegue mal y se convierta en prión. Entonces, de alguna manera, el prión induce a otras moléculas PrP a plegarse mal en la forma patógena (**FIGURA 24-9**). Aparentemente los priones pueden agregarse y acumularse en el cerebro y en otros tejidos específicos y causar daños severos.

Los priones se encuentran en los cerebros de los pacientes con **encefalopatías espongiformes transmisibles (EET)**. Este grupo de patologías cerebrales degenerativas mortales se identificó en aves y mamíferos. Estas enfermedades se llaman EET porque, cuando se infecta, el cerebro parece desarrollar agujeros y tiene una apariencia parecida a la de una esponja. Las EET de alguna forma son como las enfermedades virales. Sin embargo, existe un largo período de latencia (aproximadamente 5 años en vacas y hasta 10 años en humanos) entre el momento de contraer la infección y el desarrollo de síntomas de la enfermedad. Además, las EET son muy difíciles de tratar. Ratones modificados genéticamente, que carecen del gen proteico del prión, son inmunes a la infección de EET.

La enfermedad priónica conocida más antigua es la *tembladera* o *rascadera* en ovejas y cabras. Cuando se infectan, los animales pierden coordinación, se vuelven irritables y se rascan tan severamente que se arrancan la lana o el pelaje. La encefalopatía espongiforme bovina (EEB) es una enfermedad relacionada con priones popularmente conocida como "mal de las vacas locas", porque algunos individuos del ganado enfermo se vuelven agresivos. La EEB se volvió epidémica en el ganado en el Reino Unido en la década de 1990.

Más de 150 personas han muerto de una variedad humana de EEB, lo que ofrece evidencia de que la enfermedad se transmite de las vacas a los humanos. La enfermedad humana se llama ECJv, porque es una variante de ECJ, que es causada por la transformación de proteínas PrP en priones. A partir de tejido neuronal humano infectado se recuperó el agente infeccioso de ECJv y parece similar al prión que causa la tembladera en las ovejas. En muchos países se instituyeron nuevas regulaciones para salvaguardar el suministro de alimentos. La transmisión entre humanos de ECJv se asocia con trasplantes de tejido y órganos, y con la transfusión de sangre contaminada.

La *caquexia crónica* (CWD, por sus siglas en inglés), una enfermedad relacionada con el mal de las vacas locas, está difundida entre

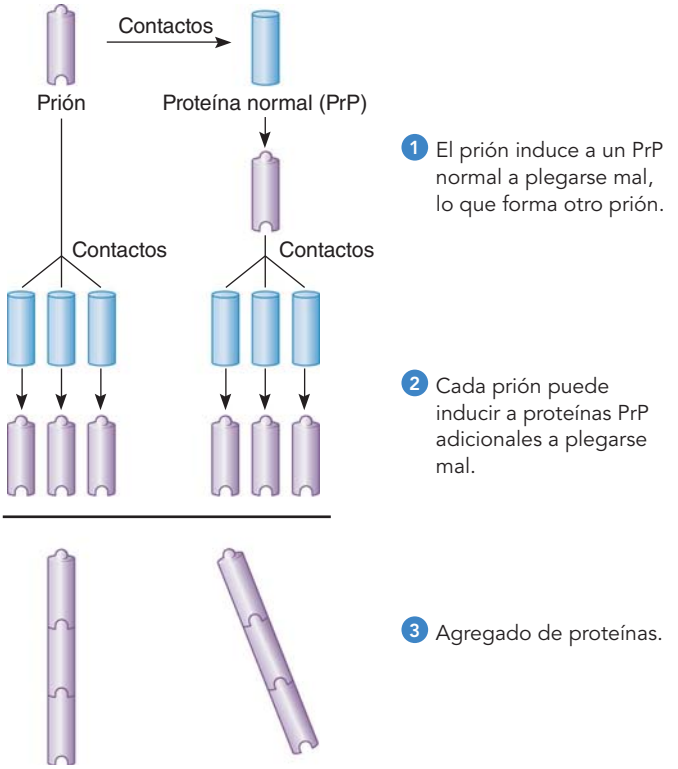


FIGURA 24-9 Un modelo de cómo se expanden las poblaciones de priones

Los priones contactan proteínas PrP normales y las inducen a plegarse mal y convertirse en priones. Cada nuevo prión puede contactar entonces moléculas PrP adicionales e inducirlas a plegarse mal, con lo que se expande la población de priones. Los priones pueden formar cúmulos mediante agregación.

poblaciones de ciervos y alces en América del Norte. En la actualidad se realizan estudios para determinar si la enfermedad puede infectar ganado o humanos. Una enfermedad que ha matado hasta 70% de los guepardos en cautiverio también parece ser una enfermedad priónica. En esta enfermedad, grandes depósitos de una proteína mal plegada se acumulan en el hígado y el bazo.

Como los virus, los priones muestran variabilidad. Existen diferentes cepas de priones que pueden diferir unas de otras en la conformación de sus proteínas, en sus propiedades y en las enfermedades que causan. Los priones son diferentes de los virus en cuanto a que pueden surgir de manera espontánea, muy probablemente como resultado de mutaciones. Los investigadores estudian formas de bloquear la formación de priones. También buscan formas de estimular a las células para destruir los priones. El diagnóstico temprano es crucial y se investiga el diseño de una prueba de sangre que detecte la enfermedad priónica.

Repaso

- ¿En qué difieren los viroides de los priones?
- ¿En qué difieren los viroides y los priones de los virus?

RESUMEN: ENFOQUE EN LOS OBJETIVOS DE APRENDIZAJE

24.1 *(página 502)*

1 Contrastar un virus con un organismo celular.

- Un **virus** es un agente infeccioso muy pequeño que consiste de un núcleo de ácido nucleico y depende de un huésped vivo. Los virus contienen los ácidos nucleicos necesarios para realizar copias de sí mismos, pero para reproducirse deben invadir células vivas y tomar el control de su maquinaria metabólica.

2 Describir la estructura de un virus.

- Un **virus** es una partícula subcelular que consiste de un genoma de ADN o ARN rodeado por un recubrimiento proteico, que se llama **"cápside"**. Algunos virus están rodeados por una envoltura exterior.

CENGAGENOW™ **Aprenda más acerca de la estructura viral al hacer clic sobre la figura en CengageNOW.**

24.2 *(página 504)*

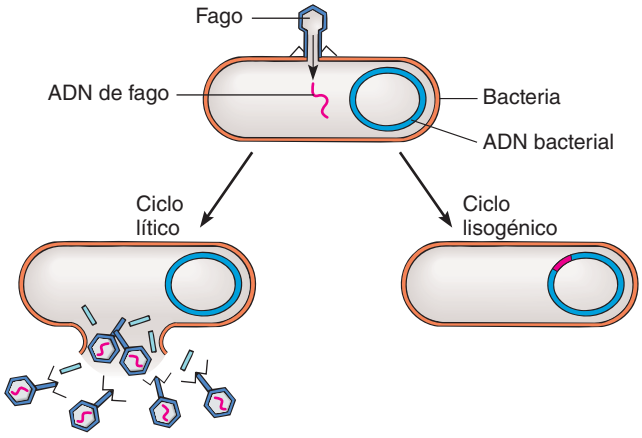
3 Identificar tres características empleadas para clasificar virus.

- Los virus se clasifican con base en su **rango de huéspedes**, los tipos de organismos que infectan, el tipo de ácido nucleico que contienen y si el ácido nucleico es de una cadena o de doble cadena. Otros factores que se usan para clasificar virus incluyen tamaño y forma, presencia de envoltura y método de transmisión de huésped a huésped.

24.3 *(página 504)*

4 Proporcionar las características de los bacteriófagos.

- Los **bacteriófagos**, o **fagos**, son virus complejos que infectan bacterias. Por lo general consisten de una larga molécula de ADNcd enrollada dentro de una cabeza poliédrica.



5 Comparar un ciclo lítico con un ciclo lisogénico.

- En un **ciclo lítico**, el virus destruye la célula huésped. En un ciclo lítico existen cinco pasos: **fijación** a la célula huésped, **penetración** de ácido nucleico viral en la célula huésped, **replicación** del ácido nucleico viral, **ensamblaje** de los componentes recientemente sintetizados en nuevos virus y **liberación** de la célula huésped.
- El genoma de un **virus templado** puede replicarse junto con la replicación del ADN del huésped sin causar muerte de la célula huésped. Éste es un **ciclo lisogénico**.
- El ácido nucleico de algunos fagos se integra en el ADN bacterial y entonces se llama **profago**. Las células bacteriales que llevan profagos son células lisogénicas. En la **conversión lisogénica** las células bacteriales que contienen ciertos virus templados presentan nuevas propiedades.

CENGAGENOW™ **Observe los ciclos lítico y lisogénico al hacer clic sobre la figura en CengageNOW.**

24.4 *(página 506)*

6 Contrastar la infección viral de plantas y animales, e identificar enfermedades específicas causadas por virus.

- La mayoría de los virus vegetales son virus ARNcs que no tienen envolturas. Los virus vegetales pueden dispersarse entre las plantas por insectos que actúan como vectores. Los virus se dispersan a través de la planta vía plasmodesmos.
- Los virus entran en las células animales mediante fusión de membrana o por endocitosis. El ácido nucleico viral se replica dentro de la célula huésped, se sintetizan proteínas y nuevos virus se ensamblan y liberan de la célula. Entre las enfermedades causadas por virus ADN están viruela, herpes, infecciones respiratorias y trastornos gastrointestinales. Los virus ARN causan influenza, infecciones de las vías respiratorias superiores, SIDA y algunos tipos de cáncer.

7 Describir el ciclo reproductivo de un retrovirus, como el virus de inmunodeficiencia humana (VIH).

- Los **retrovirus**, como el VIH, usan **transcriptasa inversa** para transcribir su genoma ARN en un intermediario ADN que se integra en el ADN del huésped. Luego sintetizan copias del ARN viral.

CENGAGENOW™ **Observe el ciclo de vida del VIH al hacer clic sobre la figura en CengageNOW.**

24.5 *(página 512)*

8 Rastrear el origen evolutivo de los virus de acuerdo con las hipótesis actuales y describir la investigación reciente con respecto a la evolución de los polidnavirus.

- De acuerdo con la hipótesis del **origen celular**, los virus pueden ser trozos de ácido nucleico que originalmente "escapó" de organismos celulares.
- De acuerdo con la hipótesis de coevolución, los virus evolucionaron antes de que divergieran los tres dominios; los biólogos que apoyan esta hipótesis consideran improbable que las semejanzas entre los virus que infectan arqueas y los que infectan bacterias evolucionaran dos veces.
- De acuerdo con la hipótesis regresiva, los virus evolucionaron a partir de células independientes que parasitaban células más grandes.
- La investigación reciente sugiere que los **polidnavirus** evolucionaron a partir de virus que infectaron avispas. Se convirtieron en socios mutualistas con sus avispas huéspedes.

24.6 *(página 513)*

9 Comparar y contrastar satélites, viroides y priones.

- Los satélites, viroides y priones son más pequeños que los virus. Los satélites sólo se reproducen con la ayuda de un virus auxiliar. Un **viroide** consiste de una cadena corta de ARN sin recubrimiento proteico. Muchos viroides producen enfermedades en las plantas. Un **prión** sólo consiste de proteína. Los priones causan **encefalopatías espongiformes transmisibles (EET)**.

EVALÚE SU COMPRENSIÓN

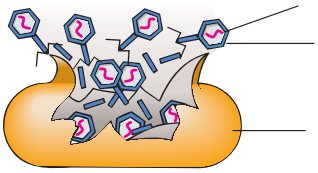
1. El genoma de un virus consiste de (a) ADN (b) ARN (c) priones (d) ADN y ARN (e) ADN o ARN
2. El cápside de un virus consiste de (a) subunidades proteicas (b) ácidos nucleicos (c) lípidos helicoidales (d) una envoltura de carbohidrato (e) ARN y lípido
3. Los virus que matan las células huésped son (a) lisogénicos (b) líticos (c) viroides (d) profagos (e) templados
4. Ordene la siguiente lista en la secuencia de reproducción viral correcta.

   1. penetración 2. ensamblaje 3. replicación 4. fijación 5. liberación

   (a) 1, 2, 3, 4, 5 (b) 5, 2, 3, 4, 1 (c) 4, 1, 3, 2, 5 (d) 4, 1, 2, 3, 5 (e) 3, 1, 2, 4, 5
5. En la conversión lisogénica (a) células bacteriales pueden mostrar nuevas propiedades (b) muere la célula huésped (c) en ocasiones los priones se convierten en viroides (d) la transcriptasa inversa transcribe ADN en ARN (e) virus líticos se vuelven templados
6. Los tipos de organismos que puede infectar un virus particular se conocen como su (a) ensamblaje (b) cohorte de comensales (c) rango de huéspedes (d) rango de profagos (e) ciclo de restricción
7. Los virus vegetales (a) por lo general producen la muerte rápida de las plantas infectadas (b) principalmente son retrovirus (c) se exterminan con antibióticos (d) son transmitidos por insectos a lo largo del cuerpo de la planta (e) pueden transmitirse de una generación a la siguiente a través de semillas infectadas
8. Cuando un virus entra en una célula animal mediante fusión de membrana (a) la envoltura viral se fusiona con la membrana plasmática del huésped (b) el cápside permanece intacto hasta que el virus se libera de la célula (c) se forma una vesícula endosómica (d) el ADN viral se replica en el citoplasma del huésped (e) la envoltura viral se fusiona con la membrana nuclear del huésped
9. Ordene la siguiente lista en la secuencia correcta para parte del ciclo de un retrovirus.

   1. ADNcd integrado en ADN del huésped 2. proteínas virales sintetizadas en ribosomas del huésped 3. el ADN viral usa enzimas del huésped para transcribir ARN viral 4. la transcriptasa inversa cataliza la síntesis de ADNcs 5. síntesis de cadena de ADN complementaria

   (a) 5, 2, 1, 3, 4 (b) 5, 2, 3, 4, 1 (c) 4, 5, 1, 3, 2 (d) 4, 1, 2, 3, 5 (e) 2, 1, 3, 4, 5
10. De acuerdo con la hipótesis del origen celular, los virus (a) aparecieron antes que divergieran los tres dominios (b) provienen de elementos genéticos móviles y tuvieron orígenes múltiples (c) evolucionaron a partir de las primeras células vegetales (d) son trozos del ácido nucleico que escapó de organismos celulares (e) evolucionaron a partir de células que parasitaban células más grandes
11. Los priones (a) consisten de ARN sin recubrimiento proteico (b) son proteínas mal plegadas (c) causan muchas enfermedades vegetales importantes (d) son la causa de muchas importantes enfermedades emergentes (e) consisten de proteínas que estimulan al ARN huésped para producir ADN
12. ¿Qué ilustra este diagrama? Complete las etiquetas.

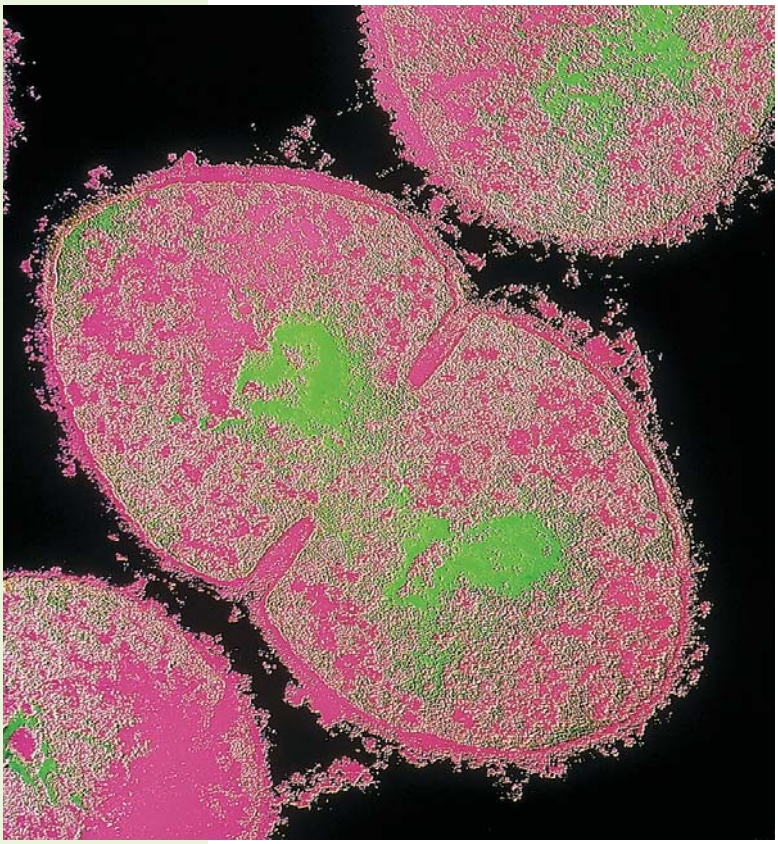


PENSAMIENTO CRÍTICO

1. ¿En qué difieren los genomas virales de los de las células vegetales y animales?
2. ¿En qué difieren los viroides y los priones? ¿En qué forma ambos son diferentes de los virus?
3. **VÍNCULO CON LA EVOLUCIÓN.** Comente acerca de la coevolución de los organismos que son socios mutualistas. *Sugerencia:* podría usar el ejemplo de los polidnavirus. (Vea la discusión y el Experimento clave acerca de los polidnavirus).
4. **VÍNCULO CON LA EVOLUCIÓN.** Históricamente, los biólogos consideran que los virus, debido a su estructura simple, evolucionaron antes que los organismos celulares. Más tarde, la hipótesis de que los virus escaparon de las células ganó preferencia. Una tercera visión es la hipótesis regresiva. Con base en lo que aprendió acerca de los virus, presente un argumento para una de estas hipótesis.
5. **CIENCIA, TECNOLOGÍA Y SOCIEDAD.** ¿Cuál es el reto continuo que presenta a los científicos y los funcionarios de salud pública el virus de la influenza? ¿Cómo pueden enfrentar este reto?

CENGAGENOW™ **Preguntas adicionales están disponibles en CengageNOW en www.cengage.com/login.**

25 Bacterias y arqueas



K. Lounatmaa/Photo Researchers, Inc.

Micrografía coloreada obtenida con un microscopio electrónico de transmisión de una bacteria (*Streptococcus pyogenes*) dividida por fisión binaria. Esta bacteria, un patógeno que habita en la nariz y garganta de los humanos, puede causar escarlatina e inflamación del tejido cardiaco. La cepa que se muestra aquí es resistente a los antibióticos y la infección puede ser mortal.

CONCEPTOS CLAVE

25.1 Las bacterias y arqueas son organismos unicelulares que, en contraste con las células eucariotas, no tienen organelos encerrados por membranas; la mayoría tienen una pared celular que rodea la membrana plasmática y tienen una sola molécula circular de ADN.

25.2 La evolución ocurre rápidamente en procariotas; la selección natural actúa sobre la variación genética ocasionada por mutaciones y recombinación genética, y es facilitada por la reproducción rápida.

25.3 La gran diversidad ha evolucionado en su metabolismo y modo de nutrición permitiendo a los procariotas proliferar en todo tipo de hábitats.

25.4 Los procariotas constituyen dos de los tres dominios: Bacteria y Archaea.

25.5 Los procariotas desempeñan importantes papeles en la ecología, el comercio y la tecnología.

25.6 Las muchas adaptaciones que evolucionaron en las bacterias patógenas contribuyen a su gran éxito.

En este capítulo examinará la diversidad y características de bacterias y arqueas, dos de las tres ramas principales del árbol de la vida. Estos organismos, llamados de manera informal procariotas, habitan el planeta desde hace más de 3500 millones de años, mucho más tiempo que los eucariotas, que evolucionaron hace más o menos 2200 millones de años. Aunque los procariotas son microscópicos, son tan numerosos que, junto con los hongos, representan aproximadamente la mitad de la biomasa de la Tierra, la masa de material vivo. En contraste, las plantas representan alrededor de 35% y los animales 15% de la biomasa del planeta.

El microscopista holandés Anton van Leeuwenhoek descubrió las bacterias y otros microorganismos en 1674, cuando observó una gota de agua de un lago a través de una lente de vidrio. Durante la parte final del siglo XIX, muchos microorganismos, incluidos algunas bacterias, hongos y protozoarios, se identificaron como **patógenos**, agentes que causan enfermedades (vea la fotografía). Las bacterias causan muchas enfermedades, por ejemplo: tuberculosis, tétanos, infecciones respiratorias e intoxicaciones alimenticias en humanos. No obstante, sólo una pequeña minoría de las especies bacteriales es patógena. De hecho, las bacterias desempeñan papeles esenciales en la biosfera. Como desintegradores,

descomponen moléculas orgánicas en sus componentes. Junto con los hongos, los procariotas son los recicladores líderes de la naturaleza. Sin estos microorganismos, elementos como carbono, nitrógeno, fósforo y azufre permanecerían encerrados en los desechos y cuerpos muertos de plantas, animales y otros organismos, y no estarían disponibles para la síntesis de nuevas células y organismos.

Algunos procariotas son productores que realizan fotosíntesis. Otros convierten el nitrógeno atmosférico en amoniaco y luego en nitratos, formas que utilizan las plantas (vea la figura 55-8). Esta conversión permite que plantas y animales (porque ellos comen plantas) fabriquen compuestos nitrogenados esenciales, como proteínas y ácidos nucleicos.

Este capítulo comienza con una descripción de la estructura de bacterias y arqueas, y luego describe la filogenia de los dos dominios procariotas. Se presenta un panorama del impacto de los procariotas sobre la ecología, la tecnología y el comercio, y termina con una discusión de las bacterias y las enfermedades.

25.1 LA ESTRUCTURA DE BACTERIAS Y ARQUEAS

OBJETIVOS DE APRENDIZAJE

1. Describir la estructura y formas comunes de las células procariotas.
2. Contrastar la pared celular bacterial en bacterias grampositivas y gramnegativas.
3. Describir el movimiento en procariotas y describir la estructura del flagelo bacterial.

En contraste con los virus, viroides y priones, que sólo consisten de ácidos nucleicos y/o proteína, los **procariotas** son organismos celulares. (Recuerde de los capítulos 4 y 23 que la estructura celular de los procariotas es diferente en lo fundamental de las células eucariotas de otros organismos vivientes). Los microbiólogos asignan los procariotas a dos dominios: Archaea y Bacteria.

La mayoría de las células procariotas son muy pequeñas. Por lo general, su diámetro varía de 0.5 a 1.0 μm, y su longitud de 1.0 a 5.0 μm. Su volumen celular es de sólo aproximadamente una milésima de la que tienen las células eucariotas pequeñas y su longitud sólo es de alrededor de una décima. La mayoría de los procariotas son unicelulares, pero algunos forman colonias o filamentos que contienen células especializadas.

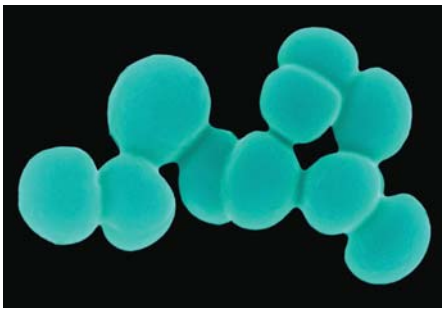
Los procariotas tienen varias formas comunes

Dos formas procariotas básicas son esférica y de bastón. Los procariotas esféricos, conocidos como **cocos**, existen solos en algunas especies y en grupos de células independientes en otras (**FIGURA 25-1a**). Las células pueden agruparse en pares (*diplococos*), en cadenas largas (*estreptococos*) o en cúmulos irregulares que parecen racimos de uvas (*estafilococos*). Los procariotas con forma de bastón, llamados **bacilos**, pueden ocurrir como bastones individuales o como largas cadenas de bastones (**FIGURA 25-1b**). Algunos procariotas forman espirales. Si la célula con forma de espiral es flexible, es una **espiroqueta**; si es rígida, es un **espirilo** (**FIGURA 25-1c**). Un espirilo con forma de coma se llama **vibrio**. Algunas arqueas tienen formas inusuales, como células triangulares o cuadradas.

Las células procariotas no tienen organelos encerrados en membranas

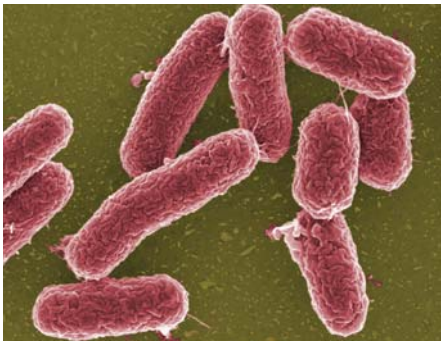
En contraste con las células eucariotas, las células procariotas no tienen núcleo u otros organelos encerrados en una membrana (**FIGURA 25-2**; vea el capítulo 4). Aunque la célula procariota no tiene núcleo encerrado en una membrana, tiene un área nuclear, también conocida como **nucleoide**, que contiene ADN.

El denso citoplasma de la célula procariota contiene ribosomas (más pequeños que los contenidos en las células eucariotas) y gránulos de almacenamiento que retienen glucógeno, lípido y compuestos de fosfato. Las enzimas necesarias para las actividades metabólicas pueden localizarse en el citoplasma. Aunque los organelos membranosos de las células están ausentes, en algunas células procariotas la membrana plas-



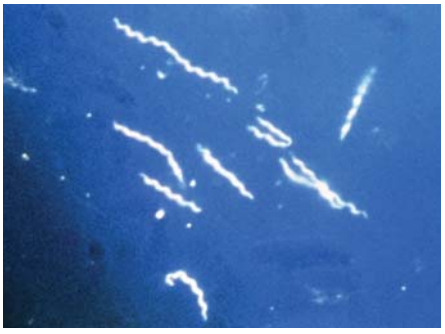
© Dennis Kunkel Microscopy/Visuals Unlimited, Inc.

(a) Bacterias cocos. Micrografía coloreada obtenida con un microscopio electrónico de barrido (MEB) de *Staphylococcus aureus*. Estas bacterias producen infecciones y lesiones en la piel, intoxicaciones por alimentos y síndrome del shock tóxico.



© Dr. Gary Gaugler/Photo Researchers, Inc.

(b) Bacterias bacilos. Micrografía MEB coloreada de *Salmonella*. Estos bacilos causan intoxicación por alimentos.



Center for Disease Control

(c) Bacterias espiroquetas. Micrografía MEB coloreada de *Borrelia burgdorferi*. Estas espiroquetas causan la enfermedad de Lyme, que es transmitida por garrapatas de ciervo infectadas.

FIGURA 25-1 Formas comunes de procariotas

PUNTO CLAVE En contraste con las células eucariotas, las células procariotas no tienen núcleo u otros organelos encerrados por membrana. Por lo general tienen un área nuclear con una sola molécula circular de ADN.

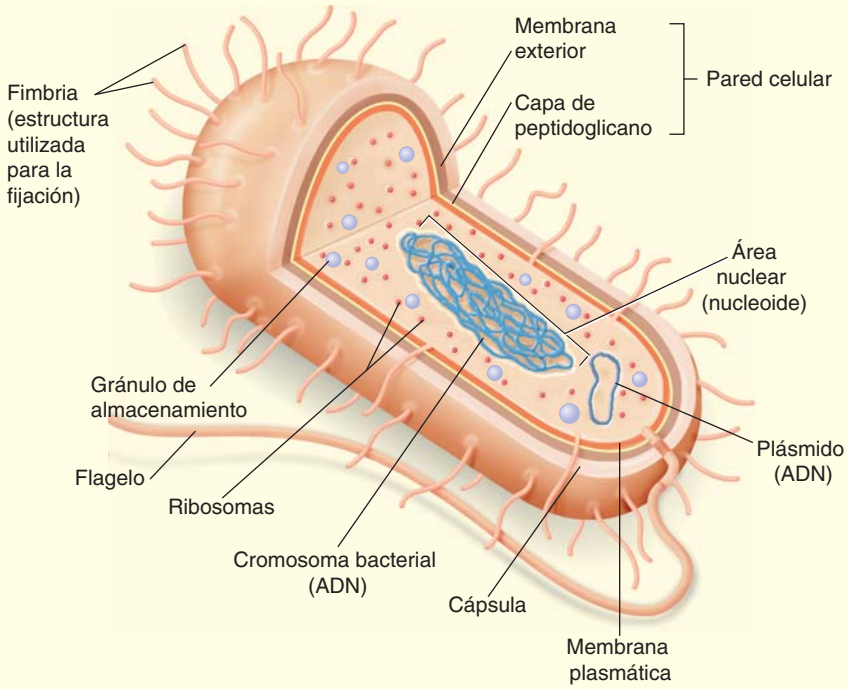


FIGURA 25-2 ***Animada*** **Estructura de una célula procariota**
Este bacilo es una bacteria gramnegativa (consulte el texto). Observe la ausencia de una envoltura nuclear que rodee al ADN bacterial.

mática está extensamente plegada hacia adentro. Las enzimas necesarias para la respiración celular y la fotosíntesis pueden estar asociadas con la membrana plasmática o sus pliegues.

Una pared celular protege a la mayoría de los procariotas

La mayoría de las células procariotas tienen una **pared celular** que rodea la membrana plasmática. La pared celular brinda un rígido armazón que sostiene la célula y mantiene su forma. Las paredes bacteriales tienen una alta concentración de solutos disueltos. La pared celular evita que la célula explote en condiciones hipotónicas (vea el capítulo 5). Por ende, la mayoría de las bacterias están adaptadas a ambientes hipotónicos. Cuando experimentalmente se producen formas de bacterias sin paredes, deben mantenerse en soluciones isotónicas para evitar que exploten. Sin embargo, las paredes celulares son de poca ayuda cuando una bacteria está en un ambiente hipertónico, como en la comida conservada mediante un alto contenido de azúcar o sal. Por esta razón, la mayoría de las bacterias crecen pobremente en mermeladas, jamones, pescado salado y otros alimentos conservados en esta forma.

La pared celular bacterial incluye **peptidoglicano**, un complejo polímero que consiste de dos tipos inusuales de azúcares (amino azúcar) ligada con polipéptidos cortos. Los azúcares y polipéptidos se unen para formar una sola macromolécula que rodea toda la membrana plasmática. En la pared celular de la arquea está ausente el peptidoglicano.

Las diferencias en la composición de la pared celular bacterial son de gran interés para los microbiólogos y tienen importancia clínica. En 1888 el médico danés Christian Gram desarrolló el procedimiento de teñido de Gram. Las bacterias que absorben y retienen en el laboratorio el tinte violeta cristal se conocen como **gram positivas**, mientras las que no retienen el tinte cuando se enjuagan con alcohol son **gramnegativas**. Las paredes celulares de las bacterias grampositivas son muy gruesas y consisten principalmente de peptidoglicano. Las paredes celulares de las bacterias gramnegativas tienen dos capas: una delgada de peptidoglicano y una gruesa membrana exterior. La membrana exterior se parece a la membrana plasmática pero contiene polisacáridos enlazados a lípidos (**FIGURA 25-3**).

Distinguir entre bacterias grampositivas y gramnegativas es importante en el tratamiento de ciertas enfermedades. Por ejemplo, el antibiótico penicilina interfiere con la síntesis de peptidoglicano, lo que a final de cuentas resulta en una pared celular frágil que no puede proteger a la célula (vea la discusión del capítulo 7 acerca de los medicamentos inhibidores de enzimas). Es predecible que la penicilina funcione de manera más efectiva contra bacterias gramnegativas.

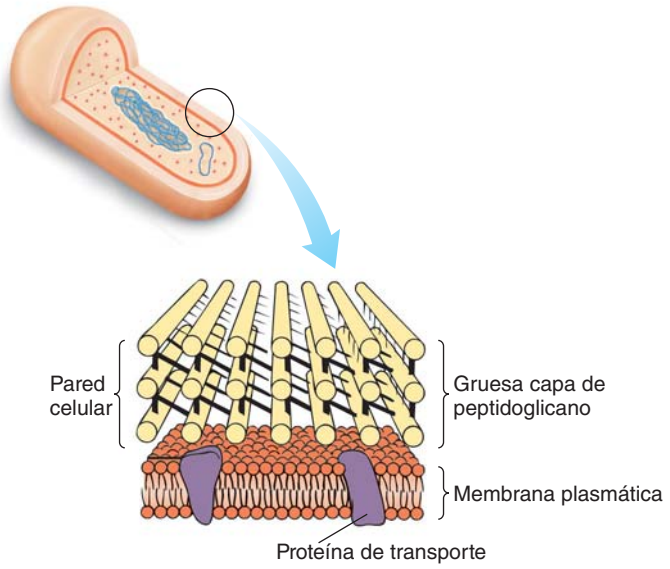
Algunas bacterias producen cápsulas o capas mucilaginosas

Muchas especies procariotas producen una **cápsula** o **capa mucilaginosa** que rodea la pared celular. Una capa mucilaginosa está unida más débilmente a la pared celular que una cápsula. Dichas capas mucilaginosas están hechas de polisacárido o proteína.

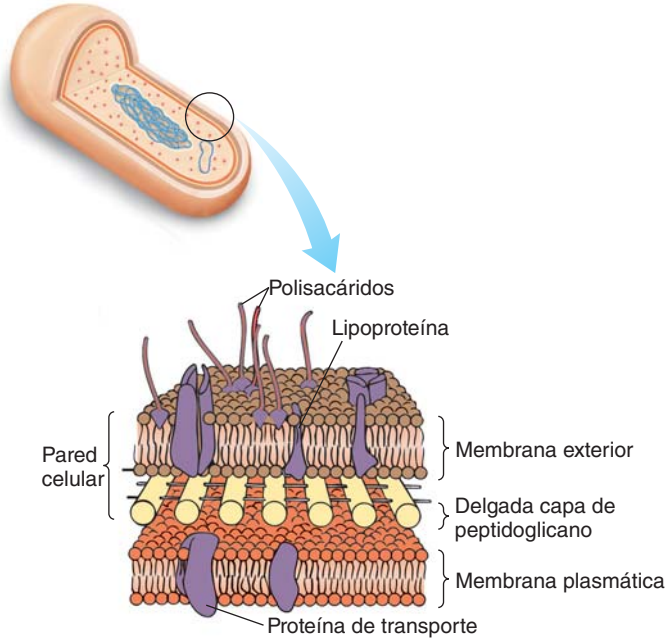
En las especies de vida libre, la cobertura exterior puede brindar a la célula protección adicional contra fagocitosis (engullimiento; vea el capítulo 5) por otros microorganismos. En las bacterias patógenas, una cápsula o capa mucilaginosa puede proteger contra fagocitosis por parte de los leucocitos del huésped. La capacidad del *Streptococcus pneumoniae* para provocar neumonía bacteriana depende de su cápsula. Una cepa de *S. pneumoniae* que carezca de cápsula no produce la enfermedad. Las bacterias también usan sus cápsulas para fijarse a superficies como roca, raíces vegetales o dientes humanos (donde producen placa dental).

Algunos procariotas tienen fimbrias o pelos

Algunos procariotas tienen cientos de apéndices con forma de cabello llamados **fimbrias**. Las fimbrias, que están hechas de proteína, son más cortas que los flagelos. Los **pelos** por lo general son más largos que las fimbrias. Por lo general existen menos pelos que fimbrias sobre la superficie celular. Las bacterias usan fimbrias y pelos para fijarse a superficies celulares, incluidas las superficies de las células que infectan. Estas es-

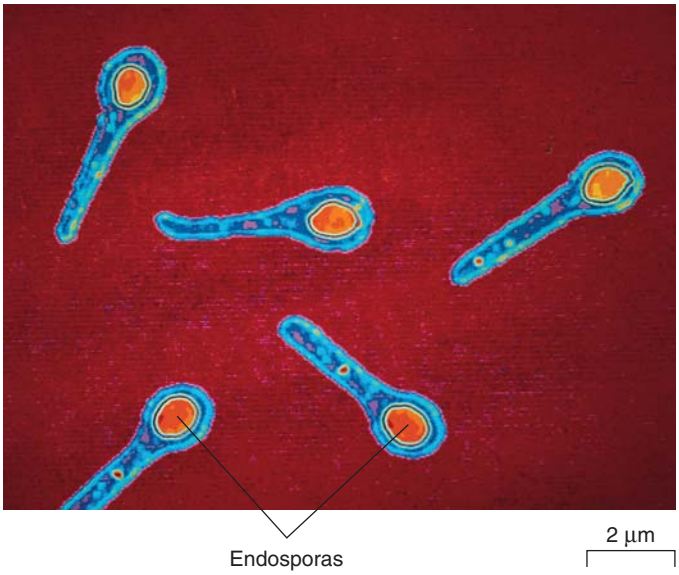


(a) Pared celular grampositiva. Una gruesa capa de moléculas de peptidoglicano se mantiene unida mediante aminoácidos.



(b) Pared celular gramnegativa. Una delgada capa de peptidoglicano está cubierta por una membrana exterior.

FIGURA 25-3 Paredes celulares bacteriales



Alfred Pasieka/Peter Arnold, Inc.

FIGURA 25-4 Endosporas

Micrografía coloreada obtenida con un microscopio electrónico de transmisión (MET) de *Clostridium tetani*, la bacteria que causa el tétanos. Cada célula bacterial (*azul*) contiene una endospora (*naranja*), una célula deshidratada resistente que se desarrolla dentro de la célula original.

tructuras proteicas también ayudan a las bacterias a adherirse entre sí. Algunos pelos alargados, llamados *pelos sexuales*, son importantes para transmitir ADN entre bacterias.

Algunas bacterias sobreviven a condiciones desfavorables al formar endosporas

Cuando el ambiente se vuelve desfavorable; por ejemplo, cuando los nutrientes son limitados o el ambiente se vuelve muy seco o caliente, algunos tipos de bacterias se vuelven dominantes. La célula pierde agua, se encoge ligeramente y permanece inactiva hasta que el agua está disponible de nuevo. Ciertos tipos de bacterias forman células latentes extremadamente duraderas llamadas **endosporas**.

Después de la formación de una endospora, a la pared celular de la célula original le ocurre lisis, lo que libera la endospora. La formación de endosporas no es un tipo de reproducción en las bacterias; las endosporas no son comparables con las esporas reproductoras de hongos y plantas. Por cada célula original sólo se forma una endospora, de modo que el número total de individuos no aumenta. Las arqueas no forman endosporas; estos procariotas producen enzimas únicas sobre la superficie celular que las protege del frío, el calor y la desecación.

Las endosporas sobreviven en ambientes muy secos, calientes o helados, o en épocas cuando escasea el alimento (**FIGURA 25-4**). Algunas endosporas son tan resistentes que pueden sobrevivir una hora o más de ebullición o siglos de congelación. Cuando las condiciones ambientales nuevamente son adecuadas para crecer, las endosporas germinan y forman una célula bacterial activa y en crecimiento.

Varios tipos de bacterias que forman endosporas producen enfermedades. La endospora de *Bacillus anthracis*, la bacteria que causa el ántrax, es tan resistente que este patógeno se ha convertido en una preocupación como agente de guerra biológica. La bacteria que causa tétanos (*Clostridium tetani*) y la bacteria que causa gangrena gaseosa (*C. perfringens*) usualmente entran al cuerpo con la suciedad del suelo cuando una persona sufre una cortada profunda o herida punzante. Los pacientes también pueden exponerse a estas serias enfermedades cuando los instrumentos quirúrgicos no se esterilizan de manera adecuada, lo que permite la sobrevivencia de las endosporas.

Muchos tipos de procariotas son móviles

¿Puede imaginar tratar de nadar a través de melaza? El agua tiene la misma viscosidad relativa para los procariotas que la melaza tiene para

los humanos. La mayoría de los procariotas móviles logran moverse mediante **flagelos** giratorios. El número y la ubicación de los flagelos son importantes en la clasificación de algunas especies de bacterias.

A diferencia de los flagelos de los eucariotas, los flagelos de los procariotas no consisten de microtúbulos (vea el capítulo 4). Un flagelo bacterial es un largo apéndice delgado que consta de tres partes: un cuerpo basal, un gancho y un solo filamento (**FIGURA 25-5**). El cuerpo basal es una compleja estructura que ancla el flagelo a la pared celular mediante placas con forma de disco. El gancho curvo conecta el cuerpo basal con el largo filamento hueco que se extiende hacia el ambiente exterior.

El cuerpo basal es un motor, un poco parecido a la hélice del motor de un bote. La bacteria usa energía del ATP para bombear protones desde la célula. La difusión de estos protones de vuelta a la célula impulsa el motor que gira el flagelo. El movimiento giratorio producido empuja la célula en forma muy parecida a como ocurre con la hélice que impulsa un barco a través del agua. El flagelo gira en sentido contrario al de las manecillas del reloj, lo que impulsa a la célula hacia adelante.

Las arqueas también tienen flagelos. Éstos son más delgados que los de las bacterias. Los biólogos todavía no conocen la estructura del motor en el flagelo de las arqueas. Algunos procariotas que carecen de flagelos se mueven por deslizamiento.

Muchos procariotas presentan **quimiotaxis**, movimiento en respuesta a químicos en el ambiente. Por ejemplo, las bacterias se mueven hacia el alimento. Ciertas bacterias también se mueven unas hacia otras. Sin embargo, las bacterias se alejan de ciertos químicos dañinos.

Repaso

- ¿En qué formas difieren las células procariotas de las células eucariotas?
- ¿En qué difieren las bacterias gram-positivas de las gramnegativas? ¿Por qué esto es importante?
- ¿En qué difiere un flagelo bacterial de un flagelo eucariota?

25.2 REPRODUCCIÓN Y EVOLUCIÓN PROCARIOTA

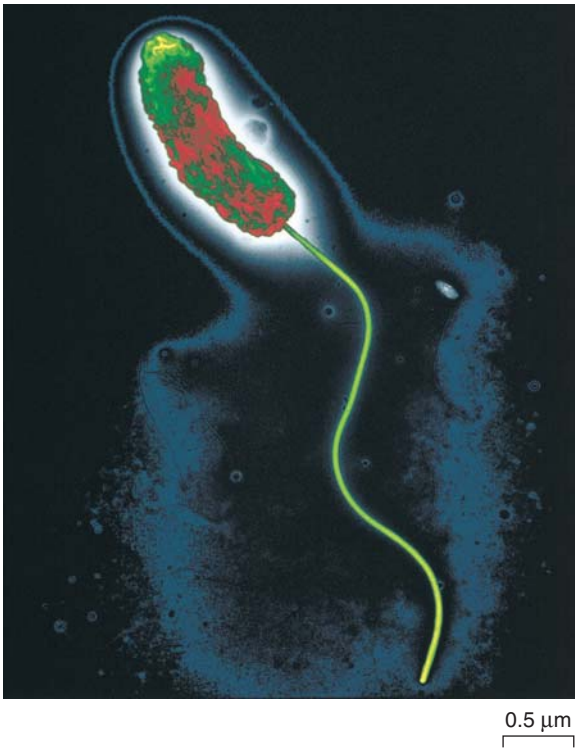
OBJETIVOS DE APRENDIZAJE

4 Describir la reproducción asexual en procariontas y resumir tres mecanismos (transformación, transducción y conjugación) que pueden conducir a recombinación genética.

5 Enunciar factores específicos que contribuyan a la rápida evolución de las bacterias.

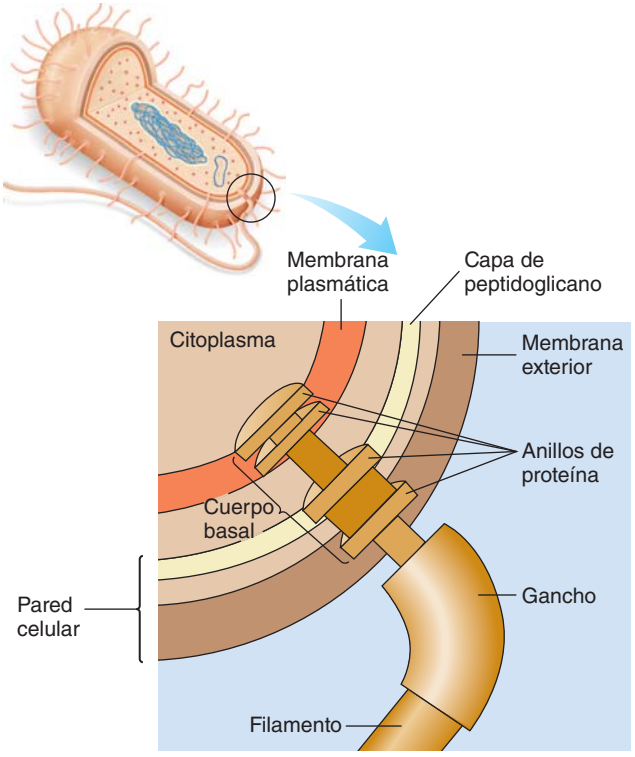
El material genético de un procariota se encuentra en el área nuclear, pero no está rodeado por una envoltura nuclear. En la mayoría de las especies, el material genético está contenido en una sola molécula circular de ADN. Si se extiende en su longitud total, esta molécula sería aproximadamente 1000 veces más larga que la célula misma. A diferencia del ADN en los cromosomas eucariotas, el ADN procariota tiene poca proteína asociada consigo.

Además de su ADN genómico, la mayoría de las bacterias tienen uno o más **plásmidos**, fragmentos circulares más pequeños de ADN. Con frecuencia los plásmidos bacteriales tienen genes que codifican enzimas catabólicas, para intercambio genético o para resistencia a los antibióticos. Los plásmidos se replican en forma independiente del ADN genómico o se integran a él (vea el capítulo 15).



Eye of Science/Photo Researchers, Inc.

(a) Micrografía MET coloreada de *Vibrio cholerae*. Esta bacteria flagelada produce cólera en los humanos.



(b) Estructura de un flagelo bacterial. El cuerpo basal es el motor. Consiste de una serie de placas con forma de disco que anclan el flagelo a la pared celular y la membrana plasmática. Estas placas giran el gancho y el filamento del flagelo.

FIGURA 25-5 Flagelos bacteriales

La reproducción rápida contribuye al éxito de los procariotas

Los procariotas son organismos extremadamente exitosos en términos de su número y distribución. Su éxito se debe en gran medida a su notable capacidad para reproducirse con rapidez. Los procariotas se reproducen de modo asexual, por lo general mediante **fisión binaria**, un proceso en el que una célula se divide en dos células similares, como en la fotografía de apertura del capítulo (vea también la figura 10-12). Primero, se replica el ADN circular; luego, una invaginación tanto de la membrana plasmática como de la pared celular forma una pared transversal.

La fisión binaria ocurre con notable rapidez. En condiciones ideales, algunas especies bacterianas se dividen en menos de 20 minutos. A esta tasa, si nada interfiere, ¡una bacteria podría originar más de mil millones de bacterias en 10 horas! Por fortuna, las bacterias no pueden reproducirse a esta tasa durante mucho tiempo antes de que la falta de alimento o la acumulación de productos de desecho hagan más lenta su expansión poblacional.

Una forma menos común de reproducción asexual entre bacterias es la **gemación**. En ésta, una célula desarrolla un abultamiento, o yema, que se agranda, madura y a la larga se separa de la célula progenitora. Algunas especies de bacterias (actinomicetos) se dividen mediante **fragmentación**. Dentro de la célula se desarrollan paredes que luego se separan en varias células nuevas.

Los procariotas transfieren información genética

Aunque la reproducción sexual que involucra la fusión de gametos no ocurre en los procariotas, el material genético puede intercambiarse entre bacterias y entre arqueas. Tal intercambio de genes, o **transferencia genética**, resulta en recombinación genética. La **transferencia genética horizontal** ocurre cuando un organismo transfiere material genético hacia otro que no es su descendiente. (La transferencia de material genético de progenitor a descendiente se llama *transferencia genética vertical*). La transferencia genética entre bacterias tiene lugar mediante tres mecanismos: transformación, transducción y conjugación.

1. Cuando la bacteria muere, libera ADN que pueden tomar otras bacterias. En la **transformación**, una célula bacterial toma fragmentos de ADN extraño (o ARN) liberado por otra bacteria. El ADN debe ligarse a proteínas de enlace de ADN sobre la superficie de la bacteria. Una vez que entra a la célula bacterial, parte del ADN se incorpora en

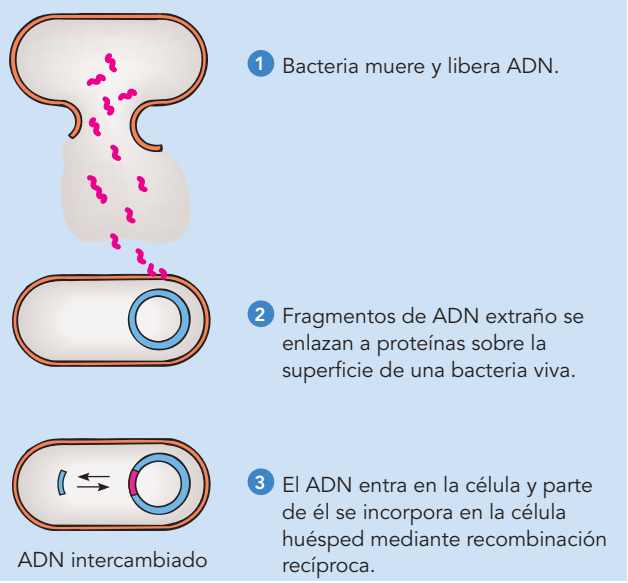


FIGURA 25-6 Transformación

En la transformación, ADN extraño de una bacteria muerta entra a una bacteria huésped. Parte del ADN se intercambia, lo que resulta en una célula recombinante.

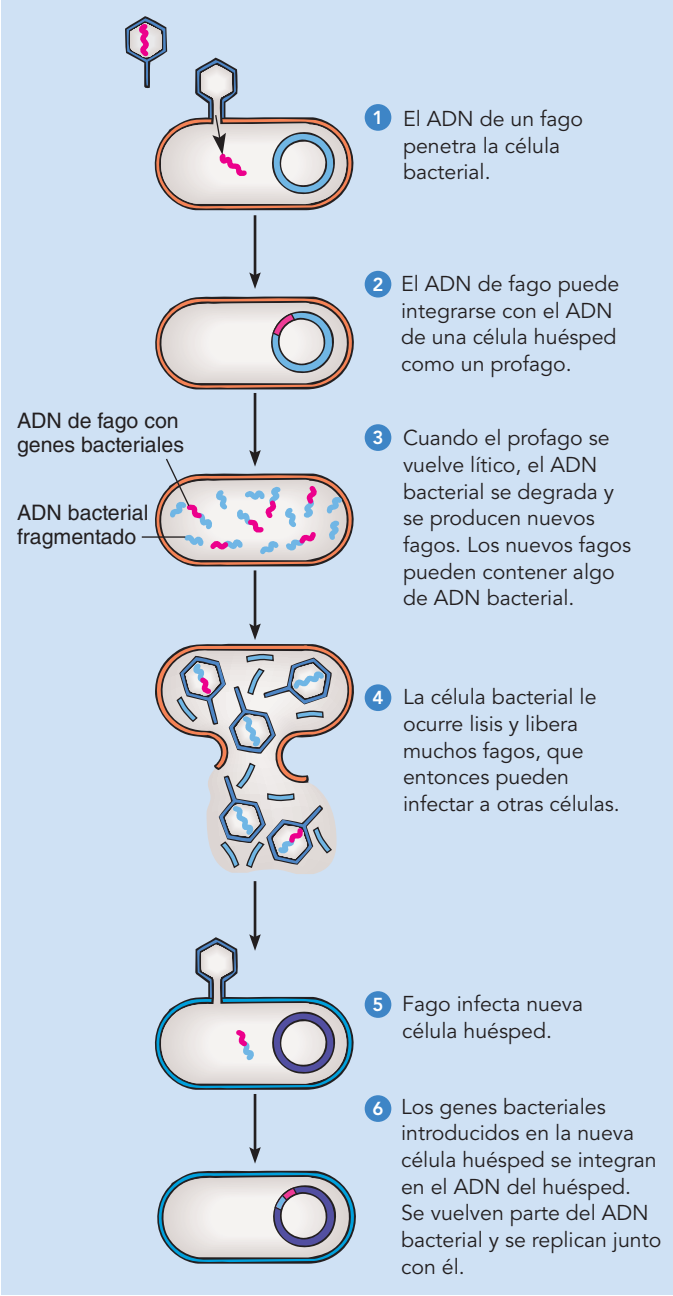


FIGURA 25-7 Transducción

En la transducción, un fago transfiere ADN bacterial de una bacteria a otra, lo que resulta en recombinación genética. La transducción es un importante medio de transferencia genética horizontal.

el genoma del huésped mediante recombinación recíproca (se intercambia ADN) entre el nuevo ADN y el cromosoma del huésped (**FIGURA 25-6**). Recuerde del capítulo 12 que Oswald T. Avery y sus colaboradores identificaron experimentalmente al ADN como el agente que transformaba las células bacteriales y demostró que el ADN es la base química de la herencia.

El ADN extraño también puede utilizarse como plásmidos. Cuando esto ocurre, el ADN no experimenta recombinación; permanece como plásmido separado del cromosoma bacterial.

2. En un proceso diferente de transferencia genética horizontal, la **transducción**, un fago lleva genes bacteriales de una célula bacterial a otra (**FIGURA 25-7**). Por lo general, un fago sólo contiene su propio ADN. Sin embargo, en ocasiones un fago incorpora parte del ADN bacterial de su huésped. Luego, cuando el fago infecta a otra bacteria, transfiere dicho ADN a su nuevo huésped. Entonces el cromosoma bacterial de este nuevo huésped se convierte en una recombinación de su ADN original y del ADN de otra bacteria.
3. En la **conjugación**, dos células de diferentes tipos de apareamiento entran en contacto y el material genético se transfiere de una a la otra (**FIGURA 25-8**). En contraste con la transformación y la transducción, la conjugación involucra contacto entre dos células.

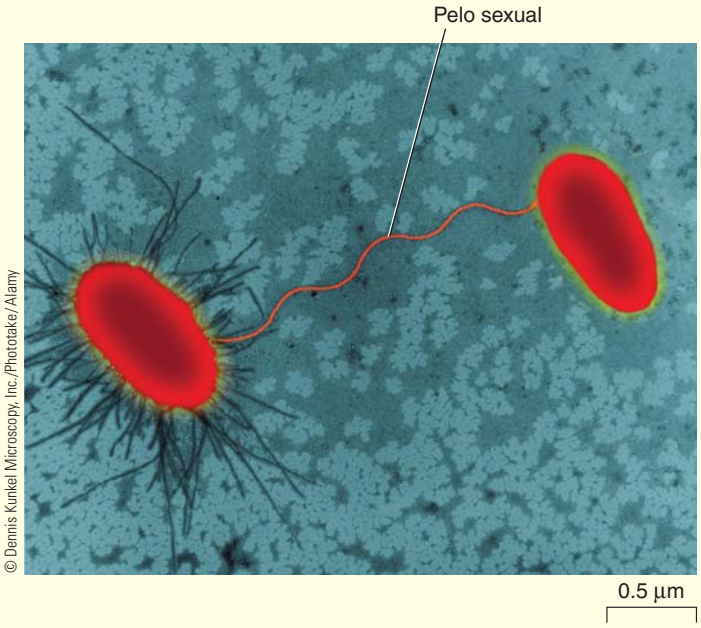
La conjugación se ha estudiado extensamente en la bacteria *Escherichia coli*. En la población de *E. coli* existen **células donadoras**, o **células F$^+$**, que tienen ADN que puede transmitirse a **células receptoras**, o **células F$^-$**. Las células F$^+$ tienen una secuencia de ADN conocida como **factor F** (F significa fertilidad) necesario para que una bacteria funcione como donadora durante la conjugación. El factor F puede estar en la forma de plásmido o puede ser parte del ADN en el cromosoma bacterial.

Los genes F codifican enzimas esenciales para transferir ADN. Ciertos genes F codifican **pelos sexuales**, largas extensiones con forma de cabello que se proyectan desde la superficie celular. Los pelos sexuales de una célula F$^+$ reconocen y se enlazan con la superficie de una célula F$^-$ y forman un puente de conjugación citoplasmática entre las dos células. El plásmido F se replica a sí mismo y el ADN se transfiere de la bacteria donadora a la receptora a través del puente de conjugación. Los plásmidos F también pueden tener otros tipos de genes, incluidos los que determinan la resistencia a los antibióticos.

La evolución procede rápidamente en las poblaciones bacteriales

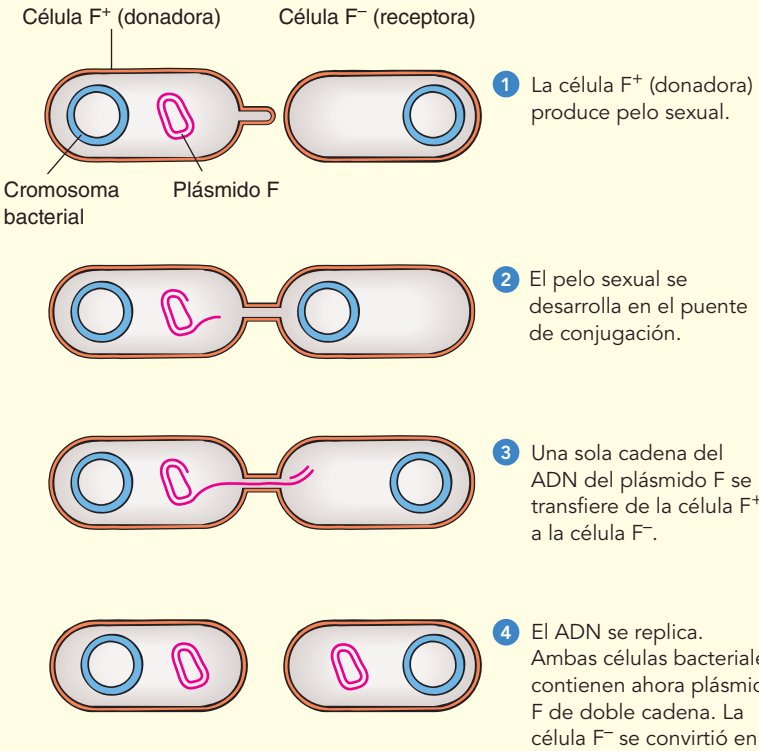
Puesto que las bacterias se reproducen rápidamente mediante fisión binaria, las mutaciones se transmi-

PUNTO CLAVE La conjugación, un mecanismo de transferencia genética horizontal, resulta en recombinación genética.



© Dennis Kunkel Microscopy, Inc./Phototake/Alamy

(a) Micrografía MEB coloreada de bacterias *E. coli* en conjugación. Las bacterias se conectan mediante un pelo sexual. Cuando se estimulan por el contacto, las células se acercan y forman un puente de conjugación entre células donadora y receptora (*no se muestra*).



(b) El proceso de conjugación.

FIGURA 25-8 ***Animada*** **Conjugación**
En la conjugación, una bacteria donadora transfiere ADN plásmido a una bacteria receptora. La conjugación requiere contacto entre las células.

ten con presteza a las nuevas generaciones. Las mutaciones que confieren alguna ventaja se dispersan a lo largo de la población y los efectos de la selección natural son evidentes en períodos breves.

La transferencia genética horizontal contribuye enormemente a la rápida evolución que tiene lugar en los procariotas. La adquisición de nuevo ADN y la recombinación genética son fuentes importantes de la variación genética requerida para la diversificación y la adaptación. El ADN nuevo introducido en el genoma de una bacteria representa material en bruto para la evolución. Los genes nuevos están sujetos a mutación y sobre ellos actúan las fuerzas de la selección natural. Los cambios en el material genético se transmiten a generaciones sucesivas mediante fisión binaria. Los cambios que resultan en adaptación pueden difundirse rápidamente a través de poblaciones bacteriales futuras. La recombinación genética también es un importante mecanismo en la evolución de las arqueas.

Repaso

- ¿Cómo se reproducen los procariotas? ¿Qué mecanismos resultan en la transferencia genética?
- ¿Cómo contribuye la transducción a la rápida evolución de las poblaciones bacteriales?
- ¿Cuáles son los pasos que tienen lugar durante la conjugación?

25.3 ADAPTACIONES NUTRICIONALES Y METABÓLICAS

OBJETIVO DE APRENDIZAJE

6 Describir las formas principales por las cuales los procariotas llevan a cabo la nutrición y la captura de energía, y comparar sus requerimientos de oxígeno.

Con base en las *dos formas principales de obtención de nutrientes*, los procariotas se clasifican como autótrofos (*-trofo* proviene de la palabra griega que significa "nutrición") o heterótrofos. Los **autótrofos** pueden usar compuestos inorgánicos, como dióxido de carbono, como una fuente de carbono para fabricar sus moléculas orgánicas. La mayoría de los procariotas son **heterótrofos** que obtienen átomos de carbono de los compuestos orgánicos de otros organismos.

Con base en las *dos formas principales de captura de energía*, los autótrofos se clasifican como quimiótrofos y autótrofos. Los **quimiótrofos** obtienen su energía a partir de compuestos químicos. Los **fotótrofos** capturan energía de la luz. Hace más de tres mil millones de años, las primeras bacterias desarrollaron la habilidad para usar al Sol como fuente de energía. Estos primitivos fotótrofos usaron ácido sulfhídrico para reducir el dióxido de carbono. Liberaban azufre como producto de desecho. Hace aproximadamente 2700 millones de años, en las cianobacterias primitivas evolucionó la capacidad de usar agua, en lugar de ácido sulfhídrico, para reducir el dióxido de carbono. El oxígeno se liberó como producto de desecho. Cuando se consideran las fuentes de carbono *y* de energía, los procariotas pueden clasificarse en cuatro grupos principales (**TABLA 25-1**):

1. Los **fotoautótrofos**, como las cianobacterias, usan la energía de la luz solar para sintetizar compuestos orgánicos a partir de dióxido de carbono y otros compuestos inorgánicos.
2. Los **quimioautótrofos** también emplean el dióxido de carbono como fuente de carbono, pero no usan luz solar como su fuente de energía. En vez de ello, obtienen energía por la oxidación de sustancias químicas inorgánicas como amoniaco (NH_3) y ácido sulfhídrico (H_2S).
3. Los **fotoheterótrofos**, como las bacterias púrpura no sulfurosas, obtienen su carbono de otros organismos, pero usan clorofila y otros pigmentos fotosintéticos para atrapar la energía de la luz solar.
4. La mayoría de los procariotas son **quimioheterótrofos**. Dependen de moléculas orgánicas para obtener carbono y energía. Muchos quimioheterótrofos bacteriales son **desintegradores** de vida libre que obtienen su carbono y energía de materia orgánica muerta. Estas bacterias en ocasiones se llaman *saprótrofos*. Algunos quimioheterótrofos son patógenos que obtienen sus nutrientes de los organismos que infectan. Dañan a sus huéspedes al provocarles enfermedades. Otras bacterias heterótrofas benefician a sus huéspedes. Por ejemplo, algunas de las bacterias que habitan el intestino grueso humano producen vitamina K y ciertas vitaminas B para sus huéspedes.

La mayoría de los procariotas requieren oxígeno

Ya sean heterótrofas o autótrofas, la mayoría de las células bacteriales son **aerobias** y requieren oxígeno para la respiración celular. Muchas son **anaerobias facultativas** que usan oxígeno para la respiración celular si está disponible, pero pueden realizar metabolismo anaerobio cuando es necesario. Otras bacterias son **anaerobias obligadas** que realizan respiración anaerobia; respiran con aceptores de electrones terminales distintos al oxígeno; por ejemplo, sulfato (SO_4^{2-}), nitrato (NO_3^-) o hierro (Fe^{2+}). Algunos anaerobios obligados, incluidas algunas arqueas, en realidad mueren incluso con concentraciones bajas de oxígeno.

TABLA 25-1 Modos de nutrición y captura de energía

Modo de nutrición	Fuente de energía	Fuente de carbono	Ejemplos de organismos
Autótrofo			
Fotoautótrofo	Luz solar	CO_2	Cianobacterias, bacterias púrpuras sulfurosas
Quimioautótrofo	Químicos inorgánicos (por ejemplo, NH_3, H_2S, Fe^{2+})	CO_2	Ciertas proteobacterias, la mayoría de arqueas; por ejemplo, metanógenos, halófilos extremos
Heterótrofo			
Fotoheterótrofo	Luz solar	Compuestos orgánicos	Bacterias púrpura y verde no sulfurosas
Quimioheterótrofo	Compuestos orgánicos	Compuestos orgánicos	Desintegradores de vida libre, la mayoría de los patógenos bacteriales

Algunos procariotas fijan y metabolizan nitrógeno

Todos los organismos requieren nitrógeno para fabricar aminoácidos y ácidos nucleicos. Algunas bacterias (por ejemplo, ciertas cianobacterias) y arqueas (por ejemplo, los metanógenos) pueden reducir el nitrógeno en la atmósfera a amoniaco. Este proceso se llama **fijación de nitrógeno**. El amoniaco producido mediante fijación de nitrógeno se convierte en iones de amonio (NH_4^+). Las bacterias que fijan nitrógeno pueden usar estas formas simples de nitrógeno para producir compuestos orgánicos.

Ciertas bacterias convierten amoniaco o iones de amonio en nitrito (NO_2^-) y otras convierten nitrito en nitrato (NO_3^-). Este proceso, llamado **nitrificación**, convierte el nitrógeno en una forma que puedan utilizar plantas y hongos. Los animales obtienen nitrógeno a partir de compuestos orgánicos cuando comen a otros organismos. Como se estudiará en una sección posterior, a final de cuentas todos los otros organismos dependen de la fijación de nitrógeno y de la nitrificación por parte de los procariotas para su supervivencia (vea el capítulo 55).

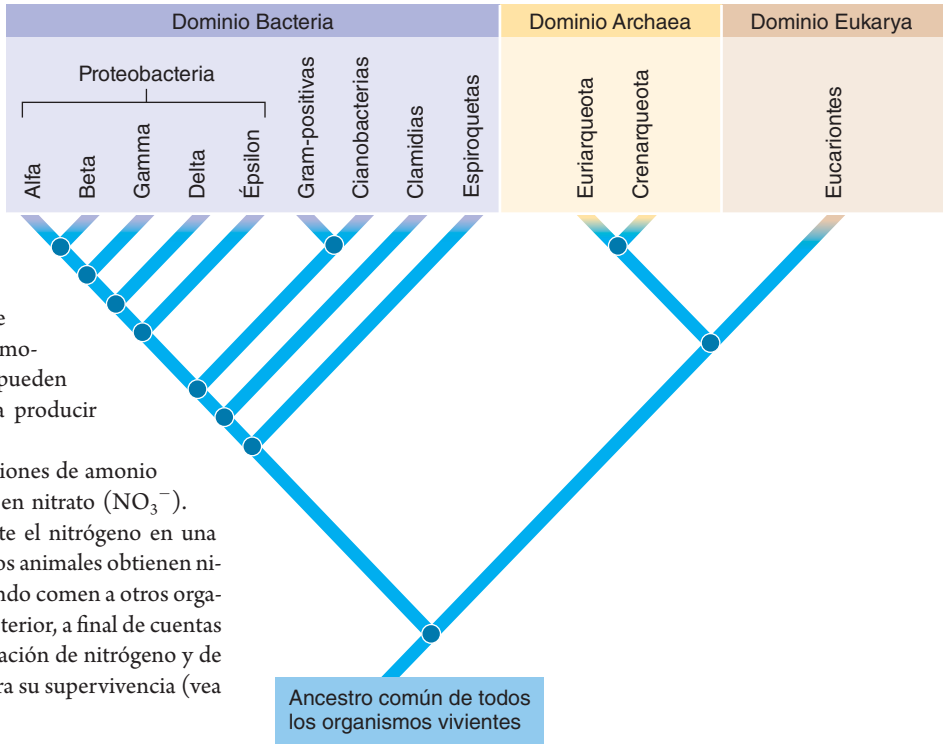


FIGURA 25-9 Tres dominios
Este diagrama muy simplificado muestra algunos taxones representativos de los dominios Bacteria y Archaea. Las relaciones ilustradas se basan en análisis de secuencias de genes de ARN ribosomal. Conforme los taxonomistas consideren datos adicionales, estas relaciones se modificarán.

Repaso

- ¿Cómo obtienen energía los quimioheterótrofos?
- ¿En qué difieren los anaerobios facultativos de los anaerobios obligados? ¿En qué difieren de los aerobios?
- ¿Cómo obtienen las bacterias el nitrógeno necesario para producir aminoácidos y ácidos nucleicos?

25.4 LA FILOGENIA DE LOS DOS DOMINIOS PROCARIOTAS

OBJETIVOS DE APRENDIZAJE

7 Comparar las características de los tres dominios: Archaea, Bacteria y Eukarya.
8 Distinguir entre los dos grupos principales de arqueas e identificar los tipos específicos de arqueas que pertenecen a cada grupo.
9 Describir los principales grupos de bacterias estudiados en este capítulo (consulte la tabla 25-4).

Bajo un microscopio, la mayoría de los procariotas parecen más bien similares en tamaño y forma. Sin embargo, mediante análisis de secuencias de pequeñas subunidades de ARN ribosomal 16S (SSU ARNr), Carl Woese y sus colaboradores demostraron que fundamentalmente existen dos grupos diferentes de procariotas (vea el capítulo 23). Cada grupo tiene **secuencias de identidad**, regiones de SSU ARNr que tienen secuencias de nucleótidos únicas. La explicación es que, después de divergir, las poblaciones de procariotas se diversificaron y ocurrieron mutaciones que afectaron las secuencias de ARN. Con tales análisis, Woese planteó la hipótesis de que los procariotas antiguos se dividieron en dos linajes, temprano en la historia de la vida.

Con base en la obra de Woese y en otros datos recientes, los sistemáticos ahora clasifican a los descendientes modernos de estas dos líneas antiguas en dos dominios: **Archaea** y **Bacteria** (**FIGURA 25-9**). Se considera que estos grupos divergieron de un ancestro común hace aproximadamente cuatro mil millones de años. Arqueas y bacterias fueron los únicos organismos vivientes en el planeta durante alrededor de dos mil millones de años. Por ende, arqueas y bacterias han tenido mucho tiempo para evolucionar y adaptarse a todo tipo de ambientes. Su diversidad es asombrosa. La transferencia genética horizontal también contribuyó a la diversidad de estos organismos. Como resultado de la transferencia genética, en ocasiones de especies con parentesco distante, los genomas de arqueas y bacterias en realidad son una mezcla de genes de muchos procariotas.

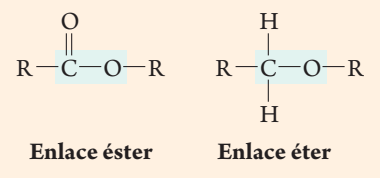
Principales caracteres que distinguen los tres dominios

Muchos caracteres importantes distinguen a arqueas de bacterias. En contraste con las bacterias, las arqueas no tienen peptidoglicano en sus paredes celulares. Aunque sus membranas plasmáticas son estructuralmente similares, son químicamente únicas. En las membranas plasmáticas de bacterias y eucariotas, ácidos grasos de cadena recta se unen a moléculas de glicerol mediante *enlaces éster*. En contraste, en las arqueas no se encuentran componentes de ácido graso. En vez de ello, hidrocarburos de cadena ramificada (sintetizados a partir de unidades isopreno) se enlazan a glicerol mediante *enlaces éter* (**TABLA 25-2**).

TABLA 25-2 Comparación de los tres dominios

Característica	Bacteria	Archaea	Eukarya
Envoltura nuclear	Ausente	Ausente	Presente
Organelos encerrados en membrana	Ausente	Ausente	Presente
Cromosoma circular	Presente (lineal en algunas especies)	Presente	Ausente
Número de cromosomas	Usualmente uno (también puede tener plásmido)	Usualmente uno (también puede tener plásmido)	Usualmente muchos
Histones asociados con ADN	Ausente	Presente	Presente
Peptidoglicano en pared celular	Presente	Ausente	Ausente
Estructura de lípidos en membrana plasmática	Ácidos grasos de cadena recta ligados a glicerol mediante enlaces éster	Hidrocarburos de cadena ramificada ligados a glicerol mediante enlaces éter	Ácidos grasos de cadena recta ligados a glicerol mediante enlaces éster
Tamaño de ribosomas	70S*	70S	80S excepto en mitocondrias y cloroplastos
ARN polimerasa	Un ARN polimerasa relativamente simple	Un ARN polimerasa relativamente complejo	Muchos ARN polimerasa relativamente complejos
Traducción	Comienza con formilmetionina	Comienza con metionina	Comienza con metionina
Crecimiento arriba de 70°C	Sí	Sí	No

*Los números 70S y 80S se refieren al coeficiente de sedimentación (una medida del tamaño relativo) cuando se centrifuga.



La ausencia de un segundo átomo de oxígeno electronegativo hace los enlaces éter más fuertes que los enlaces éster. Esta estructura de membrana única puede contribuir a la habilidad de las arqueas para sobrevivir y proliferar en ambientes difíciles.

En algunas formas, las arqueas son más parecidas a los eucariotas que a las bacterias. Por ejemplo, las arqueas no tienen el ARN polimerasa simple que se encuentra en las bacterias. Como los eucariotas, su proceso de traducción comienza con metionina, mientras que en las bacterias la traducción comienza con formilmetionina (vea el capítulo 13). Además, muchos antibióticos que afectan a las bacterias no afectan a las arqueas o eucariotas.

Las bacterias también comparten algunos caracteres (que están ausentes en las arqueas) con los eucariotas. Por ejemplo, como se indicó líneas arriba, bacterias y eucariotas tienen ambos lípidos de membrana con enlace éster, mientras que las arqueas tienen lípidos de membrana con enlace éter. Algunos microbiólogos plantean la hipótesis de que los eucariotas son un producto de fusión entre un arquea, que aportó componentes para transcripción y traducción, y una bacteria, que aportó enzimas necesarias para el metabolismo de energía.

La taxonomía de arqueas y bacterias cambia continuamente

La taxonomía procariota ahora se basa principalmente en datos moleculares, principalmente secuenciación de ARN, y más recientemente, en secuenciación de todos los genomas. Los grupos que se ramificaron más temprano tuvieron más tiempo para acumular mutaciones en su SSU ARNr. Sus secuencias de nucleótidos son menos similares que las de los grupos que divergieron más recientemente. Los microbiólogos que desarrollan árboles filogenéticos con base en secuenciación de genomas enteros argumentan que puede haber 1000 genes que codifican proteínas por cada gen que codifica un ARNr. Estos investigadores prefieren considerar las proporciones de genes (o proteínas) que tienen en común genomas de varios grupos. La taxonomía de arqueas y bacterias cambia continuamente conforme los sistemáticos estudian datos moleculares recientes que brindan nuevas pistas para la filogenia de estos grupos.

Aunque la taxonomía procariota es controversial y cambia de manera continua, se han clasificado aproximadamente 7000 especies de procariotas. Se considera que existen cientos de miles de especies adicionales. Los editores de *Bergey's Manual of Systematic Bacteriology*, considerado el texto de referencia definitivo por los microbiólogos, dividieron a las arqueas en dos filos y a las bacterias en 20 filos con base en el análisis de ARNr 16S.

Muchas arqueas habitan ambientes hostiles

El dominio Archaea consiste de dos grupos principales (filos): *Crenarchaeota* y *Euryarchaeota* (**TABLA 25-3**). Esta filogenia se basa en ARNr 16S y en la secuenciación de genomas completos. Los sistemáticos todavía no determinan si estos dos grupos representan filos o taxones de nivel superior. Si son taxones de un nivel superior, las ramas de cada grupo pueden representar filos.

Las **crenarqueotas** consisten principalmente de termófilas extremas, arqueas que requieren una temperatura muy elevada o muy baja para crecer. La temperatura óptima para muchos es mayor que 80°C. Estas arqueas habitan ambientes muy calientes, en ocasiones muy ácidos. Una especie se encuentra en las fuentes termales sulfurosas del Parque Yellowstone a temperaturas cercanas a 80°C y valores de pH de 1 a 2, el pH del ácido sulfúrico concentrado (**FIGURA 25-10a**). Otras habitan áreas volcánicas bajo el mar. Una especie, que se encuentra cerca de profundos respiraderos hidrotérmicos en el lecho marino del océano Pacífico, vive a temperaturas que van de los 80°C a los 120°C. En contraste, algunos crenarqueotas viven en am-

© Mike Cavaroc/Alamy

(a) Termófilas extremas. Colonias anaranjadas y amarillas de termófilas extremas proliferan en Grand Prismatic Spring en el Parque Nacional Yellowstone, en Wyoming, EUA.

© Helen E. Carr/Biological Photo Service

(b) Halófilas extremas. Estos estanques de evaporación de agua de mar cerca de la Bahía de San Francisco tienen colores rosa, anaranjado y amarillo por la gran cantidad de halófilas extremas que los habitan. Los colores son resultado de pigmentos en las membranas celulares. Estas bacterias son inocuas y los estanques se usan para producir sal de manera comercial.

FIGURA 25-10 **Arqueas que habitan en ambientes extremos**

bientes muy fríos (por debajo de 15°C). Algunas de estas arqueas son arrastradas por las corrientes en el océano y son parte importante del plancton.

Las **euriarqueotas** también incluyen muchas arqueas que habitan ambientes extremos. Este grupo incluye metanógenas, halófilas extremas y termófilas extremas. Las **metanógenas** (productoras de metano) son un gran grupo diverso que habita ambientes libres de oxígeno en aguas negras, pantanos y los aparatos digestivos de humanos y otros animales. Son anaerobios obligados que producen gas metano a partir de compuestos de carbono simples. Las metanógenas son importantes en el reciclaje de componentes de productos orgánicos de organismos que habitan pantanos. Las metanógenos que habitan los aparatos digestivos de vacas y otros animales de pastoreo producen metano, que liberan los animales. Las metanógenas producen más de 80% del metano (más de dos mil millones de toneladas anuales) en la atmósfera de la Tierra. El metano es un importante gas de efecto invernadero.

Las **halófilas extremas** son heterótrofas que requieren grandes cantidades de Na^+ para su crecimiento. Viven en soluciones de salmuera saturadas como estanques salados, el mar Muerto y el Gran Lago Salado (**FIGURA 25-10b**). Las halófilas extremas usan respiración aerobia para producir ATP. Sin embargo, también llevan a cabo una forma de fotosíntesis en la que capturan la energía de la luz solar usando un pigmento púrpura (*bacteriorodopsina*). Este pigmento es muy similar al pigmento rodopsina involucrado en la visión animal.

Nanoarchaeum es un termófilo extremo anaerobio muy pequeño (400 nm) que ahora se clasifica como euriarqueota. Este microbio es uno de los organismos celulares más pequeños identificados a la fecha. También tiene uno de los genomas más pequeños (menos de 500,000 nucleótidos). *Nanoarchaeum* vive fijo a otras arqueas y depende de su huésped para muchas de sus necesidades metabólicas.

Muchas arqueas habitan condiciones menos extremas. Por ejemplo, las arqueas no extremas son abundantes en el suelo y en aguas superficiales oceánicas frías cerca de la Antártida. Los microbiólogos sugieren que las arqueas pueden ser importantes en los ciclos biogeoquímicos y en las cadenas alimenticias marinas. No se han identificado arqueas patógenas.

Las bacterias son los procariotas más familiares

Las bacterias están ampliamente distribuidas en el ambiente y son mejor conocidas por los microbiólogos que las arqueas. Aquí se consideran cinco grandes grupos: proteobacterias (gramnegativas), cianobacterias (gramnegativas), bacterias grampositivas, clamidias (gramnegativas) y espiroquetas (gramnegativas). Estos grupos se resumen en la **TABLA 25-4**.

Repaso

- ¿Cuáles son los dos tipos de arqueas que habitan ambientes extremos? ¿Cuáles son metanógenas?
- ¿En qué difieren estas bacterias (descritas en la tabla 25-4): (1) proteobacterias, (2) cianobacterias y (3) clamidias?

TABLA 25-3 Dos grupos de arqueas

Crenarchaeota

Eye of Science/Photo Researchers, Inc.

1 µm

Micrografía MEB de *Pyrococcus furiosus*, una anaerobia que habita en la arena marina
Esta metanógena es enormemente resistente al calor; su temperatura óptima es 100°C. El *Pyrococcus* crece en azúcares y péptidos pequeños, que sirven como donadores de electrones. El ADN polimerasa de la *P. furiosus* se usa en el proceso de reacción en cadena de polimerasa (PCR por sus siglas en inglés) de amplificación de ADN ya que es estable a altas temperaturas y es enormemente preciso.

Algunas termófilas extremas (proliferan a 70°C y algunas a temperaturas mayores a 100°C); otras pueden vivir a temperaturas por debajo de 15°C. Muchas son quimioautótrofas. Parte importante del plancton en mares fríos ricos en oxígeno.

Euryarchaeota

Dr. Kari Lounatmaa/Science Photo Library/Photo Researchers, Inc.

1 µm

Micrografía MET de una metanógena (*Methanospirillum hungatii*) que experimenta división celular
Otras dos arqueas se ven en sección transversal. Cuando no se dividen, estas arqueas tienen forma espiral.

Incluye metanógenas, halófilas (no todas extremas) y acidófilas. En este filo se incluyen algunas termófilas extremas.

TABLA 25-4 Principales grupos de bacterias

Proteobacterias (gramnegativas)

Science Photo Library

2 µm

Micrografía MEB de colonia de *Escherichia coli*
La *E. coli* es una proteobacteria gamma.

© Phototake, Inc./PhototakeUSA.com

50 µm

Micrografía MEB de cuerpo fructífero de la mixobacteria *Stigmatella aurantiaca*
Las células latentes protectoras dentro de los cuerpos fructíferos son muy resistentes al calor y la sequía. Las mixobacterias son proteobacterias delta.

Un gran grupo muy diverso de bacterias gramnegativas. Con base en secuencias de ARNr, el grupo se divide en cinco subgrupos designados como alfa, beta, gamma, delta y épsilon.

Proteobacterias alfa
Incluye muchos simbiontes de plantas y animales, y algunos patógenos. Las especies *Rhizobium* viven simbióticamente en los nódulos de las raíces de leguminosas (por ejemplo, frijoles) y convierten el nitrógeno atmosférico en una forma utilizable por las plantas (fijación de nitrógeno). Las **rickettsias** son bacterias muy pequeñas con forma de bastón. Algunas especies son patógenas para los humanos y otros animales, las transmiten los artrópodos a través de mordidas o mediante contacto con sus excrementos. Entre las enfermedades se encuentran el tifus (transmitido por pulgas y piojos) y la fiebre de las montañas Rocosas (transmitida por garrapatas).

Proteobacterias beta
Varios grupos diversos, incluidas las *Nitrosomonas*, que oxidan amoniaco. Entre las bacterias patógenas de este grupo se incluye la *Neisseria gonorrhoeae*, que causa gonorrea.

Proteobacterias gamma
Incluye las **enterobacterias**, desintegradoras que viven en la materia vegetal en descomposición, patógenos y varias bacterias que habitan en los humanos. Aunque la *Escherichia coli* es una habitante normal de los intestinos animales, ciertas cepas pueden causar diarrea de moderada a severa. Una especie de *Salmonella* infecta los alimentos y produce una toxina que causa una forma de intoxicación alimenticia, otra especie causa fiebre tifoidea.

Los **vibrios** son principalmente marinos, algunos son bioluminiscentes. El *Vibrio cholerae* causa cólera.

Las **pseudomonas** son heterótrofas que producen pigmentos no fotosintéticos; causan enfermedades en plantas y animales, incluidos los humanos.

Las **bacterias púrpura sulfurosas** son fotoautótrofas que no producen oxígeno.

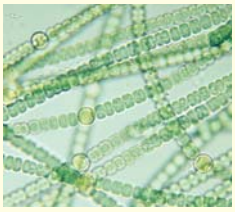
Proteobacterias delta
Incluye las **mixobacterias** (bacterias mucilaginosas), que secretan mucílago y se deslizan o reptan. Cuando se agotan los nutrientes, estas bacterias se agrupan en estructuras reproductivas multicelulares con tallo llamadas cuerpos fructíferos. Las células bacteriales dentro del cuerpo fructífero entran en etapa de latencia. Cuando las condiciones son favorables, las células latentes se vuelven activas.

Proteobacterias épsilon
Pequeño grupo de bacterias que habitan el sistema digestivo animal. La *Helicobacter* puede causar úlceras gástricas.

(continúa)

TABLA 25-4 Principales grupos de bacterias (continuación)

Cianobacterias (gramnegativas)



Cengage

20 µm

Micrografía obtenida con un microscopio óptico (MO) de *Anabaena*, una cianobacteria filamentosa que fija nitrógeno
La fijación de nitrógeno tiene lugar en las células redondas, llamadas *heterocistos*.

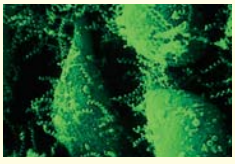
Las **cianobacterias** contienen clorofila *a* y son las únicas procariotas que, como plantas y algas, realizan fotosíntesis que genera oxígeno. Las cianobacterias fueron los primeros organismos que realizaron fotosíntesis generadora de oxígeno, se consideran muy importantes en la evolución de las formas de vida debido a que su fotosíntesis cambió la primitiva atmósfera reductora de la Tierra por una atmósfera oxidante. Se cree que los cloroplastos evolucionaron a partir de cianobacterias endosimbióticas. Habitan estanques, lagos, albercas, suelo húmedo, troncos muertos, corteza de árbol. Algunas forman filamentos, otras especies son solitarias. Como productoras primarias son una importante fuente de alimento para organismos marinos y de agua dulce. Algunas especies tienen estructuras especiales que fijan nitrógeno.

Bacterias grampositivas

© Fedorov Oleksiy/ Shutterstock

10 µm

Micrografía MEB de *Actinomycetes naeslundi*, una bacteria que vive en el suelo y forma colonias filamentosas



© David M. Phillips/ Visuals Unlimited, Inc.

5 µm

Micrografía MEB de *Mycoplasma* en células de fibroblasto

Un grupo extremadamente diverso. A continuación se citan algunos ejemplos.

Los **actinomicetos** superficialmente parecen hongos. Sin embargo, tienen peptidoglicano en sus paredes celulares, carecen de envolturas nucleares y tienen otras características de los procariotas. La mayoría de los actinomicetos son saprótrofos que descomponen materiales orgánicos en el suelo. Algunos son anaerobios. Muchas especies del género *Streptomyces* producen antibióticos como estreptomicina, eritromicina, cloranfenicol y las tetraciclinas. Algunos actinomicetos causan severas enfermedades pulmonares y otras infecciones en humanos y otros animales.

Las **bacterias de ácido láctico** fermentan el azúcar y producen ácido láctico como principal producto final. Habitan en el material vegetal en descomposición, la leche y otros productos lácteos, son responsables del característico sabor del yogur, encurtidos, salmuera y aceitunas verdes. Están entre los habitantes normales de la boca y vagina humanos.

Las **micobacterias** son delgados bastones irregulares, contienen una sustancia cerosa en sus paredes celulares. Una especie causa la tuberculosis, otra causa lepra.

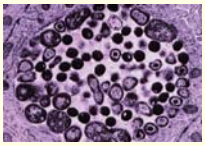
Los **estreptococos** habitan la boca y el sistema digestivo de humanos y algunos otros animales. Entre las especies dañinas están las que causan "anginas", caries dental, una forma de neumonía, fiebre escarlatina y fiebre reumática (vea la apertura del capítulo).

Por lo general, los **estafilococos** viven en la nariz y la piel. Patógenos oportunistas que causan enfermedades cuando la inmunidad del huésped se reduce. El *Staphylococcus aureus* causa forúnculos e infecciones de la piel (algunas extremadamente severas), puede infectar heridas. Ciertas cepas de *S. aureus* causan una forma de intoxicación alimenticia, otras cepas causan síndrome de shock tóxico (vea la figura 25-14).

Los **clostridios** son anaerobios. Una especie que causa tétanos, otra causa gangrena gaseosa. El *Clostridium botulinum* puede provocar botulismo, un tipo usualmente mortal de intoxicación por alimentos.

Los **micoplasmas** son un grupo de bacterias muy pequeñas que carecen de paredes celulares. Evolucionaron a partir de bacterias con paredes celulares grampositivas. Habitan en el suelo y aguas negras, algunas son parásitas de plantas o animales. Algunas habitan en las membranas mucosas humanas pero no suelen causar enfermedades, una especie causa un tipo leve de neumonía bacterial en humanos.

Clamidias (gram-negativas)



© David M. Phillips/ Visuals Unlimited, Inc.

1 µm

Micrografía MET de *Chlamydia trachomatis* en célula de oviducto humana

Las **clamidias** carecen de peptidoglicano en sus paredes celulares. Son parásitas energéticas, dependientes por completo de sus huéspedes para obtener ATP. Infectan a casi cualquier especie de ave y mamífero. Una cepa de *Chlamydia* causa tracoma, la principal causa de ceguera en el mundo. Las clamidias de transmisión sexual son la principal causa de Enfermedad Inflamatoria Pélvica (EIP) en mujeres.

Espiroquetas (gram-negativas)

© Dennis Kunkel Microscopy/ Visuals Unlimited, Inc.

5 µm

Micrografía MO de *Treponema pallidum*, la espiroqueta que causa la sífilis

Las **espiroquetas** son bacterias con forma espiral y paredes celulares flexibles; se mueven mediante flagelos internos únicos llamados *filamentos axiales*. Algunas especies son de vida libre, mientras que otras forman asociaciones simbióticas, algunas son parásitas. La espiroqueta de mayor importancia médica es la *Treponema pallidum*, que causa sífilis.

25.5 IMPACTO SOBRE ECOLOGÍA, TECNOLOGÍA Y COMERCIO

OBJETIVOS DE APRENDIZAJE

10 Identificar los papeles ecológicos cruciales que tienen los procariotas.

11 Describir algunos de los papeles importantes que desempeñan los procariotas en el comercio y la tecnología.

Los procariotas habitan virtualmente todos los ambientes de la Tierra y son miembros vitales de la biosfera. Afectan a otros organismos de manera directa y por los papeles ecológicos que desempeñan. Los procariotas producen nitrógeno en formas utilizables por otros organismos y son un depósito de nutrientes. Estos organismos microscópicos reciclan nutrientes y son partícipes clave en los ciclos biogeoquímicos.

Los procariotas forman relaciones íntimas con otros organismos

Los procariotas interactúan con otros organismos en formas tanto benéficas como dañinas. Una relación íntima entre miembros de dos o más especies se llama **simbiosis**. Los participantes en una relación simbiótica se llaman **simbiontes**. Las relaciones simbióticas surgen por coevolución. Tres formas de simbiosis son: mutualismo, comensalismo y parasitismo.

El **mutualismo** es una relación simbiótica en la que ambos participantes se benefician. Las vacas y otros rumiantes (animales que rumian) tienen relaciones mutualistas con bacterias que habitan en sus sistemas digestivos. Los rumiantes carecen de enzimas para digerir la celulosa. Ellos proporcionan a las bacterias un hogar rico en nutrientes y las bacterias digieren la celulosa para ellos.

Billones de bacterias habitan el intestino humano rico en nutrientes. Algunas de ellas son bacterias mutualistas. Por ejemplo, a cambio de nutriente y de un lugar para vivir, los *bacteroides* descomponen carbohidratos complejos indigeribles en azúcares que su huésped humano puede absorber. Estas bacterias también producen ciertas vitaminas que sus huéspedes absorben y usan. Además, los *bacteroides* promueven la proliferación de vasos sanguíneos que mejoran la función intestinal. Investigadores han reportado que estas bacterias pueden activar genes específicos en las células del intestino de su huésped; aparentemente, pueden inducir la síntesis de un compuesto que puede matar bacterias competidoras.

En el **comensalismo**, un participante se beneficia y el otro no es dañado ni auxiliado. Muchas bacterias que habitan el intestino humano son comensales que viven de alimento no utilizado. En el **parasitismo**, un participante vive sobre el otro o dentro de él. El **parásito** se beneficia y el **huésped** es dañado. Las bacterias causantes de enfermedad por lo general no se consideran parásitos obligados porque dichos **patógenos** usualmente pueden sobrevivir en otras formas.

Algunos tipos de bacterias pueden influir en la evolución de otras especies

La proteobacteria *Wolbachia* infecta a muchos invertebrados, incluidos insectos, arañas, crustáceos y nematodos (gusanos redondos). La *Wolbachia* se transmite de generación en generación en los óvulos de sus huéspedes, de modo que a los huéspedes machos no les son útiles. En consecuencia, dichos parásitos limitan o erradican a los machos de la población. En algunas especies de insectos, los machos infectados pueden reproducirse sólo cuando copulan con hembras infectadas que portan la misma cepa de *Wolbachia*. En otras especies, estos parásitos convierten a los insectos machos en hembras. En algunas especies de avispas, la *Wolbachia* induce *partenogénesis*, el desarrollo de óvulos no fertilizados en organismos adultos. Puesto que afectan la reproducción de sus huéspedes, la *Wolbachia* y otros parásitos reproductores pueden influir en la divergencia evolutiva e incluso en la extinción de algunas especies. La *Wolbachia* también puede afectar la evolución mediante transferencia genética horizontal.

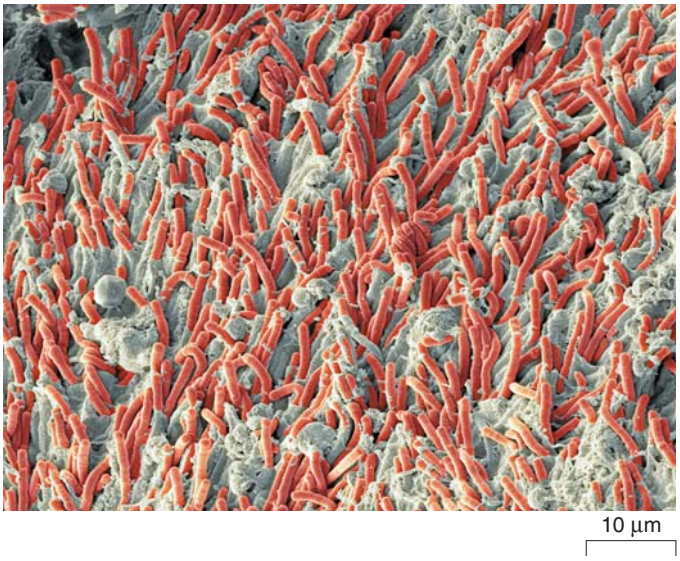
Muchas bacterias forman biopelículas

Muchos tipos de bacterias que habitan ambientes acuosos forman densas películas llamadas **biopelículas** que se unen a superficies sólidas. La bacteria en una biopelícula forma capas de hasta 200 μm de grosor. Las bacterias segregan una sustancia pegajosa rica en polisacáridos y se incrusta en esta matriz. Las biopelículas son comunidades de microorganismos. La mayoría de las biopelículas consiste de muchas especies de bacterias y pueden incluir otros tipos de organismos, como arqueas, hongos y protozoarios. Los científicos han descubierto evidencia de biopelículas antiguas en sedimentos de ambientes marinos costeros con edades de 3500 millones de años.

La placa dental que se forma en los dientes es un ejemplo familiar de biopelícula (**FIGURA 25-11**). La placa dental consiste de varios cientos de tipos diferentes de bacterias y arqueas. Las biopelículas usualmente también se forman sobre las superficies de lentes de contacto y catéteres. En ocasiones se desarrollan en implantes quirúrgicos como marcapasos y prótesis articulares.

Los procariotas tienen papeles ecológicos clave

Las bacterias, en especial los actinomicetos y las mixobacterias, son los habitantes más numerosos del suelo. Como se describió antes en este



© Steve Gschmeissner/Photo Researchers, Inc.

FIGURA 25-11 Una biopelícula familiar: la placa dental
Micrografía MEB coloreada de placa dental, que consiste de una película de bacterias (*rojo*) incrustada en una matriz de glicoproteína (*azul*). Las bacterias en la placa pueden producir ácidos que erosionan el esmalte dental, lo que conduce a caries.

capítulo, muchos procariotas son desintegradores esenciales, quimioheterótrofos que descomponen materia orgánica muerta y desechos. Usan los productos de la descomposición como fuente de energía. Cuando los procariotas descomponen compuestos orgánicos, reciclan muchos de sus componentes, incluidos nitrógeno, oxígeno, carbono, fósforo, azufre y ciertos microelementos. (Los papeles de las bacterias en los ciclos biogeoquímicos, en particular el ciclo del nitrógeno, se estudian en el capítulo 55).

Las plantas y otros procesos naturales, así como las actividades humanas, como la agricultura, remueven constantemente el nitrógeno del suelo. El crecimiento de las plantas depende de la disponibilidad de nitrógeno útil, de modo que debe agregarse continuamente al suelo. Muchos tipos de bacterias, incluidas las cianobacterias, transforman el nitrógeno atmosférico en formas que pueden utilizar las plantas (vea la tabla 25-4). Algunas crenarqueotas marinas también realizan la nitrificación y pueden ser importantes en el ciclo del nitrógeno del océano.

Las bacterias rhizobiales, un tipo de bacteria móvil que habita el suelo, forma relaciones mutualistas con las raíces de legumbres, una gran familia de plantas que incluye importantes cultivos como frijoles, guisantes y cacahuates. Las células de la planta infectada forman nódulos con forma de tumor donde residen las bacterias y fijan nitrógeno (vea la figura 55-9). La bacteria proporciona a la planta el nitrógeno que requiere y la planta brinda a la bacteria compuestos orgánicos, incluido el azúcar necesario para la respiración celular. Puesto que muchos suelos tienen deficiencia de nitrógeno, las legumbres que forman asociaciones mutualistas con las bacterias rhizobiales tienen una ventaja decisiva sobre otras plantas. Cuando las legumbres mueren y se descomponen, el nitrógeno fijado se libera y enriquece el suelo.

Muchos procariotas, como las cianobacterias, realizan fotosíntesis usando el agua como fuente de electrones y generando oxígeno. Durante este proceso fijan enormes cantidades de dióxido de carbono en moléculas orgánicas.

Los microbiólogos sólo comienzan a revelar los misterios de la ecología procariota. Por ejemplo, las proteobacterias en el Clado SAR11 están entre los organismos más exitosos sobre la Tierra. Aunque son uno de los organismos más abundantes en el océano Atlántico, no se cultivaron con éxito sino hasta 2002 y se sabe muy poco acerca de su papel ecológico. Existe cierta evidencia de que son importantes en el reciclaje de carbono, nitrógeno y azufre en el océano.

Los procariotas son importantes en muchos procesos comerciales y tecnológicos

Algunos microorganismos producen *antibióticos*. Estos compuestos limitan la competencia por nutrientes al inhibir o destruir a otros microorganismos. Hacia la década de 1950 los antibióticos se convirtieron en importantes herramientas clínicas que transformaron el tratamiento de las enfermedades infecciosas. En la actualidad, están disponibles más o menos 100 antibióticos de utilidad clínica y literalmente cada año se producen toneladas de ellos. Las compañías farmacéuticas obtienen la mayor parte de los antibióticos de tres grupos de microorganismos: un gran grupo de bacterias de suelo gram-positivas, los *actinomicetos* (bacterias gram-positivas del género *Bacillus*) y mohos (eucariotas que pertenecen al reino Fungi).

Debido a sus prolíficas tasas de reproducción, las bacterias son "fábricas" ideales para la producción de biomoléculas. Los microbiólogos han modificado genéticamente bacterias para producir ciertas vacunas, hormona de crecimiento humano, insulina y muchos otros compuestos con importancia clínica (vea el capítulo 15). Los investigadores desarrollan bacterias modificadas genéticamente para la producción de muchos otros productos con utilidad médica y agrícola.

Paul Rapson/Science Photo Library

FIGURA 25-12 Biorremediación

Mientras se alimentan de la gasolina y otros productos de desecho en el suelo contaminado, ciertos microorganismos convierten los hidrocarburos de estos contaminantes en dióxido de carbono y agua. Fotografía de una refinería de petróleo y planta química en el Reino Unido.

La fermentación microbiana ayuda a producir muchos alimentos y bebidas. La bacteria del ácido láctico se usa para producir acidófilos de leche, yogur, encurtidos, aceitunas y salmuera. En la producción de queso se usan muchos tipos de bacterias. Las bacterias están involucradas en la elaboración de carnes fermentadas como el salami, y en la producción de vinagre, salsa de soya, chocolate, ciertas vitaminas B (B_{12} y riboflavina) y ácido cítrico, un compuesto que se añade a los dulces y a la mayoría de las bebidas gaseosas.

Las bacterias se usan en **biorremediación**, el proceso de usar microorganismos (y en ocasiones otros organismos) para desintoxicar o remover petróleo, gasolina y otros contaminantes o químicos tóxicos del ambiente. Los microorganismos descomponen ciertas toxinas y dejan subproductos metabólicos inocuos como dióxido de carbono y cloruros (**FIGURA 25-12**). Más de 1000 diferentes especies de bacterias y hongos se usan para limpiar varias formas de contaminación, y los microbiólogos buscan otros. Por ejemplo, bacterias y otros microorganismos se usan en derrames de petróleo para descomponer el petróleo y oxidarlo a CO_2. En el tratamiento de aguas negras también se usan microorganismos, así como en los vertederos para descomponer desechos sólidos.

Las arqueas también son económicamente importantes. Por ejemplo, las arqueas adaptadas a altas temperaturas o condiciones extremadamente ácidas son fuente de enzimas que pueden usarse en estas condiciones extremas. Enzimas arqueanas se han agregado a detergentes de lavandería e industriales para aumentar su desempeño a temperaturas y niveles de pH más elevados. Otra enzima arqueana es útil en la industria alimenticia para convertir el almidón de maíz en dextrinas.

Repaso

- ¿En qué forma las bacterias establecen relaciones con otros organismos?
- ¿Cuál es la composición de una biopelícula?
- Mencione tres aspectos en los que los procariotas tienen importancia ecológica.
- ¿Qué es la biorremediación?

25.6 BACTERIAS Y ENFERMEDADES

OBJETIVOS DE APRENDIZAJE

12 Describir la importancia que tuvieron Louis Pasteur y Robert Koch para comprender las enfermedades infecciosas; citar los postulados de Koch.

13 Identificar las adaptaciones que han contribuido al éxito de los patógenos.

Algunas especies de procariotas coevolucionaron con los eucariotas y son interdependientes con ellos. Todas las plantas y animales albergan una población de microorganismos que se consideran **microbiota** normal (también se le conoce como microflora): procariotas simbióticos inocuos. Por lo general, se estima que en el cuerpo humano habitan ¡700 billones de bacterias! Este número supera enormemente el número de las propias células del cuerpo (alrededor de 70 billones). La presencia de ciertas poblaciones bacteriales evita que florezcan microorganismos dañinos (incluidas otras bacterias).

Un pequeño porcentaje de especies bacteriales son importantes patógenos de plantas y animales. Algunos de los habitantes bacteriales normales son patógenos oportunistas que causan enfermedades sólo en ciertas condiciones. Por ejemplo, cuando el sistema inmunológico está comprometido, las bacterias oportunistas aumentan en número y causan enfermedades. En la **TABLA 25-5** se mencionan algunas enfermedades bacteriales importantes y los patógenos que las producen. A la fecha no se ha demostrado que alguna arquea produzca enfermedades específicas.

Muchos científicos contribuyeron a la comprensión de las enfermedades infecciosas

La idea de que algún agente desconocido causaba enfermedades se debatió mucho antes de que Leeuwenhoek descubriera microorganismos con su microscopio a finales del siglo XVII. Sin embargo, no fue sino hasta mucho después que los científicos desarrollaron las herramientas o los métodos necesarios para comprender con más precisión las relaciones entre bacterias y enfermedades. A finales del siglo XIX, muchos médicos, microbiólogos y químicos que trabajaron de manera independiente tendieron los cimientos para la ciencia de la microbiología. El químico francés Louis Pasteur refutó las visiones prevalecientes de la generación espontánea al demostrar que la esterilización de un cultivo de azúcar y proteína evitaba el crecimiento bacterial. Pasteur también desarrolló una vacuna contra la rabia, con lo que demostró que las personas podían recibir estímulo para desarrollar inmunidad a la enfermedad.

El médico alemán Robert Koch fue el primero en demostrar con claridad que las bacterias causan enfermedades infecciosas. En 1876 demostró que el *Bacillus anthracis* causaba ántrax. Con un microscopio, Koch observó las bacterias en la sangre y bazos de ovejas muertas. Cuando inoculó ratones con la sangre de oveja infectada, pudo identificar el *B. anthracis* en la sangre de los ratones. También cultivó *B. anthracis* y demostró que cuando inyectaba la bacteria en ratones sanos, ellos desarrollaban ántrax.

Koch propuso un conjunto de lineamientos, ahora conocidos como **postulados de Koch**, que todavía se usan para demostrar que un patógeno específico causa síntomas de enfermedad específica: (1) el patógeno debe estar presente en todos los individuos con la enfermedad, (2) una muestra del microorganismo tomado del huésped enfermo puede crecer en un cultivo puro, (3) una muestra del cultivo puro causa la misma enfermedad cuando se inyecta en un huésped sano y (4) el microorganismo puede recuperarse del huésped infectado experimentalmente.

Muchas adaptaciones contribuyen al éxito patógeno

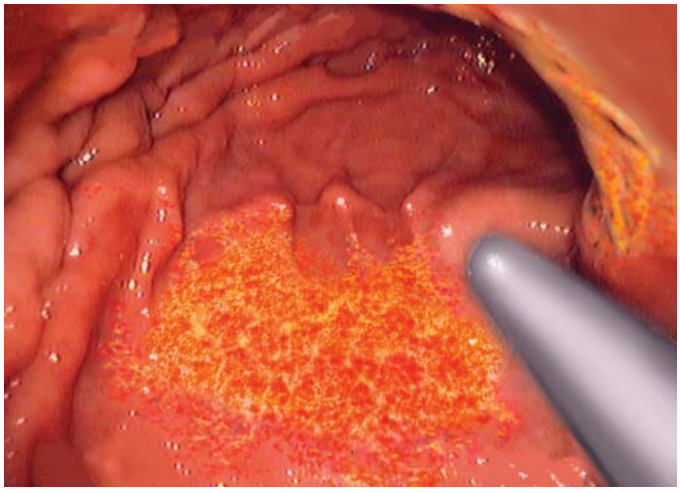
Los microorganismos patógenos pueden entrar en el cuerpo en los alimentos, en el polvo o gotas, o a través de heridas. Muchas enfermedades se transmiten por mordidas de insectos o animales. Para causar enfermedad, un patógeno debe adherirse a un tipo de célula específica, multiplicarse y producir sustancias tóxicas. El adherirse y multiplicarse sólo ocurren cuando el patógeno compite exitosamente con la microbiota normal y neutraliza las defensas del huésped contra la invasión.

La *Helicobacter pylori*, la causa más común de úlceras gástricas (úlceras del estómago y el duodeno), es un patógeno extremadamente exitoso (**FIGURA 25-13**). También se asocia con gastritis crónica (inflamación del estómago) y con cáncer estomacal, el segundo tipo de cáncer más común en el mundo. Se estima que la *Helicobacter pylori* habita los sistemas digestivos de 40% de los adultos en los países desarrollados y 80% de los adultos en los países en desarrollo. Entre sus muchas adaptaciones está su capacidad para producir un escudo alcalino alrededor de sí mismo que lo protege del ácido estomacal. También contribuyen a su éxito los varios flagelos poderosos que usa para impulsarse a través del grueso recubrimiento de moco del estómago.

Los patógenos producen varias sustancias que aumentan su éxito. Algunas bacterias producen **exotoxinas**, fuertes venenos que o se segre-

© Michael Taylor/Shutterstock

(a) Micrografía MEB de *Helicobacter pylori*.



Chris Bjornberg/Photo Reachers, Inc.

FIGURA 25-13 La *Helicobacter pylori* causa úlceras gástricas

TABLA 25-5 Importantes enfermedades bacteriales y sus agentes causales

Enfermedad	Patógeno	Epidemiología/comentarios
Ántrax	*Bacillus anthracis*	La mayoría ocurre comúnmente en animales domésticos como ganado. Puede transmitirse a los humanos por animales infectados o productos animales. Las endosporas pueden vivir en el suelo durante muchos años. El ántrax no se difunde de persona a persona. La infección puede ocurrir en tres formas: cutánea, por inhalación y gastrointestinal.
Botulismo	*Clostridium botulinum*	Se contrae al comer alimentos que contengan la endotoxina o por heridas infectadas. El botulismo infantil se produce al ingerir endosporas. Provoca parálisis muscular y puede causar la muerte por fallo respiratorio.
Clamidia	*Chlamydia trachomatis*	Una de las enfermedades de transmisión sexual más frecuentemente reportadas en Estados Unidos. Alrededor de 75% de las mujeres infectadas y 50% de los hombres infectados no tienen síntomas. Si no se trata, la infección se extiende y daña los órganos reproductores; puede conducir a infertilidad. Este patógeno también puede infectar los ojos y genera millones de casos de ceguera a nivel mundial cada año.
Cólera	*Vibrio cholerae*	Se contrae al comer alimentos o beber agua contaminada con la bacteria. Común en áreas con tratamiento inadecuado de aguas negras y agua impura. Infecta el intestino y puede causar diarrea severa. La rápida pérdida de fluidos puede conducir a deshidratación y a la muerte.
Difteria	*Corynebacterium diphtheriae*	Se transmite de persona a persona mediante contacto respiratorio o físico íntimo. Endémica en los países en desarrollo. No es común en EUA, pues la vacuna está disponible desde la década de 1920. Infecta el músculo cardiaco y las vías respiratorias.
Tifus epidémico	*Rickettsia prowazekii*	Se transmite por piojos corporales infectados. Después de un período de incubación de 8 a 12 días, los síntomas incluyen fiebre, dolor de cabeza severo, dolores musculares y escalofríos. Varios días después aparece un sarpullido. Alrededor de 40% de los pacientes no tratados muere.
Gonorrea	*Neisseria gonorrhoeae*	Enfermedad de transmisión sexual común.
Enfermedad de Hansen (lepra)	*Mycobacterium leprae*	Se cree que se difunde de persona a persona en secreciones nasales. A nivel mundial, esta enfermedad ha incapacitado hasta a 2 millones de personas. Usualmente afecta la piel, nervios y membranas mucosas.
Enfermedad de Lyme	*Borrelia burgdorferi*	Se transmite a los humanos por la mordedura de garrapatas infectadas. Los síntomas incluyen sarpullido, dolor de cabeza, fiebre y fatiga. Si no se trata, la infección puede extenderse a articulaciones, corazón y sistema nervioso.
Úlcera gástrica	*Helicobacter pylori*	Causa úlcera gástrica, una lesión en el recubrimiento del estómago o duodeno (parte superior del intestino delgado).
Tos ferina	*Bordetella pertussis*	Altamente transmisible de persona a persona. Causa espasmos de tos severa. Hay vacuna disponible.
Peste	*Yersinia pestis*	Se transmite de roedores, ardillas y gatos silvestres a personas mediante pulgas infectadas. Si no se trata, puede causar la muerte. Mató a millones de personas en Europa durante la Edad Media.
Neumonía	*Streptococcus pneumoniae*	Se transmite de persona a persona. Las cepas de *S. pneumoniae* son resistentes a uno o más antibióticos comúnmente usados para tratar esta infección. La incidencia disminuyó desde la introducción de una vacuna.
Salmonella (salmonelosis)	*Salmonella* sp.	Se transmite a las personas en pollo, huevos u otros alimentos contaminados. También se transmite por las heces de animales infectados; por ejemplo, lagartijas, tortugas, pollos, aves, e incluso perros y gatos. Los síntomas incluyen fiebre, diarrea y dolor estomacal.
Tétanos	*Clostridium tetani*	Las bacterias entran en el cuerpo a través de una herida en la piel. Afecta el sistema nervioso; causa mandíbula trabada, rigidez del cuello, dificultad para tragar, fiebre y espasmos musculares. Hay vacuna disponible.
Diarrea del viajero	*Escherichia coli* es la causa más común	Se ingiere en alimentos y agua contaminados. De 30% a 50% de los viajeros a áreas de alto riesgo (América Central y del Sur, África, Medio Oriente y la mayor parte de Asia) desarrollan diarrea del viajero. La bacteria infecciosa produce toxinas en el tracto gastrointestinal.
Sífilis	*Treponema pallidum*	Enfermedad de transmisión sexual que se contagia mediante contacto directo con una llaga de sífilis. Si no se trata, con el pasar del tiempo daña el cerebro, hígado, huesos y bazo, y puede causar la muerte.
Tuberculosis	*Mycobacterium tuberculosis*	Se transmite de persona a persona mediante la inhalación de aire que contiene el patógeno. Los sínto mas incluyen fatiga, tos, fiebre, pérdida de peso. No es común en EUA. Sin embargo, la forma resistente a múltiples medicamentos es una amenaza creciente.
Fiebre tifoidea	*Salmonella typhi*	Se transmite de persona a persona, en alimentos o agua contaminados con heces. El riesgo es más grande para los viajeros en los países en desarrollo, pero hay disponible una vacuna. Los síntomas incluyen fiebre alta, dolor de cabeza y pérdida de apetito. Puede causar la muerte si no se trata.

gan desde la célula o escurren cuando la pared bacterial se destruye. La toxina, no la presencia de la bacteria, es la responsable de la enfermedad. La difteria es causada por un bacilo gram-positivo (*Corynebacterium diphteriae*) que produce toxina sólo cuando un fago la lisogeniza. La toxina de la difteria mata células y causa inflamación.

El botulismo, un tipo de intoxicación alimenticia que puede conducir a parálisis y en ocasiones la muerte, resulta de comer alimentos que han pasado por un mal proceso de enlatado. El botulismo es causado por una exotoxina liberada por el *Clostridium botulinum*, gram-positivo que forma endosporas. Durante el proceso de enlatado, el alimento debe calentarse lo suficiente para matar cualquier endospora altamente resistente al calor que pueda estar presente. Si no es así, las endosporas pueden germinar. La población bacterial resultante crece y libera una exotoxina tan poderosa ¡que 1 g podría matar a un millón de humanos!

Como muchas exotoxinas, la que causa botulismo se inactiva mediante calentamiento. (El alimento debe calentarse a 80°C durante 10 minutos, o hervirse durante 3 a 4 minutos).

La exotoxina del botulismo, comercializada con el nombre comercial Botox, se usa en cantidades extremadamente pequeñas para tratar severas condiciones médicas que involucran espasmos (contracciones musculares involuntarias). Dado que el Botox es una neurotoxina que funciona mediante la paralización de los músculos, también puede relajar las arrugas faciales causadas por la contracción de los músculos subyacentes. Sin embargo, sus efectos duran sólo de tres a ocho meses.

Las **endotoxinas** no las segregan los patógenos, son componentes de las paredes celulares de la mayoría de las bacterias gram-negativas. Estos compuestos afectan al huésped sólo cuando se liberan de bacterias muertas. Las endotoxinas se enlazan a los macrófagos del huésped (grandes células fagocíticas del sistema inmunológico) y las estimulan a liberar sustancias que causan fiebre y otros síntomas de infección. A diferencia de las exotoxinas, que causan síntomas específicos, las endotoxinas parecen afectar a todo el cuerpo. Las endotoxinas no se destruyen mediante calentamiento.

Janice Haney Carr/CDC

FIGURA 25-14 **Micrografía MEB coloreada de *Staphylococcus aureus* resistente a la meticilina (MRSA). Estas bacterias también muestran resistencia creciente a la vancomicina.**

La resistencia a los antibióticos es un gran problema de salud pública

Las bacterias mutan frecuentemente y se reproducen con rapidez. Muchos antibióticos se dirigen a la síntesis de proteínas en las bacterias. Por ejemplo, la estreptomicina y los antibióticos relacionados bloquean el inicio de la síntesis de proteínas. Las tetraciclinas bloquean el enlace del aminoacil ARNt con el sitio A en el ribosoma.

La resistencia a los medicamentos puede resultar de una acumulación de mutaciones en el ADN plásmido o cromosómico. Los plásmidos que tienen genes para la resistencia a los antibióticos se llaman **factores R**. Tienen genes para la resistencia a un medicamento específico y para transferir la resistencia a otras bacterias. Algunos factores R tienen varios genes para tener resistencia a los medicamentos y cada resistencia codifica para un medicamento diferente.

El *Staphylococcus aureus* (SA) resistente a la meticilina, conocido como **MRSA**, y el *Staphylococcus aureus* resistente a la vancomicina, o **VRSA**, se han vinculado directamente con la transferencia horizontal de genes de resistencia a los antibióticos por parte de plásmidos durante la conjugación. Se estima que 1 de cada 100 personas sanas en Estados Unidos ahora portan MRSA (**FIGURA 25-14**). Esta "superbacteria" puede causar infección en individuos con sistemas inmunológicos comprometidos. Los Centros para el Control de Enfermedades estiman que el MRSA causa más de 90,000 infecciones severas cada año, lo que resulta en más de 17,000 muertes anuales.

El uso excesivo de antibióticos es el principal factor contribuyente a la resistencia de los medicamentos. Es probable que en cualquier población bacterial existan al menos algunas bacterias que son genéticamente resistentes a un antibiótico particular. Las bacterias que *no* son resistentes mueren por el antibiótico, esto permite que las supervivientes se multipliquen y produzcan una población resistente. Observe que éste es un ejemplo común actual de selección natural.

Otro tipo de resistencia al medicamento explica por qué algunas infecciones; por ejemplo, las infecciones del tracto urinario, son difíciles de curar. Cuando la *E. coli* infecta la vejiga, el sistema inmunológico lanza una poderosa defensa. Las bacterias contraatacan con la formación de *biopelículas* (se estudiaron anteriormente en este capítulo). Cada biopelícula está rodeada por una matriz rica en polisacáridos y por una concha protectora. Las bacterias en la biopelícula son resistentes a los antibióticos, así como a las defensas del huésped. Se estima que las bacterias que crecen en una biopelícula son hasta 1000 veces más resistentes a los antibióticos que el mismo tipo de bacterias que no forman una biopelícula. Dentro de las biopelículas, la expresión genética diferencial y la mutación conducen a diversas colonias bacteriales. La estrategia de biopelícula también explica algunos otros tipos de infecciones crónicas o recurrentes. Un alto porcentaje de infecciones adquiridas en hospitales involucra biopelículas.

Repaso

- ¿Qué papeles importantes desempeñan los procariontes en los ecosistemas?
- ¿Por qué es esencial cada uno de los postulados de Koch?

RESUMEN: ENFOQUE EN LOS OBJETIVOS DE APRENDIZAJE

25.1 *(página 518)*

1 Describir la estructura y formas comunes de las células procariotas.

- Las células procariotas son muy pequeñas y no tienen organelos encerrados en membranas, como núcleos y mitocondrias.
- Las células procariotas tienen muchas formas comunes: esférica (**cocos**), bastón (**bacilos**) y espiral. Las bacterias espirales incluyen el **espirilo**, que es una hélice rígida, y la **espiroqueta**, que es una hélice flexible.

2 Contrastar la pared celular bacterial en bacterias grampositivas y gramnegativas.

- La mayoría de las bacterias tienen **paredes celulares** compuestas de **peptidoglicano**. Las paredes de las bacterias **grampositivas** son muy gruesas y consisten principalmente de peptidoglicano. Las paredes celulares de las bacterias **gramnegativas** consisten de una delgada capa de peptidoglicano y una membrana exterior que recuerda a la membrana plasmática. Algunas especies de bacterias producen una **cápsula** o **capa mucilaginosa** que rodea la pared celular.

- Algunos procariotas tienen apéndices con forma de cabello llamados **fimbrias.** Desde la superficie de algunos procariotas también se extienden **pelos**. Tanto fimbrias como pelos ayudan a las células a fijarse entre sí o a otras superficies, incluidas las células que infectan.

3 Describir el movimiento en procariotas y describir la estructura del flagelo bacterial.

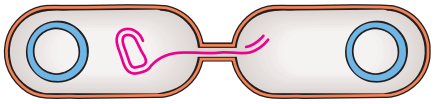
- Los **flagelos** bacteriales son estructuralmente diferentes de los flagelos eucariotas; cada flagelo consiste de un cuerpo basal, gancho y filamento. Producen un movimiento giratorio.

CENGAGENOW™ **Aprenda más acerca de la estructura de los procariotas y sus células al hacer clic sobre las figuras en CengageNOW.**

25.2 *(página 521)*

4 Describir la reproducción asexual en procariotas y resumir tres mecanismos (transformación, transducción y conjugación) que pueden conducir a recombinación genética.

- El material genético de una bacteria usualmente consiste de una molécula circular de ADN y uno o más **plásmidos**, fragmentos circulares más pequeños de ADN.
- Los procariotas se reproducen asexualmente mediante **fisión binaria** (la célula se divide y forma dos células), **gemación** (se forma un brote y se separa de la célula progenitora) o **fragmentación** (dentro de la célula se forman paredes que luego se separan en varias células).
- En las bacterias, el material genético puede intercambiarse mediante transformación, transducción o conjugación. En la **transformación**, una célula bacterial toma fragmentos de ADN liberados por otra célula. En la **transducción**, un fago lleva ADN bacterial de una célula bacterial a otra. En la **conjugación**, una bacteria donadora transfiere ADN plásmido hacia una bacteria receptora.



CENGAGENOW™ **Observe la conjugación al hacer clic sobre la figura en CengageNOW.**

5 Enunciar factores específicos que contribuyan a la rápida evolución de las bacterias.

- La reproducción rápida garantiza que las mutaciones se transmitan rápidamente hacia las nuevas generaciones. La transferencia genética horizontal (mediante transformación, transducción y conjugación) contribuye a la rápida evolución de las bacterias.

25.3 *(página 524)*

6 Describir las formas principales por las cuales los procariotas llevan a cabo la nutrición y la captura de energía, y comparar sus requerimientos de oxígeno.

- La mayoría de los procariotas son **heterótrofos** que obtienen carbono de otros organismos; algunos son **autótrofos** que elaboran sus propias moléculas orgánicas a partir de materias primas simples.
- Los **quimiótrofos** obtienen energía a partir de compuestos químicos; los **fotótrofos** capturan energía de la luz.
- Los autótrofos pueden ser **fotoautótrofos**, que obtienen energía de la luz solar, o **quimioautótrofos**, que obtienen energía al oxidar químicos inorgánicos como el amoniaco.
- Los **fotoheterótrofos** obtienen carbono de otros organismos, pero usan clorofila y otros pigmentos fotosintéticos para capturar energía de la luz solar. La mayoría de las bacterias son **quimioheterótrofas**. Principalmente son **desintegradores** de vida libre que obtienen tanto carbono como energía de la materia orgánica muerta.
- La mayoría de las bacterias son **aerobias**; esto es, requieren oxígeno para la respiración celular. Algunos procariotas son **anaerobios facultativos** que metabolizan de manera anaerobia cuando es necesario; otros son **anaerobios obligados** que pueden realizar metabolismo *sólo* de manera anaerobia.
- Algunas bacterias realizan **fijación de nitrógeno**; esto es, reducen el nitrógeno en la atmósfera a amoniaco. Otras bacterias convierten el amoniaco en nitritos o nitratos, un proceso llamado **nitrificación**.

25.4 *(página 525)*

7 Comparar las características de los tres dominios: Archaea, Bacteria y Eukarya.

- Los procariotas se asignan a los dominios **Archaea** y **Bacteria**.
- A diferencia de las bacterias, las paredes celulares de las arqueas no tienen peptidoglicano. Los mecanismos de traducción de los eucariotas se parecen más a los de las arqueas que a los de las bacterias.

8 Distinguir entre los dos grupos principales de arqueas e identificar los tipos específicos de arqueas que pertenecen a cada grupo.

- Las **crenarqueotas** consisten principalmente de **termófilas extremas**, arqueas que pueden habitar ambientes muy calientes, en ocasiones ácidos. Las **euriarqueotas** incluyen metanógenas, halófilas extremas y algunas termófilas extremas. Las **metanógenas** son anaerobias obligadas que producen gas metano a partir de compuestos de carbono simples. Las **halófilas extremas** habitan soluciones salinas saturadas.

9 Describir los principales grupos de bacterias estudiados en este capítulo.

- Los principales grupos de bacterias incluyen proteobacterias (gramnegativas), cianobacterias (gramnegativas), bacterias grampositivas, clamidias (gramnegativas) y espiroquetas (gramnegativas) (vea la tabla 25-4).

25.5 *(página 530)*

10 Identificar los papeles ecológicos cruciales que tienen los procariotas.

- Muchas bacterias son simbióticas con otros organismos. El **mutualismo** es una relación simbiótica en la que ambos participantes se benefician. En el **comensalismo** un participante se beneficia y el otro ni se daña ni se beneficia. En el **parasitismo** el **parásito** se beneficia y el **huésped** se daña. Los **patógenos** bacterianos causan enfermedades, pero usualmente no se consideran parásitos obligados. Muchas bacterias forman **biopelículas**, densas comunidades de bacterias y otros microorganismos.
- Los procariotas desempeñan importantes papeles ecológicos como desintegradores y son importantes en el reciclaje de nitrógeno y otros nutrientes. Algunos procariotas realizan fotosíntesis.

11 Describir algunos de los papeles importantes que desempeñan los procariotas en el comercio y la tecnología.

- Algunas bacterias producen antibióticos. Se ha desarrollado la tecnología para usar ciertas bacterias para producir vacunas, insulina y otros importantes compuestos. Las bacterias se usan en la producción de muchos alimentos, incluidos queso, yogur, vinagre y chocolate. También se usan microbios en el tratamiento de aguas negras y la biorremediación.

25.6 *(página 532)*

12 Describir la importancia que tuvieron Louis Pasteur y Robert Koch para comprender las enfermedades infecciosas; citar los postulados de Koch.

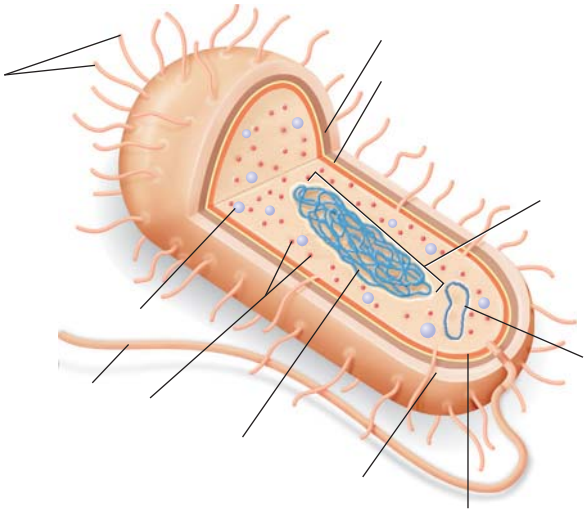
- Louis Pasteur demostró que la esterilización evita el crecimiento bacterial. Los **postulados de Koch** son un conjunto de lineamientos desarrollados por Robert Koch para demostrar que un patógeno específico causa síntomas de enfermedad específicos: (1) el patógeno debe estar presente en cada individuo con la enfermedad, (2) una muestra del microorganismo tomada del huésped enfermo puede crecer en un cultivo puro, (3) una muestra del cultivo puro causa la misma enfermedad cuando se inyecta en un huésped sano y (4) el microorganismo puede recuperarse del huésped infectado experimentalmente.

13 Identificar las adaptaciones que han contribuido al éxito de los patógenos.

- Algunas bacterias patógenas liberan fuertes venenos llamados **exotoxinas**; otros producen **endotoxinas**, componentes venenosos de sus paredes celulares que se liberan cuando la bacteria muere. Muchas bacterias se han vuelto resistentes a los antibióticos. Los plásmidos que tienen genes para la resistencia a los antibióticos se llaman **factores R**. Consulte la tabla 25-5 para una descripción de algunas bacterias patógenas.

EVALÚE SU COMPRENSIÓN

1. El peptidoglicano es un compuesto químico que se encuentra en las paredes celulares de (a) la mayoría de los viroides (b) la mayoría de las arqueas (c) todos los procariotas (d) la mayoría de las bacterias (e) la mayoría de los eucariotas
2. Los flagelos bacteriales (a) son homólogos de los flagelos eucariotas (b) presentan un movimiento giratorio (c) consisten de un cuerpo basal y nueve pares de microtúbulos (d) son importantes en la transducción (e) son característicos de las bacterias gram-positivas
3. Las endosporas (a) son formadas por algunos virus (b) son células extremadamente duraderas (c) son similares a las esporas reproductoras de hongos y plantas (d) causan fiebre y otros síntomas en el huésped (e) son extremadamente vulnerables a la infección por fagos
4. En la conjugación (a) dos células bacteriales de diferentes tipos de apareamiento se juntan y el material genético se transfiere de una a otra (b) una célula bacterial desarrolla una protuberancia que se agranda y a la larga se separa de la célula progenitora (c) una célula bacterial toma los fragmentos de ADN liberados por una célula rota (d) un fago lleva genes bacteriales de una célula bacterial a otra (e) en la célula se desarrollan paredes que luego se dividen en varias células nuevas
5. La mayoría de las bacterias heterótrofas son (a) quimioheterótrofos de vida libre (b) fotoautótrofos (c) quimioautótrofos (d) anaerobios facultativos (e) anaerobios obligados
6. Las bacterias autótrofas (a) no requieren oxígeno atmosférico para la respiración celular (b) deben obtener compuestos orgánicos de otros organismos (c) fabrican sus propias moléculas orgánicas a partir de materias primas simples (d) consiguen su nutrimento de organismos muertos (e) producen endosporas cuando los niveles de oxígeno son muy bajos para el crecimiento activo
7. Las bacterias que proliferan en heridas cortantes es probable que sean (a) quimioheterótrofas (b) fotoautótrofas (c) quimioautótrofas (d) endosporas (e) anaerobios obligados
8. ¿Cuál de los siguientes *no* pertenece al dominio Archaea? (a) procariotas que producen metano a partir de dióxido de carbono e hidrógeno (b) termófilas (c) halófilas (d) bacteriófagos (e) procariotas con paredes celulares que carecen de peptidoglicano
9. Las bacterias rhizobiales (a) se usan en la producción de yogur (b) producen antibióticos (c) producen úlceras gástricas (d) son los patógenos que causan sífilis (e) forman relaciones mutualistas con las raíces de legumbres y fijan nitrógeno
10. Robert Koch (a) propuso un conjunto de lineamientos para demostrar que un patógeno específico causa síntomas de enfermedad específicos (b) descubrió la *Helicobacter* (c) descubrió microorganismos a finales del siglo XVII (d) demostró la falsedad de la generación espontánea (e) demostró que las personas pueden estimularse para desarrollar inmunidad a la enfermedad
11. ¿Cuál grupo de bacterias incluye a las bacterias anaerobias gram-positivas que causan botulismo? (a) clostridios (b) actinomicetos (c) enterobacterias (d) espiroquetas (e) estreptococos
12. Coloque los nombres en el diagrama, use la figura 25-2 para comprobar sus respuestas.

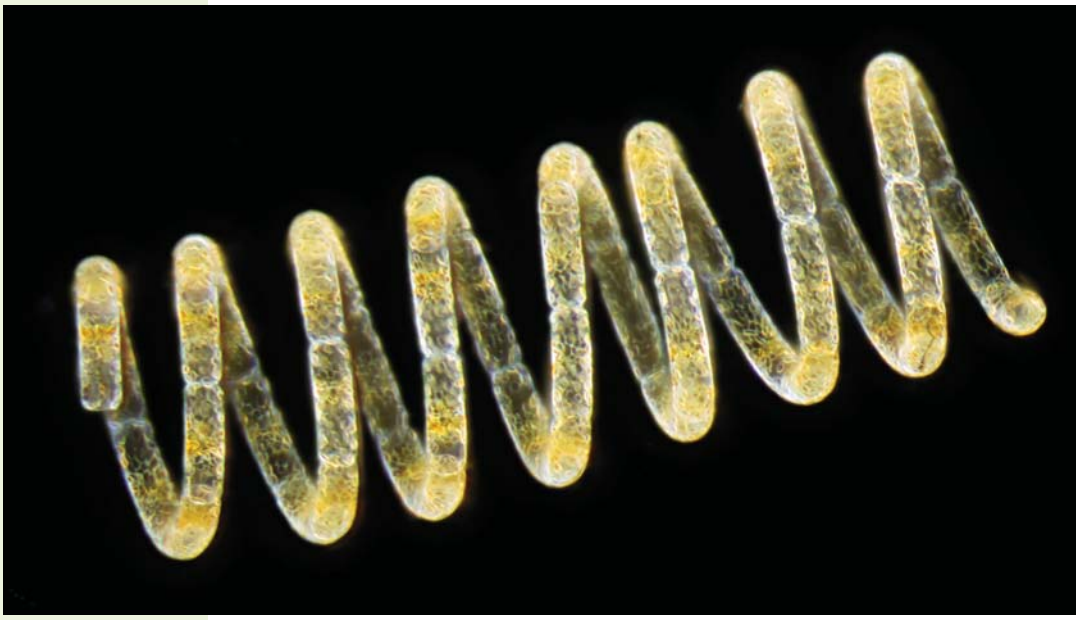


PENSAMIENTO CRÍTICO

1. Imagine que usted descubre un nuevo microorganismo. Después de estudiarlo con cuidado, determina que debe clasificarse en el dominio Archaea. ¿Qué características pudieron conducirlo a tomar esta decisión?
2. ¿En qué forma sería afectada la vida sobre la Tierra si súbitamente se extinguieran todos los procariotas?
3. **CIENCIA, TECNOLOGÍA Y SOCIEDAD.** Los Centros para el Control de Enfermedades (CDC) consideran la resistencia a los antibióticos como uno de los problemas de salud que ejercen más presión en el mundo. ¿Qué factores contribuyen a este problema?
4. **VÍNCULO CON LA EVOLUCIÓN.** ¿En qué forma el uso de antibióticos impone presiones selectivas sobre las bacterias?

CENGAGENOW™ **Preguntas adicionales están disponibles en CengageNOW en www.cengage.com/login.**

26 Protistas



Wim van Egmond/Visuals Unlimited, Inc.

Micrografía óptica (MO) de una diatomea marina. La diatomea ampliamente difundida *Guinardia striata* forma colonias compuestas de cadenas de células en espiral.

CONCEPTOS CLAVE

26.1 Los protistas son un grupo diverso de organismos eucariotas que varían en plan corporal (unicelular, colonia, cenocítico, multicelular), método de motilidad (seudópodos, cilios, flagelos), tipo de nutrición (autótrofos, heterótrofos) y modo de reproducción (asexual, sexual).

26.2 Mucha incertidumbre rodea la evolución eucariota, pero los organelos eucariotas como los cloroplastos probablemente descienden de células engullidas que sobrevivieron y se convirtieron en organelos. La evidencia científica actual apoya la división de los protistas y otros eucariotas (plantas terrestres, hongos y animales) en cinco "supergrupos" informales.

26.3 Los excavados son protistas unicelulares con mitocondrias atípicas enormemente modificadas; obtienen su nombre porque muchas tienen un surco oral profundo, o excavado.

26.4 Los cromalveolados son un supergrupo de protistas diversos que pudieron originarse como resultado de endosimbiosis secundaria en la que una célula ancestral engulló una alga roja.

26.5 Los rizarios son un supergrupo de células ameboides que con frecuencia tienen testas (conchas) a través de las cuales se extienden proyecciones citoplasmáticas; foraminíferos, actinópodos y ciertas amebas sin concha son rizarios.

26.6 Los arqueplástidos incluyen algas rojas, algas verdes y plantas terrestres, todas las cuales tienen plástidos limitados por membranas externas e internas.

26.7 Los unicontos incluyen amebozoos y coanoflagelados, así como hongos y animales.

Los **protistas** son un grupo informal de organismos eucariotas principalmente acuáticos con diversas formas corporales, tipos de reproducción, modos de nutrición y estilo de vida. Los protistas, que incluyen algas, oomicetos, mohos mucilaginosos y protozoarios, son organismos unicelulares, coloniales o multicelulares simples que tienen una organización celular eucariota (vea la fotografía). La palabra *protista*, del griego "lo primerísimo", refleja la idea de que los protistas fueron los primeros eucariotas en evolucionar.

Los protistas son miembros del dominio Eukarya, el tercer dominio en el árbol de la vida. (Recuerde los tres dominios presentados en la figura 23-2). Las células eucariotas son características de los protistas, así como de los complejos organismos multicelulares que pertenecen a los reinos Fungi, Animalia y Plantae. Sin embargo, el tener una estructura celular eucariota diferencia con claridad los protistas de los miembros de los dominios Bacteria y Archaea. Recuerde del capítulo 4 que, a diferencia de las células procariotas, las células eucariotas tienen núcleos y otros organelos encerrados en membrana, como mitocondrias y plástidos, 9 + 2 flagelos, y múltiples cromosomas en los que ADN y proteínas forman un complejo llamado cromatina. La reproducción sexual, la meiosis y la mitosis también son características de los eucariotas.

Hasta recientemente, todos los protistas se clasificaron como el reino Protista, pero esta clasificación fue por defecto: los protistas incluían a cualquier eucariota que no fuera planta terrestre, hongo o animal. Principalmente los datos moleculares recientes, han clarificado muchas relaciones evolutivas entre eucariotas, el reino Protista ya no se reconoce como clado. Aunque se han logrado grandes avances en la comprensión de las relaciones evolutivas entre protistas, muchas relaciones siguen siendo inciertas.

En la actualidad, los biólogos reconocen docenas de taxones protista, que, junto con otros eucariotas, se clasifican en cinco "supergrupos". La consideración de todos los taxones protista está más allá del ámbito de este libro, pero se estudiarán varios ejemplos representativos de cada supergrupo y se proporcionarán elementos de comprensión acerca de cómo pudieron evolucionar tan diversos eucariotas.

26.1 DIVERSIDAD EN LOS PROTISTAS

OBJETIVO DE APRENDIZAJE

1 Discutir en términos generales la diversidad inherente en protistas, incluidos medios de locomoción, modos de nutrición, interacciones con otros organismos, hábitats y modos de reproducción.

Debido a su enorme número, los protistas son cruciales para el equilibrio natural del mundo viviente. Los protistas son una fuente importante de alimento para otros organismos, y los protistas fotosintéticos suministran oxígeno a los ecosistemas acuático y terrestre. Ciertos protistas son económicamente importantes, y otros producen enfermedades devastadoras como la malaria.

El plan corporal varía considerablemente entre protistas. La mayoría de los protistas son **unicelulares**, y cada célula forma un organismo completo capaz de realizar todas las funciones características de la vida. Algunos protistas forman **colonias**, grupos de células débilmente conectadas; algunas son **cenocíticas**, y consisten en una masa multinucleada de citoplasma; y algunas son **multicelulares**, compuestas de muchas células. A diferencia de los animales, plantas y muchos hongos eucariotas, la mayoría de los protistas multicelulares tienen formas corporales relativamente simples sin tejidos especializados.

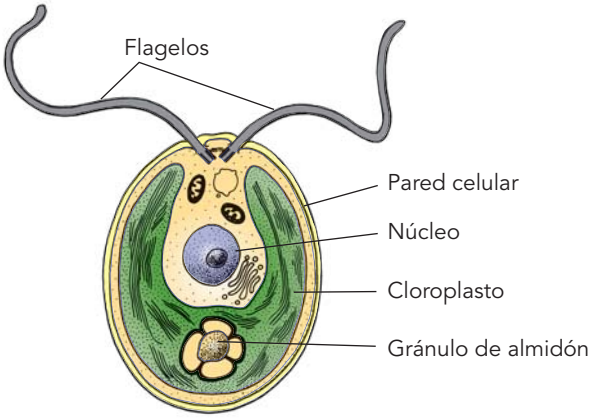
El tamaño y la complejidad estructural no son las únicas características variables de los protistas. Durante el curso de su larga historia evolutiva, los protistas evolucionaron diversidad en sus medios de locomoción, formas de obtener nutrientes, interacciones con otros organismos, hábitats y modos de reproducción.

Los protistas, cuya mayoría son mótiles en algún punto de su ciclo de vida, tienen varios medios de locomoción. Algunos se mueven al empujar extensiones citoplásmicas (*seudópodos*) a lo largo del borde frontal y retraer el citoplasma que arrastran detrás, como hace una ameba. Otros protistas se mueven al flexionar células individuales; al deslizarse sobre superficies; al ondular *cilios*, cortos organelos parecidos a cabellos; o al azotar *flagelos*, largos organelos parecidos a látigos. Algunos protistas tienen dos o más medios de locomoción; por ejemplo, tanto flagelos como seudópodos.

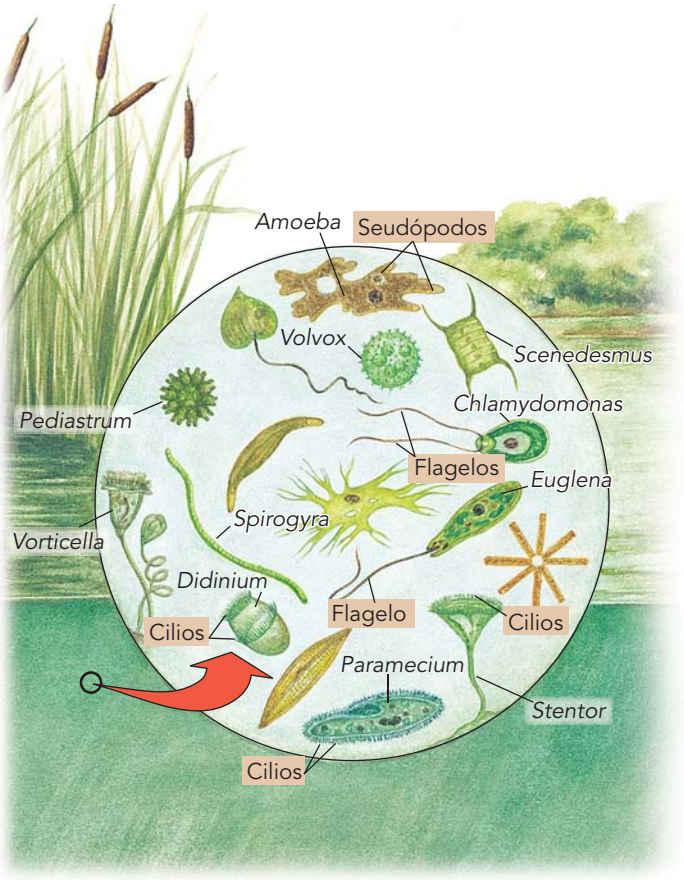
Los métodos de obtención de nutrientes difieren ampliamente entre los protistas. La mayoría de las algas son autótrofas y fotosintéticas como las plantas (**FIGURA 26-1a**). Algunos protistas heterótrofos obtienen sus nutrientes mediante absorción, como los hongos, mientras que otros parecen animales en cuanto a que ingieren alimento. Algunos protistas cambian sus modos de nutrición y son autótrofos en ciertas épocas y heterótrofos en otras.

Aunque muchos protistas son de vida libre, otros forman asociaciones simbióticas estables con organismos no relacionados. Estas asociaciones íntimas varían desde el **mutualismo**, una asociación más o menos igualitaria donde ambos participantes se benefician; al **comensalismo**, donde un participante se beneficia y el otro no resulta afectado; hasta el **parasitismo**, donde un participante (el parásito) vive sobre o en otro (el huésped) y depende metabólicamente de él (vea el capítulo 54). Algunos protistas parásitos son importantes *patógenos* (agentes causantes de enfermedades) de plantas o animales. A lo largo de este capítulo se describirán ejemplos específicos de asociaciones simbióticas que involucran protistas.

La mayoría de los protistas son acuáticos y viven en el océano o en corrientes de agua dulce, lagos y estanques (**FIGURA 26-1b**). Constituyen la mayor parte del **plancton**, los organismos flotantes, con frecuencia



(a) *Chlamydomonas* es un organismo fotosintético con dos flagelos y un cloroplasto con forma de copa.



(b) Los protistas en una gota de agua en un estanque. Se muestran varios modos de locomoción.

FIGURA 26-1 Protistas

microscópicos, que habitan en aguas superficiales y son la base de la red alimenticia en los ecosistemas acuáticos. Otros protistas acuáticos se fijan a rocas u otras superficies en el agua. Incluso los protistas parásitos son acuáticos, porque viven en los ambientes acuosos de los fluidos corporales de otros organismos. Los protistas terrestres están restringidos a lugares húmedos como suelo, grietas en la corteza y mantillo de hojas.

La reproducción es variada entre protistas. Casi todos se reproducen asexualmente, y muchos también se reproducen sexualmente. Sin embargo, la mayoría de los protistas no desarrollan órganos reproductores multicelulares, ni forman embriones de la forma en que hacen organismos más complejos.

Repaso

- ¿Cómo varían los protistas en sus medios para obtener nutrientes?
- ¿Cuáles son algunas de las formas como los protistas interactúan con otros organismos?

26.2 ¿CÓMO EVOLUCIONARON LOS EUCARIOTAS?

OBJETIVOS DE APRENDIZAJE

2 Discutir la hipótesis de endosimbiosis serial y explicar brevemente parte de la evidencia que la apoya.

3 Describir los tipos de datos que usan los biólogos para clasificar eucariotas.

Durante muchos años los biólogos han planteado la hipótesis de que los protistas fueron las primeras células eucariotas y que evolucionaron a partir de procariotas ancestrales. Sin embargo, mientras más se estudian los orígenes eucariotas, más incertidumbre existe. Algo que se puede decir con absoluta certeza es que la evolución de los eucariotas fue un proceso complejo.

Los eucariotas quizá aparecieron en el registro fósil tan temprano como hace 2.2 mil millones de años. Aparte de algunos protistas con conchas duras, como diatomeas y foraminíferos, la mayoría de los protistas antiguos no dejaron muchos fósiles porque sus cuerpos eran demasiado blandos para dejar trazas permanentes. Los estudios evolutivos de los protistas se enfocan principalmente en comparaciones moleculares y estructurales de organismos actuales, que contienen muchas pistas acerca de su historia evolutiva.

Mitocondrias y cloroplastos probablemente se originaron a partir de endosimbiontes

A lo largo de la historia evolutiva, un organismo engulle a otro para beneficio de ambos. De acuerdo con la hipótesis de **endosimbiosis serial**, ciertos organelos eucariotas, particularmente mitocondrias y cloroplastos, surgieron a partir de relaciones simbióticas entre células más grandes y bacterias más pequeñas que se incorporaron y vivieron dentro de ellas. (Puede repasar la endosimbiosis serial en la figura 21-8). Los biólogos celulares plantean la hipótesis de que las mitocondrias se originaron a partir de bacterias aerobias. Estudios de ADN mitocondrial sugieren que se trata de un resto del pasado de la mitocondria, cuando era un organismo independiente. Secuencias de ARN ribosómico (ARNr) de mitocondrias coinciden estrechamente con los ARNr encontrados en bacterias púrpuras, lo que sugiere que las antiguas bacterias púrpuras fueron los ancestros de las mitocondrias.

La evolución de los cloroplastos es más compleja, dado que probablemente hubo varios eventos endosimbióticos (**FIGURA 26-2**). La evidencia molecular apoya la visión de que la incorporación de una antigua cianobacteria dentro de una célula huésped, conocida como *endosimbiosis primaria*, resultó en los cloroplastos de las algas rojas, algas verdes y plantas terrestres de hoy. (La célula huésped era eucariota porque las mitocondrias casi seguramente evolucionaron antes que los cloroplastos). Los biólogos plantean la hipótesis de que estos cloroplastos, que están encerrados por dos membranas externas, más tarde proporcionaron a otros eucariotas sus cloroplastos durante *endosimbiosis secundaria*.

En la evolución eucariota ocurrió con frecuencia endosimbiosis secundaria, como evidencia la presencia de membranas de cloroplasto adicionales. Por ejemplo, *tres* membranas envuelven los cloroplastos de euglenoides y dinoflagelados, y *cuatro* membranas rodean los cloroplastos de diatomeas, algas doradas y algas pardas. Comprender cómo se originaron estas membranas es un aspecto esencial de la endosimbiosis serial, y muchos investigadores estudian el origen de los cloroplastos en diferentes organismos.

Incluso los protistas no fotosintéticos pueden contener reliquias de cloroplasto de eventos endosimbióticos secundarios. Los apicomplejos (protistas como el *Plasmodium*, que causa malaria) tienen un cloroplasto no funcional rodeado por cuatro membranas. Algunos investigadores plantean la hipótesis de que los medicamentos que inhiben los cloroplastos también pueden matar *Plasmodium*. Este cloroplasto no funcional, que probablemente derivó de un dinoflagelado, puede tener cierto potencial médico en el tratamiento de la malaria.

Comienza a surgir un consenso acerca de la clasificación de eucariotas

Los científicos revaloran las relaciones evolutivas entre los eucariotas conforme se vuelve disponible evidencia adicional. Dos tipos de investigación moderna, análisis molecular y estudios ultraestructurales, contribuyen sustancialmente al entendimiento científico de las relaciones filogenéticas entre protistas. Inicialmente, se obtuvieron datos moleculares para el gen que codifica la pequeña subunidad de ARN ribosómico en diferentes eucariotas (SSU ARNr; vea el capítulo 25). Más recientemente, los biólogos compararon otros genes nucleares, muchos de los cuales codifican proteínas, en diferentes taxones de protista.

La **ultraestructura** se refiere a los detalles finos de la estructura celular revelados por microscopia electrónica. En muchos casos, los datos ultraestructurales completan los datos moleculares. La microscopia electrónica revela patrones estructurales similares entre aquellos taxones de protista que la evidencia molecular comparativa sugiere que son **monofiléticos**; esto es, evolucionaron a partir de un ancestro común (véase el capítulo 23). Por ejemplo, los datos moleculares y ultraestructurales sugieren que los oomicetos, diatomeas, algas doradas y algas pardas, son taxones protista que a primera vista parecen compartir pocas características, son un grupo monofilético.

Dada la diversidad en datos ultraestructurales y moleculares de protistas, los biólogos consideran a los protistas como un **grupo parafilético**; esto es, los protistas contienen algunos de los descendientes de un ancestro eucariota común. Los análisis moleculares y ultraestructurales siguen ayudando a los biólogos a clarificar las relaciones entre los varios filos de protistas y entre los protistas y los otros reinos eucariotas.

Los biólogos usan estos datos para desarrollar varios esquemas de clasificación. Un esquema actual, que se adoptó en esta edición, divide los protistas y otros eucariotas (plantas terrestres, hongos y animales) en cinco supergrupos informales (**FIGURA 26-3** y **TABLA 26-1**).

PUNTO CLAVE Los científicos plantean la hipótesis de que los plástidos evolucionaron por endosimbiosis tanto primaria como secundaria.

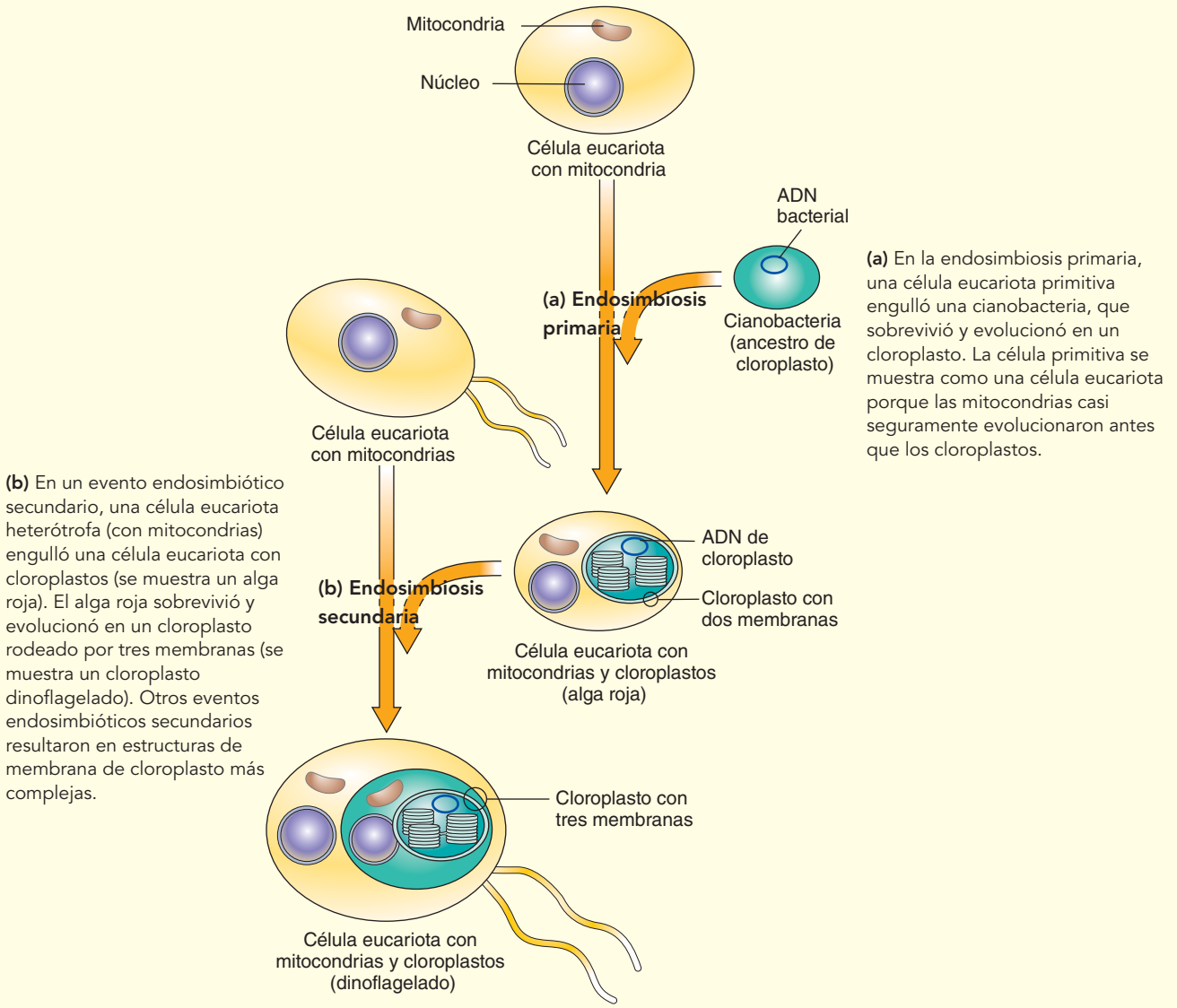


FIGURA 26-2 ***Animada*** **Evolución de cloroplastos mediante endosimbiosis primaria y secundaria**

Este esquema de clasificación es muy diferente de la clasificación eucariota usada en la última edición, y seguramente en futuras ediciones se reportarán más cambios. La ciencia es una labor continua, y el conocimiento actual siempre debe revalorarse a la luz de los nuevos descubrimientos.

Ahora que tiene una comprensión básica de la evolución de los protistas y otros eucariotas, examine los protistas representativos dentro de los cinco supergrupos.

Repaso

- ¿Cómo explica la endosimbiosis serial el origen de los cloroplastos?
- ¿Qué tipos de evidencia científica apoyan la hipótesis de que los protistas son un grupo parafilético?

26.3 EXCAVADOS

OBJETIVO DE APRENDIZAJE

4 Resumir las características básicas de los excavados y distinguir entre diplomonados, parabasálidos y euglenoides.

Los **excavados** son un grupo diverso de protistas unicelulares con flagelos. Estos protistas se llaman así porque muchos tienen un profundo surco oral, o *excavado*. A diferencia de otros protistas, los escavados tienen mitocondrias atípicas, enormemente modificadas. Muchos excavados son endosimbiontes y viven en ambientes anóxicos (sin oxígeno). Estos excavados no realizan respiración aeróbica; obtienen energía por la vía anaeróbica de glucólisis (presuntamente mediante fermentación).

PUNTO CLAVE Revelar las relaciones filogenéticas entre los protistas ha sido difícil, pero se realizan avances. En la actualidad, muchos biólogos clasifican los eucariotas en cinco grupos principales.

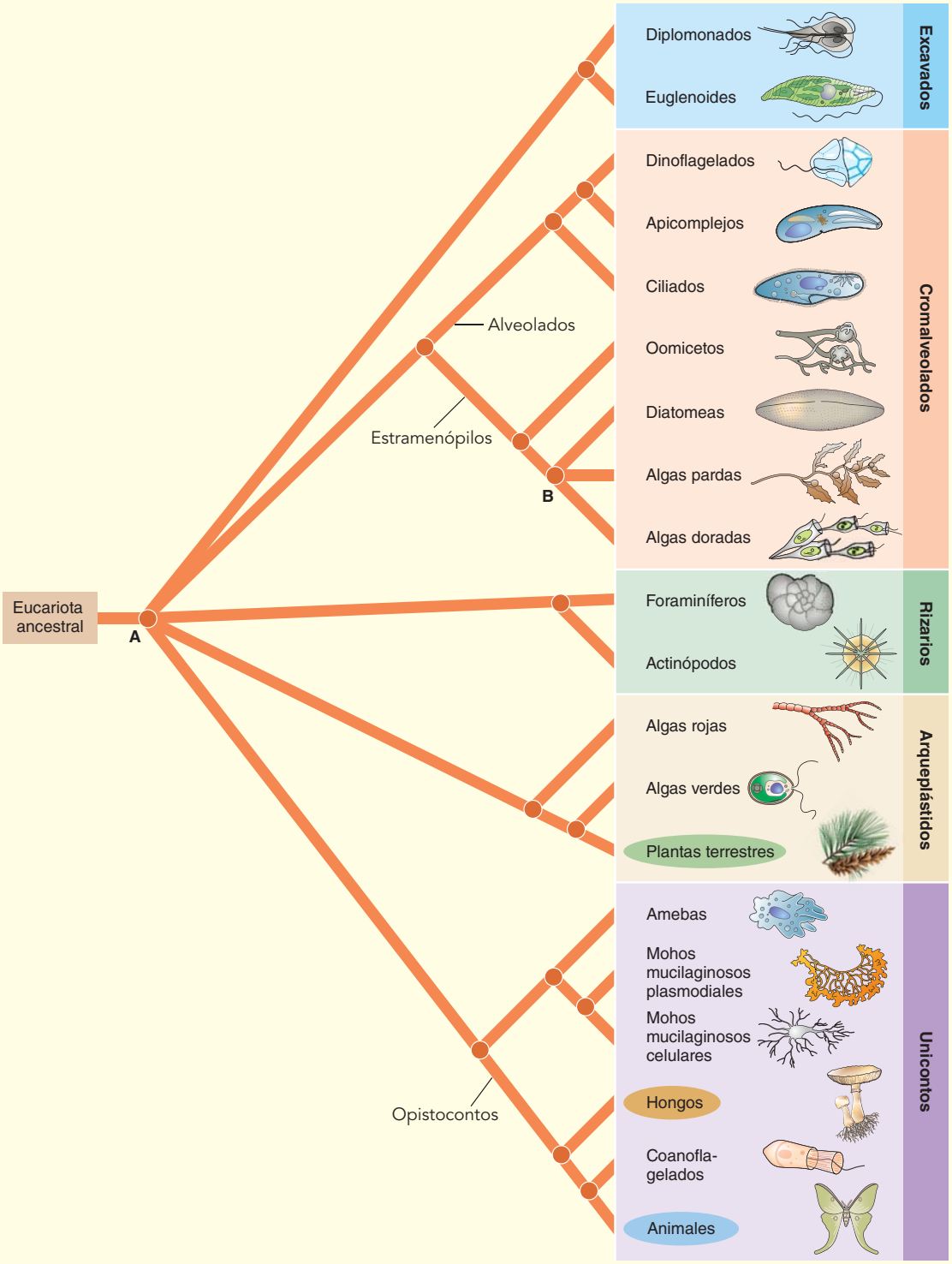
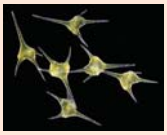
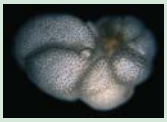
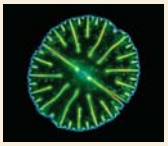
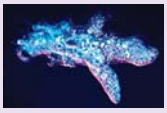


FIGURA 26-3 Relaciones evolutivas entre eucariotas

Este árbol evolutivo presenta una interpretación de las relaciones entre eucariotas, en el que los eucariotas se colocan en cinco "supergrupos". Los organismos dentro de los óvalos representan los reinos eucariotas separados que se estudian en capítulos posteriores. Todos los otros eucariotas se conocen de manera informal como protistas, un grupo parafilético. En el nodo A, los cinco supergrupos se ramifican a partir del mismo punto, lo que indica que el orden de ramificación no está resuelto en este momento. Lo mismo es cierto en el nodo B para las diatomeas, algas pardas y algas doradas. (Con base en Keeling, P. J., "Deep Questions in the Tree of Life," *Science*, vol. 317, 28 de septiembre de 2007).

TABLA 26-1 Clados "protista"

"Supergrupo" eucariota	Clados "protista" representativos	Características principales	Ejemplo específico
Excavados Protistas unicelulares con mitocondrias atípicas enormemente modificadas; bicontos	**Diplomonados y parabasálidos**	Dos o más flagelos; surco oral ventral (alimentación)	*Trichomonas vaginalis*, un parabasálido
	Euglenoides y tripanosomas	Algunos con plástidos; barra cristalina en flagelos	
Cromalveolados Protistas diversos que pudieron originarse como resultado de endosimbiosis secundaria en la que una célula ancestral engulló una alga roja; bicontos	**Alveolados** Dinoflagelados, ciliados, apicomplejos	Alvéolos (vesículas aplanadas) adentro de la membrana plasmática	© Wim van Egmond/ Visuals Unlimited, Inc.  MO de cuerpo oscuro de *Ceratium hirundinella*, un dinoflagelado
	Estramenópilos Oomicetos, diatomeas, algas pardas, algas doradas	La mayoría tienen dos flagelos, uno con pelos; algunos sin flagelos	
Rizarios Células ameboides que con frecuencia tienen testas (conchas); bicontos	**Foraminíferos**	Testas porosas (conchas duras) a través de las cuales se extienden proyecciones citoplasmáticas (seudópodos)	© Wim van Egmond/ Visuals Unlimited, Inc.  MO de cuerpo oscuro de *Cibicides lobatula*, un foraminífero
	Actinópodos	Endoesqueletos (conchas internas) a través de las cuales se extienden axópodos (seudópodos filamentosos)	
Arqueplástidos Plástidos rodeados por membranas exterior e interior; incluyen plantas terrestres; bicontos	**Algas rojas**	Pigmentos cloroplastos incluyen ficoeritrina (pigmento rojo) y ficocianina (pigmento azul)	© Wim van Egmond/ Visuals Unlimited, Inc.  MO de cuerpo oscuro de *Micrasterias thomasiana*, una alga verde
	Algas verdes	Pigmentos cloroplastos idénticos a los de las plantas terrestres	
Unicontos Células que tienen un solo flagelo o son amebas sin flagelos; tienen una fusión genética triple que está ausente en otras eucariotas; incluye animales y hongos	**Amebozoos** Amebas, mohos mucilaginosos plasmodiales, mohos mucilaginosos celulares	Amebas desnudas (sin testas) con seudópodos parecidos a lóbulos	© Michael Abbey/ Visuals Unlimited, Inc.  MO de cuerpo oscuro de *Amoeba proteus*, una ameba
	Opistocontos Coanoflagelados	Sin flagelos o único flagelo posterior en células mótiles	

En la actualidad, los excavados incluyen diplomonados, parabasálidos, euglenoides y tripanosomas. La inclusión de estos organismos en una sola superfamilia está en controversia ya que sus relaciones mutuas son inciertas. Se necesitarán estudios adicionales para determinar si los excavados como se presentan actualmente son un grupo monofilético.

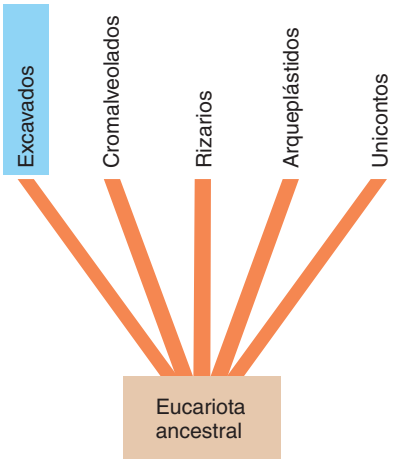
Los diplomonados son pequeños flagelados principalmente parásitos

Los **diplomonados** son excavados que tienen uno o dos núcleos, sin mitocondrias funcionales ni complejo de Golgi, y hasta ocho flagelos. *Giardia* es un parásito diplomonado (**FIGURA 26-4a**). De manera interesante, *Giardia* tiene dos núcleos haploides, cada uno de los cuales contiene una copia completa de genoma de *Giardia*. *Giardia* carece de mitocondrias funcionales, aunque contiene ciertos genes que codifican proteínas asociadas con mitocondrias en otros organismos. *Giardia* también tiene estructuras reducidas un poco semejantes a las mitocondrias. Esta información sugiere a algunos biólogos que un temprano ancestro eucariota de *Giardia* pudo poseer mitocondrias, que de alguna manera se perdieron o redujeron en una época posterior durante su historia evolutiva.

Giardia intestinalis se transporta en el agua y es la mayor causante de diarrea en el mundo. *Giardia* se elimina como quiste resistente en las heces de muchos animales vertebrados. Estos quistes son un contaminante común en el agua potable no tratada. En una infección severa, gran parte de la pared del intestino delgado está recubierta con estos flagelados, que interfieren con la absorción de nutrientes digeridos y causa pérdida de peso, dolor abdominal y diarrea.

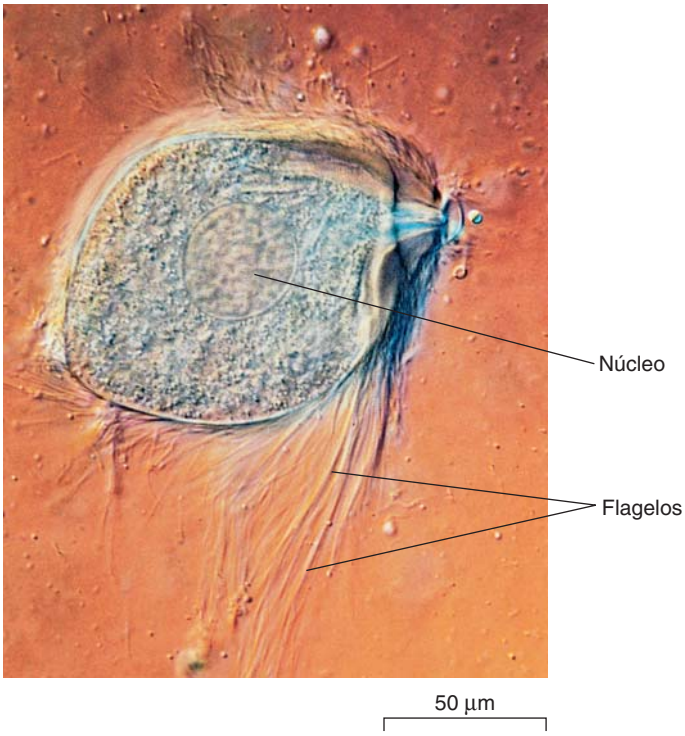
Los parabasálidos son endosimbiontes anaerobios que viven en animales

Los **parabasálidos** son excavados anaerobios flagelados que con frecuencia viven en animales. Triconinfas y tricomonas son ejemplos de parabásalidos. Las **triconinfas**, que tienen cientos de flagelos, viven en



© E. White/Visuals Unlimited, Inc.

(a) Diplomonado. Esta MET coloreada de *Giardia intestinalis*, un diplomonado parásito, revela dos núcleos.



© Michael Abbey/Visuals Unlimited, Inc.

(b) Parabasálido. MO de *Trichonympha*, un parabasálido que vive en el intestino de las termitas y cucarachas comedoras de madera. *Trichonympha* tiene cientos de flagelos.

FIGURA 26-4 Diplomonados y parabasálidos

los intestinos de termitas y cucarachas comedoras de madera (**FIGURA 26-4b**). Las triconinfas ingieren trozos de madera que las termitas o cucarachas comen. Las triconinfas se apoyan en bacterias endosimbióticas para digerir la celulosa de la madera. Los insectos, triconinfas y bacterias obtienen sus nutrientes de esta fuente. Éste es un excelente ejemplo de mutualismo.

La **tricomona** mejor conocida probablemente sea *Trichomonas vaginalis*, que causa tricomoniasis, una enfermedad de transmisión sexual (ETS) curable en humanos (vea la MEB en la tabla 26-1). La tricomoniasis afecta a hombres y mujeres, aunque los síntomas son más obvios en las mujeres. De acuerdo con los Centros para el Control y la Prevención de Enfermedades, alrededor de 7.4 millones de nuevos casos ocurren en Estados Unidos cada año.

Euglenoides y tripanosomas tienen especies tanto de vida libre como parásitas

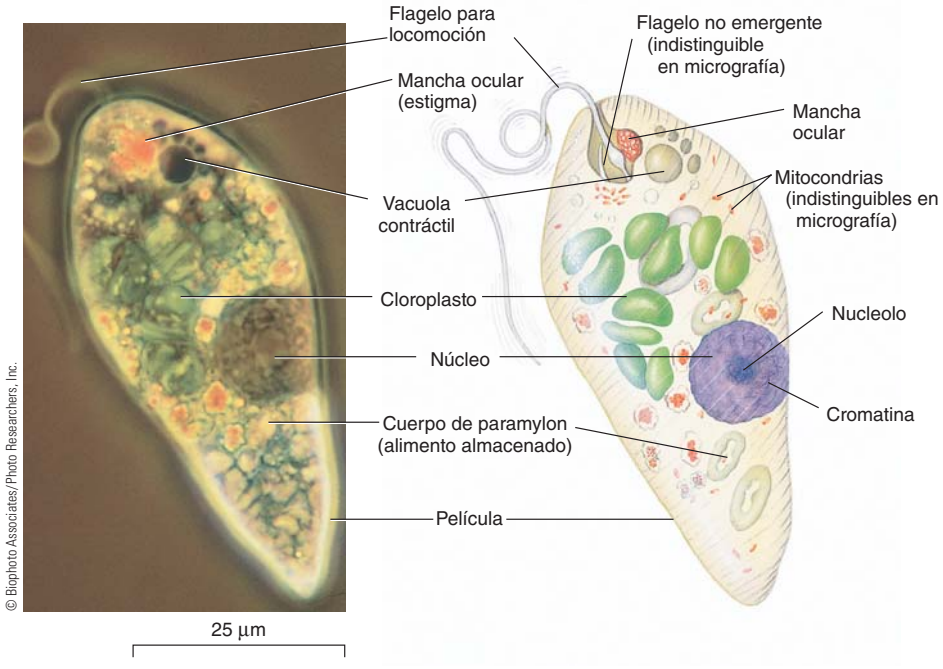
Euglenoides y *tripanosomas* se caracterizan por un flagelo inusual: además del arreglo 9 + 2 de los microtúbulos característicos de todos los flagelos eucariotas, estos excavados tienen una barra cristalina en sus flagelos; se desconoce la función de esta barra. Como otros excavados, euglenoides y tripanosomas también tienen mitocondrias atípicas.

La mayoría de los **euglenoides** son flagelados unicelulares, y alrededor de un tercio de ellos son fotosintéticos (**FIGURAS 26-5a** y **b**). Por lo general tienen dos flagelos: uno largo y con forma de látigo, y otro que frecuentemente es tan corto que no se extiende fuera de la célula. Algunos euglenoides, como *Euglena*, cambian de forma de manera continua conforme se mueven a través del agua, porque sus **películas**, o cubiertas exteriores, son flexibles.

Los euglenoides autótrofos tienen los mismos pigmentos fotosintéticos que tienen las algas verdes y plantas, pero los euglenoides no están cercanamente emparentados con alguno de estos grupos, como se muestra en la figura 26-3. Algunos euglenoides fotosintéticos pierden su clorofila cuando crecen en la oscuridad, y obtienen sus nutrientes de manera heterótrofa, al ingerir materia orgánica. Otros euglenoides siempre carecen de color y son heterótrofos. Algunas especies heterótrofas absorben compuestos orgánicos del agua circundante, mientras que otros engullen bacterias y protistas mediante **fagocitosis**, y digieren la presa dentro de vacuolas alimenticias.

Los **tripanosomas** son excavados con una sola mitocondria que tiene un depósito organizado de ADN llamado **cinetoplasto**. Los tripanosomas no tienen color y muchos son parásitos y causan enfermedades. En los vertebrados, incluidos los humanos, los tripanosomas viven en la sangre. Por ejemplo, *Trypanosoma brucei* es un parásito humano que causa la enfermedad del sueño (tripanosomiasis africana) (**FIGURA 26-5c**). Ésta se transmite por la mordedura de moscas tse-tse infectadas.

FIGURA 26-5 Euglenoides y tripanosomas ▶



© Biophoto Associates/Photo Researchers, Inc.

(a) MO de *Euglena gracilis*, un euglenoide flagelado unicelular.

(b) La película de *Euglena* es flexible y cambia de forma fácilmente. La mancha ocular (estigma) puede blindar un detector de luz en la base del flagelo largo, lo que en consecuencia ayuda a *Euglena* a moverse hacia la luz con una intensidad adecuada.

Los primeros síntomas incluyen ataques recurrentes de fiebre. Más tarde, cuando los tripanosomas invaden el sistema nervioso central, las personas infectadas están letárgicas y tienen dificultad para hablar o caminar. Al menos 50,000 nuevos casos ocurren cada año; si no se trata, la enfermedad del sueño puede causar la muerte.

Repaso

- ¿Qué organelo celular es atípico en los excavados?
- Ofrezca un ejemplo de enfermedad humana causada por cada uno de los siguientes: diplomonados, parabasálidos y tripanosomas.

26.4 CROMALVEOLADOS

OBJETIVOS DE APRENDIZAJE

5 Contrastar los dos grupos principales de cromalveolados: alveolados y estramenópilos.

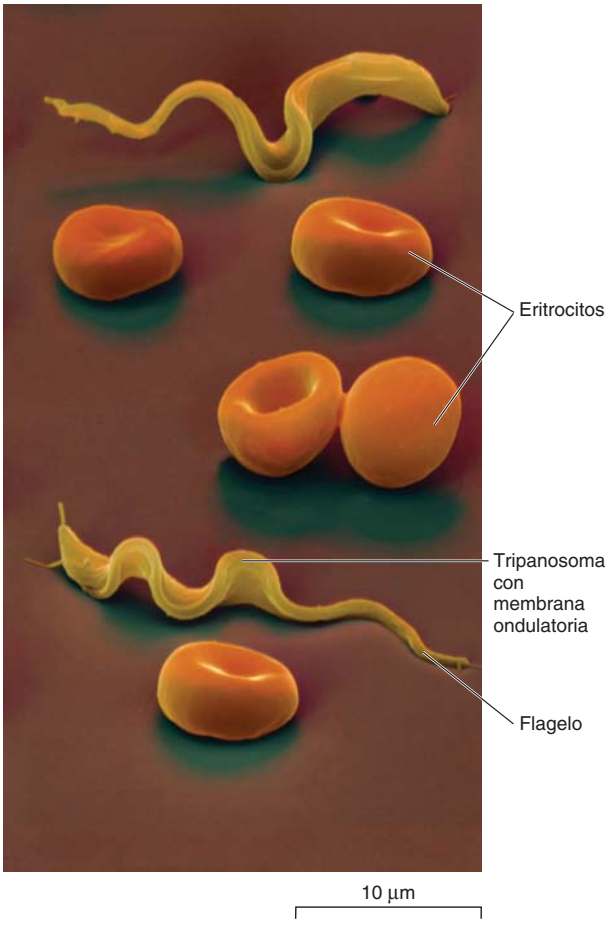
6 Distinguir entre los alveolados: dinoflagelados, apicomplejos y ciliados.

7 Distinguir entre los estramenópilos: oomicetos, diatomeas, algas doradas y algas pardas.

Los **cromalveolados** son un supergrupo compuesto de protistas extremadamente diversos con pocas características compartidas. Los cromalveolados probablemente se originaron como resultado de endosimbiosis secundaria en la que una célula ancestral engulló una alga roja (que en sí misma fue resultado de endosimbiosis primaria). La mayoría de los cromalveolados son fotosintéticos, y la evidencia sugiere que los cromalveolados heterótrofos, como los oomicetos y los ciliados, descendieron de ancestros autótrofos. La clasificación de los cromalveolados como supergrupo monofilético es controversial, porque algunos datos de secuencias de ADN indican que no son monofiléticos. Los cromalveolados se dividen en dos grupos principales, alveolados y estramenópilos.

Las características que unifican a los protistas clasificados como **alveolados** incluyen secuencias de ADN ribosómico similar y **alvéolos**, que son vesículas aplanadas ubicadas en el interior de la membrana plasmática. En algunos alveolados, las vesículas contienen placas de celulosa. Los alveolados incluyen dinoflagelados, apicomplejos y ciliados.

Los **estramenópilos** incluyen oomicetos, diatomeas, algas doradas y algas pardas. A primera vista, los estramenópilos parecen muy diversos como para clasificarse juntos. Sin embargo, la mayoría de los estramenópilos tienen células mótiles con dos flagelos, uno de los cuales tiene pequeñas proyecciones parecidas a cabellos que se extienden desde el eje.

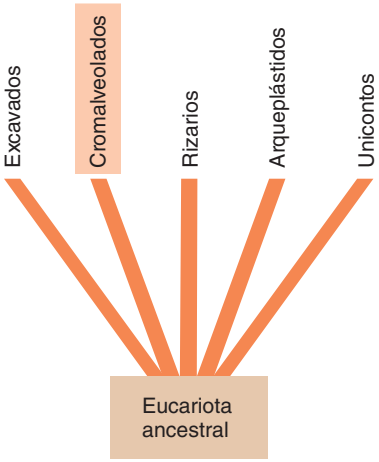


© Eye of Science/Photo Researchers, Inc.

(c) MEB del flagelado *Trypanosoma brucei* entre eritrocitos humanos. *Trypanosoma brucei* causa la enfermedad del sueño en los humanos.

La mayoría de los dinoflagelados son parte del plancton marino

Los **dinoflagelados** por lo general son unicelulares, aunque algunos son coloniales. Sus alvéolos contienen placas de celulosa interconectadas impregnadas con silicatos. El dinoflagelado típico tiene dos flagelos. Un flagelo se enreda alrededor de un surco transversal en el centro de la célula como un cinturón, y el otro yace en un surco longitudinal (perpendicular al surco transversal), y se proyecta detrás de la célula (**FIGURA 26-6a**). La ondulación de estos flagelos impulsa al dinoflagelado a través del agua como una peonza giratoria. De hecho, el nombre se deriva del griego *dinos*, que significa "girar". Muchos dinoflagelados marinos son bioluminiscentes.

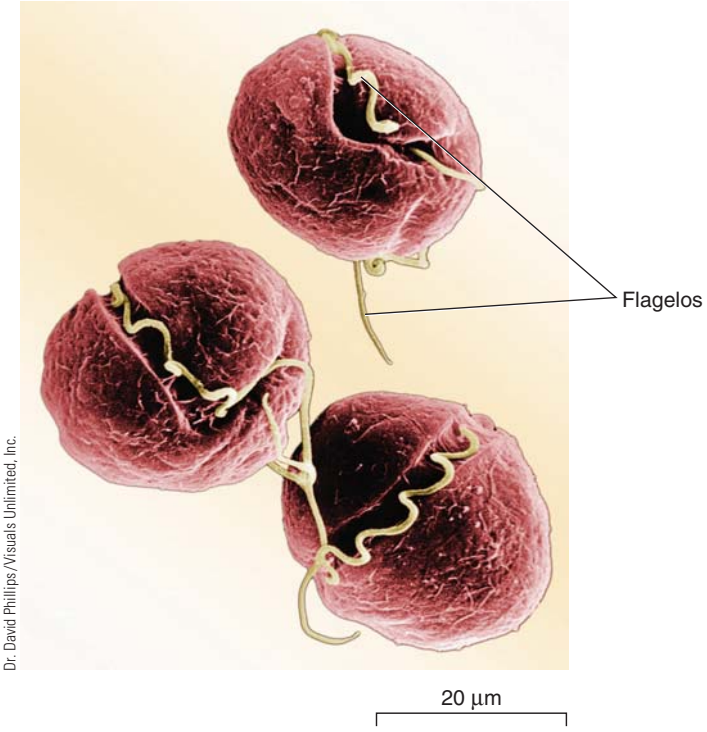


Muchos dinoflagelados son fotosintéticos (vea MO en la tabla 26-1), pero otros son heterótrofos e ingieren otros microorganismos para alimentarse. Algunos dinoflagelados son endosimbiontes que viven en los cuerpos de invertebrados marinos como moluscos, medusas y corales (vea la figura 54-12). Estos dinoflagelados simbióticos, llamados **zooxantelas**, fotosintetizan y proporcionan carbohidratos a sus compañeros invertebrados. Las zooxantelas contribuyen de manera sustancial a la productividad de los arrecifes de coral. Otros dinoflagelados que son endosimbiontes carecen de pigmentos y son parásitos que viven de sus huéspedes.

Ecológicamente, los dinoflagelados son importantes productores en los ecosistemas marinos. Se sabe que algunos dinoflagelados tienen explosiones poblacionales ocasionales, o florecimiento. Estos florecimientos, conocidos como **mareas rojas**, con frecuencia colorean las aguas costeras de anaranjado, rojo o café (**FIGURA 26-6b**). Los florecimientos de dinoflagelados son particularmente comunes en agua cálidas ricas en nutrientes. Algunas especies de dinoflagelados que forman mareas rojas producen una toxina que ataca el sistema nervioso de los peces, lo que conduce a matanzas de peces. En ocasiones, algunas aves mueren después de comer peces contaminados. La investigación también vincula las mareas rojas con las muertes de manatíes y delfines en Florida.

Los apicomplejos son formadores de esporas que parasitan animales

Los **apicomplejos** son un gran grupo de alveolados parásitos formadores de esporas, algunos de los cuales causan enfermedades severas en los humanos. Contienen los restos no pigmentados de un cloroplasto y acaso evolucionaron a partir de dinoflagelados parásitos que vivieron en los intestinos de invertebrados marinos. Los apicomplejos carecen de



Dr. David Phillips/Visuals Unlimited, Inc.

(a) MEB de *Gymnodinium*. Observe los dos flagelos que se ubican en surcos.

Kevin Schafer/Peter Arnold, Inc./Alamy

(b) Marea roja en México. Miles de millones de dinoflagelados producen la turbulencia anaranjada en el agua.

FIGURA 26-6 Dinoflagelados

estructuras específicas para locomoción (cilios, flagelos o seudópodos) y se mueven mediante flexión.

Los apicomplejos tienen un *complejo apical* de microtúbulos que fijan el parásito a su célula huésped; el complejo apical es visible sólo usando microscopia electrónica. En alguna etapa en su ciclo de vida, los apicomplejos producen **esporozoítos**, pequeños agentes infecciosos transmitidos a su siguiente huésped. Muchos apicomplejos pasan parte de su complejo ciclo de vida en especies huésped y parte en una especie huésped diferente.

La malaria es causada por un apicomplejo (**FIGURA 26-7**). De acuerdo con la Organización Mundial de la Salud, aproximadamente 250 millones de personas en la actualidad tienen malaria, y alrededor de 800,000 personas, sobre todo niños de países en desarrollo, mueren de la enfermedad cada año. Aunque durante siglos los escritos chinos, griegos, árabes y romanos describieron la enfermedad, la causa y modo de transmisión no se identificaron sino hasta finales del siglo XIX. El científico británico Ronald Ross recibió el Premio Nobel en 1902 por su papel en explicar el ciclo de vida de *Plasmodium*, el apicomplejo que causa malaria.

La malaria de hoy es recurrente en muchos países donde estaba bajo control durante décadas. Los métodos de control anteriores, medicamentos antimalaria y pesticidas, han perdido mucha de su efectividad. La cloroquina y muchos otros medicamentos antimalaria se toman de manera profiláctica para evitar la enfermedad, pero *Plasmodium* adquirió resistencia a muchos de ellos. Más aún: los mosquitos adquirieron resistencia a muchos pesticidas. En la actualidad, investigadores ponen a prueba nuevos medicamentos antimalaria y muchas vacunas posibles contra la enfermedad. La secuenciación del genoma de *P. falciparum* y el mosquito *Anopheles* puede conducir a nuevos diagnósticos, medicamentos y vacunas.

PUNTO CLAVE ***Plasmodium*, un apicomplejo que es el causante de la malaria, vive en dos huéspedes, mosquitos y humanos.**

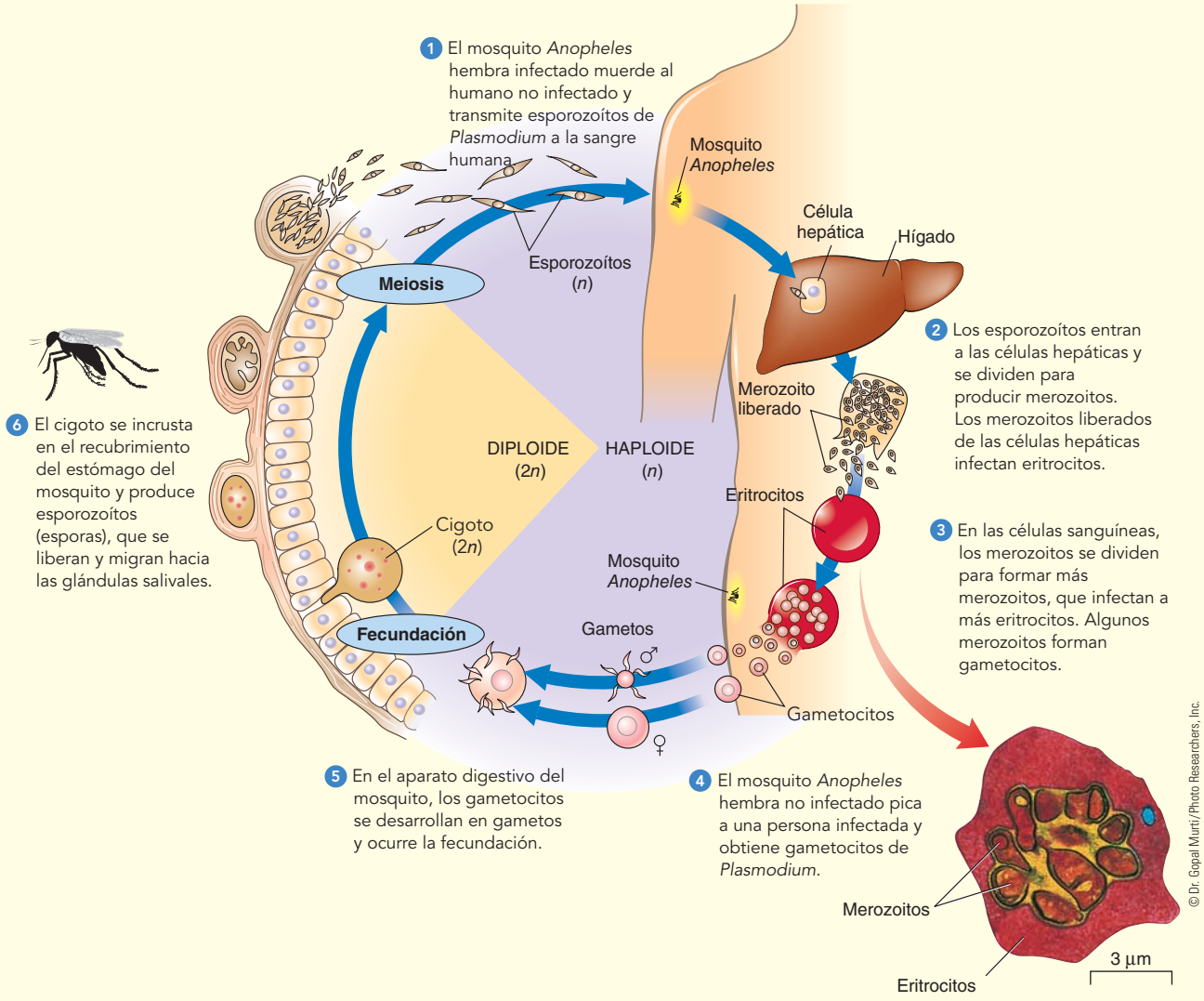


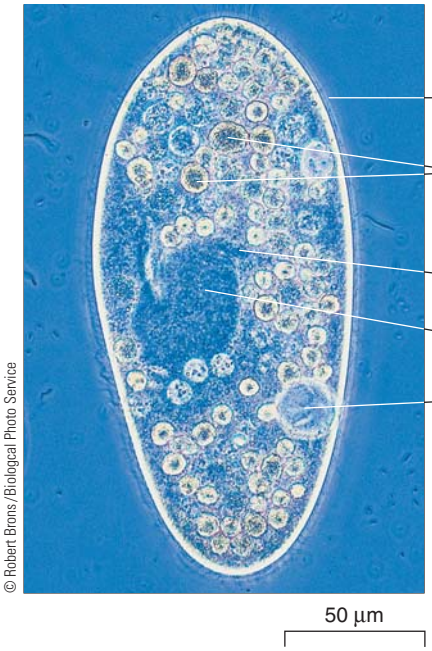
FIGURA 26-7 ***Animada*** **Ciclo de vida de *Plasmodium*, el agente causante de la malaria**
La figura muestra una MET de un eritrocito humano lleno con merozoitos.

Los ciliados usan cilios para locomoción

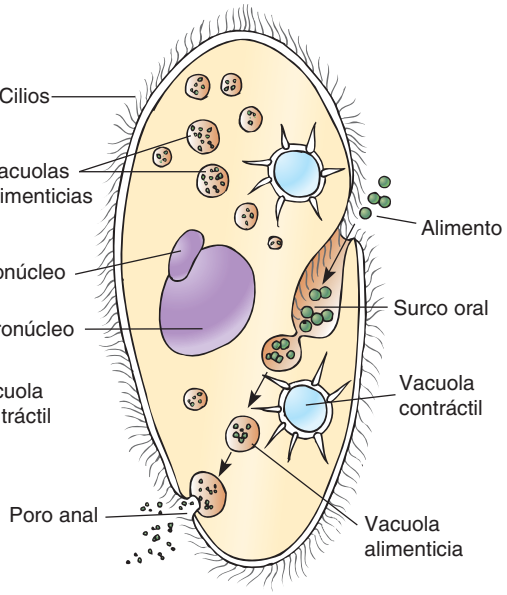
Los **ciliados** están entre las células eucariotas más complejas. Estos alveolados unicelulares tienen una película que les brinda una forma definitiva pero variable. En *Paramecium*, la superficie de las células está cubierta con muchos miles de finos **cilios** cortos con forma de cabello que se extienden a través de poros en la película para facilitar el movimiento (**FIGURAS 26-8a** y **b**; vea también la figura 4-4c). Los cilios se baten con una coordinación tan precisa que el organismo puede retroceder y dar la vuelta, así como moverse hacia adelante.

No todos los ciliados son mótiles. Algunas formas sésiles tienen tallos, y otros, aunque son capaces de nadar un poco, es más probable que permanezcan unidos a una roca u otra superficie en un punto. Sus cilios generan corrientes de agua que les atraen alimentos.

Los ciliados difieren de otros protistas en que tienen dos tipos de núcleos: uno o más pequeños **micronúcleos** diploides que funcionan en la reproducción; y un **macronúcleo** poliploide más largo que controla el metabolismo y el crecimiento celulares. La mayoría de los ciliados son capaces de un proceso sexual llamado **conjugación**, en el que dos individuos se acercan e intercambian material genético

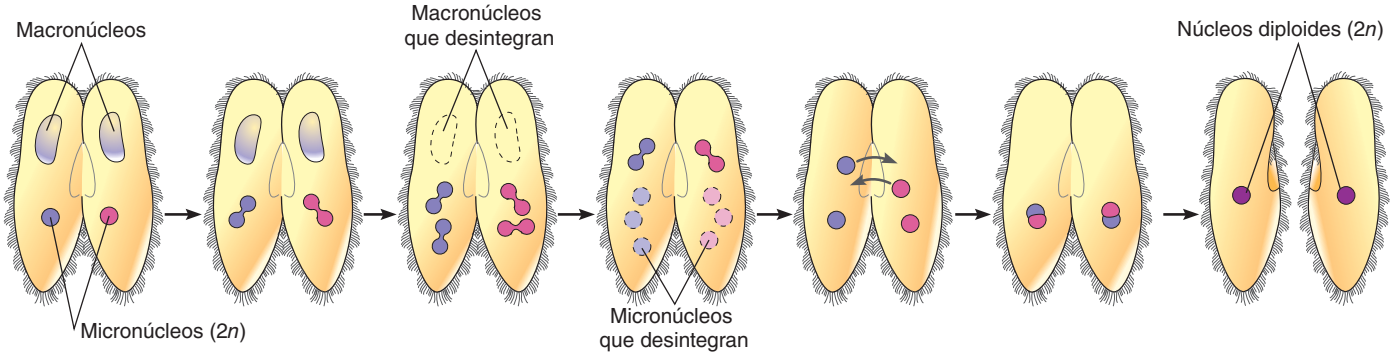


© Robert Brons/Biological Photo Service



(a) Observe la compleja estructura celular en esta MO de contraste de fase de *Paramecium*, un ciliado de agua dulce. Como muchos ciliados, *Paramecium* tiene múltiples núcleos: un macronúcleo y uno o más micronúcleos más pequeños.

(b) Partículas de alimento se barren hacia el surco oral ciliado de *Paramecium* y se incorporan en vacuolas alimenticias. Lisosomas se fusionan con las vacuolas alimenticias, y el alimento se digiere y absorbe; los desechos no digeridos se eliminan a través del poro anal.



1. Dos individuos sexualmente compatibles se unen en superficies orales.
2. Primera división meiótica en cada célula.
3. Segunda división meiótica en cada célula.
4. Un micronúcleo haploide se divide por mitosis; otros se desintegran.
5. Cada célula en conjugación intercambia un micronúcleo.
6. Fusión de micronúcleos haploides.
7. Células separadas.

(c) Conjugación en *Paramecium caudatum*.

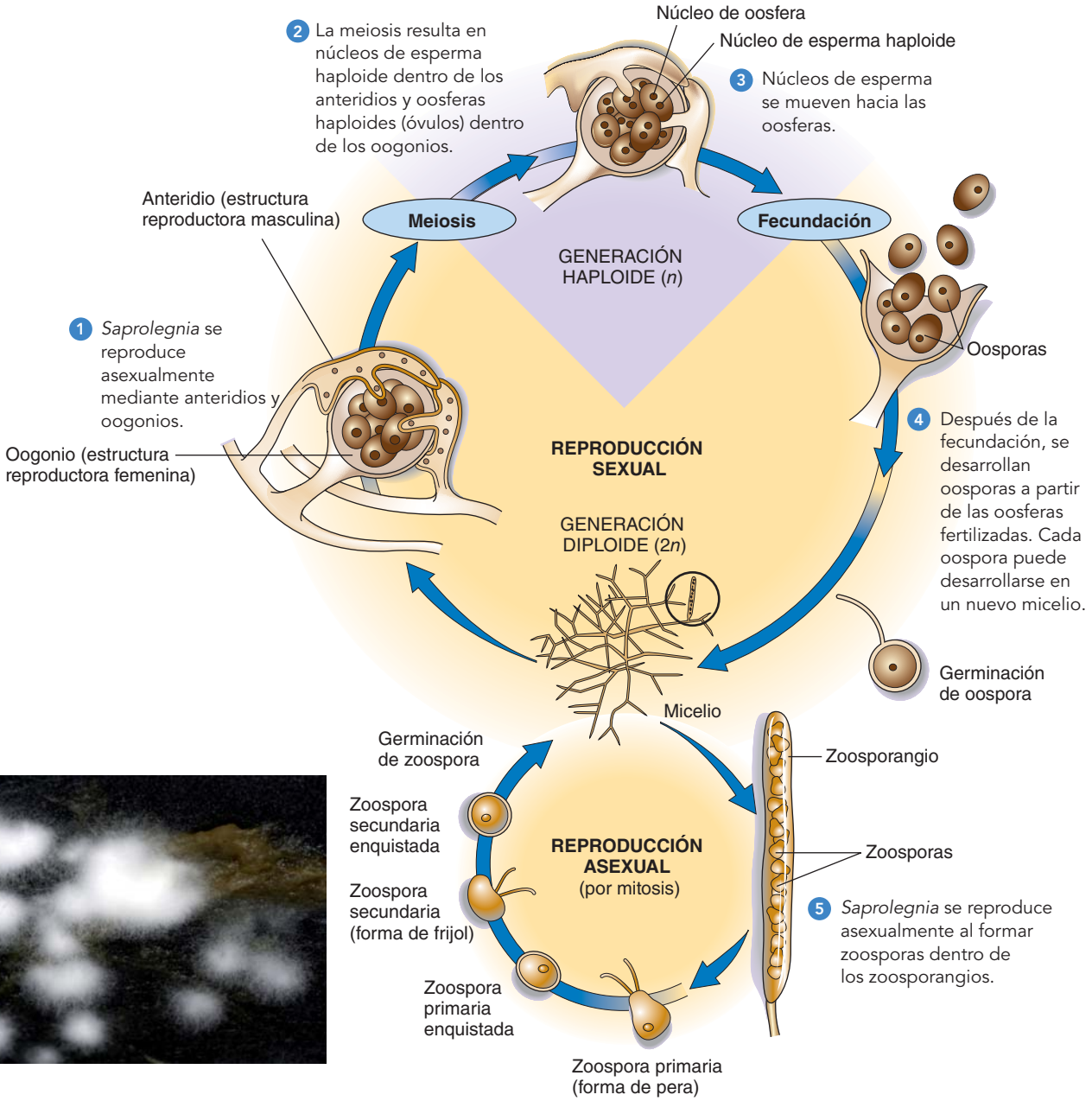
FIGURA 26-8 Ciliados

(**FIGURA 26-8c**). La conjugación resulta en dos células "nuevas" que son genéticamente idénticas entre ellas, pero diferentes de lo que eran antes de la conjugación. Después de ésta no es necesario que sigan inmediatamente mitosis y división celular. Por lo general, los ciliados se dividen de modo perpendicular a su eje longitudinal.

Los oomicetos producen células reproductoras biflageladas

Los **oomicetos** alguna vez se clasificaron como hongos debido a su parecido superficial. Tanto oomicetos como hongos tienen un cuerpo llamado **micelio**, que crece sobre material orgánico, al que digieren y luego absorben los nutrientes predigeridos (**FIGURA 26-9**). Las **hifas** con forma de hilo que constituyen el micelio en los oomicetos son cenocíticos, lo que significa que no tienen paredes cruzadas, y el cuerpo de estos estramenópilos consiste en una sola célula multinucleada. Las paredes celulares de los oomicetos están compuestos de celulosa (como en las plantas), quitina (como en los hongos) o ambos.

Cuando el alimento es abundante y las condiciones ambientales son favorables, los oomicetos se reproducen asexualmente. Una punta hifal se hincha y se forma una pared transversal, que separa la punta hifal del resto del micelio. Dentro de esta estructura, llamada **zoosporangio**, se forman zoosporas biflageladas, cada una de las cuales se balancea, aterriza y enquista, y eventualmente se desarrolla en un nuevo micelio. Cuando las condiciones ambientales empeoran, los oomicetos inician reproducción sexual. Después de la fusión de los núcleos macho y hembra, a partir de las oosferas (gametos femeninos) se desarrollan **oosporas** de pared gruesa. Con frecuencia, los oomicetos pasan el invierno como oosporas.



© Collpicto/Shutterstock

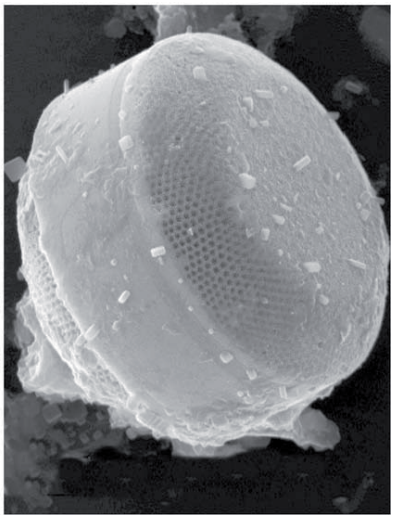
Micelio.

FIGURA 26-9 Oomicetos

Ciclo de vida de *Saprolegnia*, un oomiceto. *Inserto:* Un micelio de *Saprolegnia* radia desde un insecto muerto.

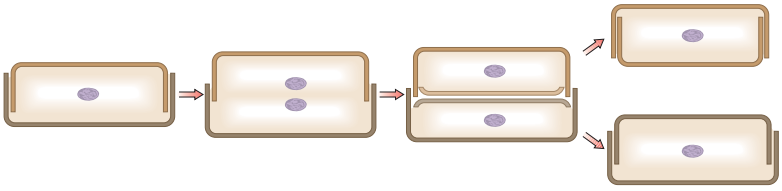
Algunos oomicetos tienen un importante papel en la historia humana. Por ejemplo, la hambruna irlandesa de las papas del siglo XIX fue precipitada por el oomiceto *Phytophthora infestans*, que causa tizón tardío (mildiú) de las papas. (El género *Phytophthora* se llama así por las palabras griegas que significan "destrucción de planta"). Durante muchos veranos lluviosos y templados en Irlanda durante la década de 1840, el oomiceto se multiplicó sin control, e hizo que los tubérculos de la papa se pudrieran en los campos. Puesto que las papas eran el artículo básico en la dieta de los campesinos irlandeses, hasta un millón de personas murió de hambre. La hambruna desencadenó una migración masiva desde Irlanda hacia Estados Unidos y otros países.

Un pariente cercano del oomiceto de mildiú, *P. ramorum*, provoca muerte súbita de robles, que está aniquilando bosques de roble en varios estados occidentales. Los patólogos de plantas están preocupados de que la enfermedad pueda extenderse hacia los bosques del medio oeste y del este. Este oomiceto particular también ataca secuoyas, abetos de Douglas, laureles, arces y muchas otras especies vegetales, pero la mayoría sólo tienen infecciones en ramas y hojas, no la rápida muerte que se observa en los robles.



© Gazanie/Dreamstime

(a) MEB de una diatomea unicelular. Observe la sorprendente concha que contiene sílice.



(b) Reproducción asexual en diatomeas. Después de la división celular, cada nueva célula conserva la mitad de la concha original. La mitad recientemente sintetizada de la concha siempre encaja adentro de la mitad original. Como resultado, una de las nuevas células es ligeramente menor.

FIGURA 26-10 Diatomeas

Las diatomeas tienen conchas compuestas de dos partes

La mayoría de las **diatomeas** son estramenópilos unicelulares, aunque algunas existen como colonias (véase la figura de apertura del capítulo). La pared celular de cada diatomea consiste en dos conchas que traslapan donde encajan, en forma muy parecida a una caja de Petri. En la concha se deposita sílice, y este material parecido al vidrio se deposita en patrones intrincados (**FIGURA 26-10a**). Existen dos grupos básicos de diatomeas: las que tienen simetría radial (con forma de rueda) y las que tienen simetría bilateral (con forma de bote o de aguja). Aunque algunas diatomeas son parte del **plancton** flotante, otras viven en rocas y sedimentos, donde se mueven mediante deslizamiento. Este movimiento de deslizamiento se facilita mediante la secreción de un material viscoso desde un pequeño surco a lo largo de la concha.

Las diatomeas con mucha frecuencia se reproducen asexualmente mediante mitosis. Cuando una diatomea se divide, las dos mitades de su concha se separan, y cada una se convierte en la mitad más grande de la concha de una nueva diatomea (**FIGURA 26-10b**). Dado que la concha vítrea no puede crecer, algunas células de diatomea progresivamente se vuelven más pequeñas con cada generación sucesiva. Cuando una diatomea alcanza una fracción de su tamaño original, ocurre reproducción sexual, con la producción de gametos sin concha. La reproducción sexual restaura la diatomea a su tamaño original porque el *cigoto* resultante, una célula $2n$ que es fruto de la fusión de n gametos, crece de manera sustancial antes de producir una nueva concha.

Las diatomeas son comunes en agua dulce, pero son abundantes de manera especial en agua oceánica relativamente fresca. Tienen importancia ecológica pues son grandes productoras en los ecosistemas acuáticos. Al menos una especie es tóxica y se vincula con el envenenamiento de mariscos, encalle de mamíferos marinos y la muerte de leones marinos a lo largo de la costa central de California.

Cuando las diatomeas mueren, sus conchas caen en pedazos al fondo marino y se acumulan en capas que finalmente se convierten en roca sedimentaria. Después de millones de años, el alzamiento geológico expuso algunos de estos depósitos en tierra. Llamada *tierra de diatomeas* (o *diatomita*) estos depósitos se minan y usan para materiales de filtrado, aislamiento e insonorización. Como agente de filtrado, la diatomita se usa para refinar azúcar bruta y para procesar aceites vegetales. Debido a sus propiedades abrasivas, la diatomita es un ingrediente común en polvos para limpieza y pulidores de metales; ya no se agrega a la mayoría de los dentífricos porque es muy abrasivo para el esmalte dental. Las conchas de diatomea intrincadamente detalladas se usan con frecuencia para poner a prueba resoluciones de microscopio inferiores a 1 μm.

Las algas pardas son estramenópilos multicelulares

Las **algas pardas** son las más largas y más complejas de todas las algas conocidas comúnmente como macroalgas. Todas las algas pardas son multicelulares y varían en tamaño de algunos centímetros (alrededor de 2.5) hasta 75 m. Sus formas corporales son filamentos ramificados; penachos; "sogas" carnosas; o gruesas ramas aplanadas. Las algas pardas más grandes, llamadas *kelp*, tienen una apariencia dura y coriácea.

Muchos kelp tienen **láminas** en las que ocurre la mayor parte de la fotosíntesis, **estipes** parecidos a tallos y **rizoides** de anclaje parecidas a raíces (**FIGURA 26-11a**). Con frecuencia tienen *vejigas* llenas con gas que ofrecen flotabilidad. (Láminas, estipes y rizoides de las algas pardas no son homólo-

© J. R. Waaland/Biological Photo Service

(a) La *Laminaria* está ampliamente distribuida sobre las costas rocosas de mares templados y polares. Crece hasta 2 m.

© Gregory Ochocki/Photo Researchers, Inc.

(b) Un lecho de kelp (*Macrocystis pyrifera*) es ecológicamente importante para los organismos acuáticos, incluido el león marino que aquí se muestra. Fotografiado en la costa de California.

FIGURA 26-11 Algas pardas

gas a las hojas, tallos y raíces de las plantas. Algas pardas y plantas surgieron de diferentes ancestros unicelulares, como se muestra en la figura 26-3).

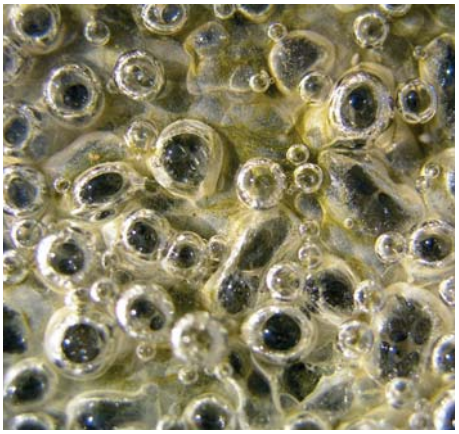
La reproducción es variada y compleja en las algas pardas. Sus células reproductoras, tanto zoosporas asexuales como gametos sexuales, por lo general son biflagelados. La mayoría tiene un ciclo de vida que muestra **alternancia de generaciones**, en la que pasan parte de su vida como organismos haploides multicelulares y parte como organismos diploides multicelulares (vea la figura 10-19c).

Las algas pardas tienen importancia comercial por varias razones. Sus paredes celulares contienen un polisacárido llamado *algina* que se cosecha de kelp como *Macrocystis* y se usa como agente espesante y estabilizador en helados, dentífricos, crema de afeitar, aerosol para el cabello y loción de manos. Las algas pardas son un importante alimento humano, en particular en el este de Asia, y son una rica fuente de ciertas vitaminas y minerales, como el yodo.

Las algas pardas son comunes en aguas marinas más frías, en especial a lo largo de las costas rocosas, donde viven principalmente en la zona entre mareas o aguas relativamente poco profundas. El kelp forma extensos "bosques" submarinos, o lechos de kelp (**FIGURA 26-11b**). Son esenciales en dicho ecosistema como importantes productores de alimentos, y ofrecen hábitat para muchos invertebrados marinos, peces y mamíferos. La diversidad de vida que soportan los lechos de kelp rivaliza con la encontrada en los arrecifes de coral.

La mayoría de las algas doradas son biflagelados unicelulares

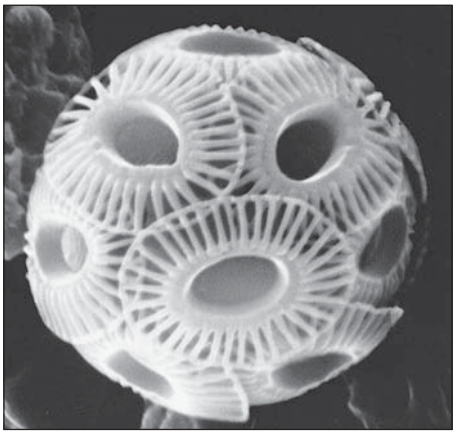
Las **algas doradas** se encuentran en ambientes tanto de agua dulce como marinos. La mayoría de las especies son organismos unicelulares biflagelados, aunque algunos son coloniales (**FIGURA 26-12a**). Algunos de estos



© Jadedme/Dreamstime

10 μm

(a) MO de una colonia de algas doradas (*Synura*) encontrada en lagos de agua dulce y estanques.



Dr. Elizabeth Venrick/Scripps Institution of Oceanography

1 μm

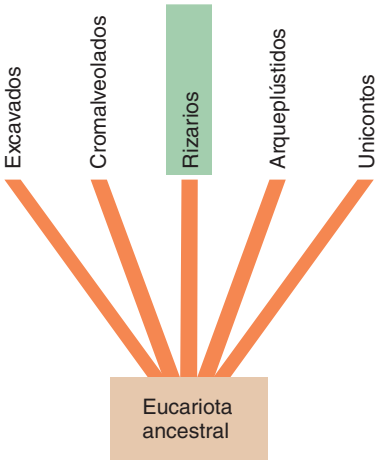
(b) MEB de un cocolitofórido (*Emiliania huxleyi*). Observe el traslape de escamas de carbonato de calcio.

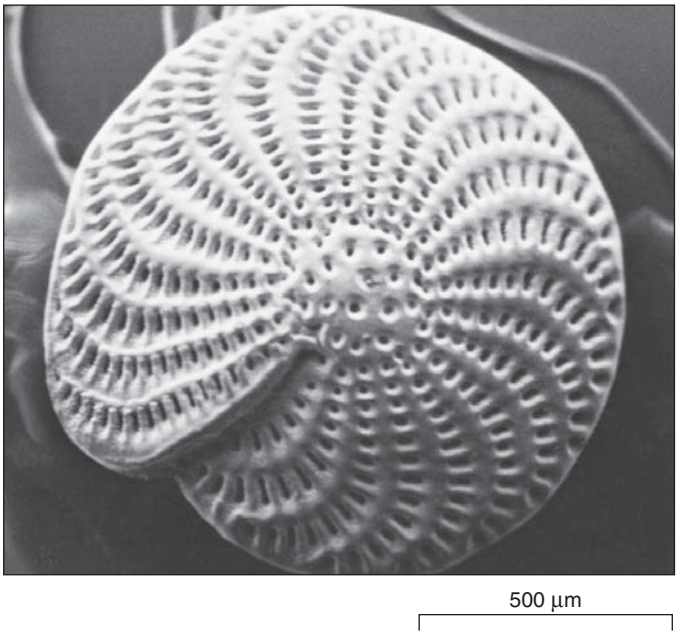
FIGURA 26-12 Algas doradas

estramenópilos carecen de flagelos y son similares en apariencia a las amebas, excepto en que las algas doradas contienen cloroplastos. Pequeñas escamas o de sílice o de carbonato de calcio pueden cubrir las células. La reproducción en las algas doradas es principalmente asexual e involucra la producción de esporas mótiles biflageladas llamadas **zoosporas**.

La mayoría de las algas doradas son fotosintéticas, y la composición de pigmento de las algas doradas les brinda un color dorado o café dorado. Algunas especies ingieren bacterias y otras partículas para alimentarse. Ecológicamente, las algas doradas son importantes productores en ambientes marinos. Componen una porción significativa del **nanoplancton** del océano, algas extremadamente diminutas (2 μm a 10 μm) que son grandes productores debido a su gran abundancia.

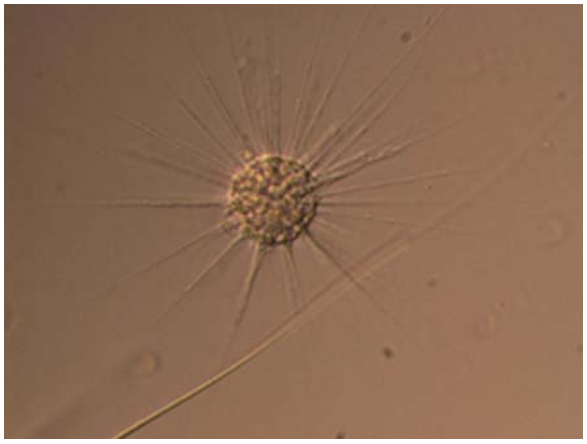
Existe controversia en torno a la clasificación de las algas doradas. Algunos biólogos colocan diatomeas y algas doradas en un solo filo, mientras que otros clasifican ambos grupos como algas pardas. En el otro extremo, algunos biólogos dividen las algas doradas en dos filos al colocar muchas de las especies marinas, como los **cocolitofóridos** (**FIGURA 26-12b**), en un filo separado.





Biophoto Associates

(a) MEB de una testa foraminífera. Observe los poros a través de los cuales se proyecta citoplasma.



© Cortesía M. Reyes-Santos Laboratorio de Protozoología, Facultad de Ciencias, UNAM/México

(b) MO de un actinópodo viviente no identificado proveniente del mar Rojo. Muchos axópodos delgados se proyectan de la célula. La concha no es visible porque es un endoesqueleto y el citoplasma lo cubre por todas partes.

FIGURA 26-13 Rizarios

Repaso

- ¿Cuáles son los dos grupos principales de cromalveolados? ¿Cuáles son sus características distintivas?
- ¿Por qué algunos biólogos consideran que los apicomplejos descendieron de los dinoflagelados?
- ¿Cuál oomiceto influyó en la historia humana? Explique su respuesta.
- ¿Cuál es la importancia ecológica de las diatomeas? ¿De las algas pardas?

26.5 RIZARIOS

OBJETIVO DE APRENDIZAJE

8 Describir los foraminíferos y los actinópodos, y explicar por qué muchos biólogos los clasifican en el supergrupo rizario.

Los **rizarios** son un supergrupo diverso de células ameboides que con frecuencia tienen conchas externas duras, llamadas **testas**, a través de las cuales se extienden proyecciones citoplásmicas. Las proyecciones citoplásmicas parecidas a hilos sugieren el nombre *rizario*, del griego *rhiza*, que significa "raíz". Foraminíferos y actinópodos son rizarios, así como ciertas amebas sin concha. Sin embargo, no todas las amebas son rizarios, y muchas especies de amebas están más cercanamente emparentadas con otros clados eucariotas. La evidencia molecular actual indica que el supergrupo rizario es monofilético.

Los foraminíferos extienden proyecciones citoplásmicas que forman una red interconectada con forma de hilo

Casi todos los **foraminíferos** son rizarios marinos que producen testas elaboradas (**FIGURA 26-13a**; vea también la MO en la tabla 26-1). El océano contiene enorme cantidad de foraminíferos, que secretan testas calcáreas de muchas cámaras, con poros a través de los cuales se extienden proyecciones citoplásmicas. (*Foraminífera* se deriva del latín para "que tiene aberturas"). Las proyecciones citoplásmicas forman una pegajosa red interconectada que atrapa a las presas. Muchos foraminíferos contienen algas unicelulares endosimbiontes (algas verdes, algas rojas o diato-

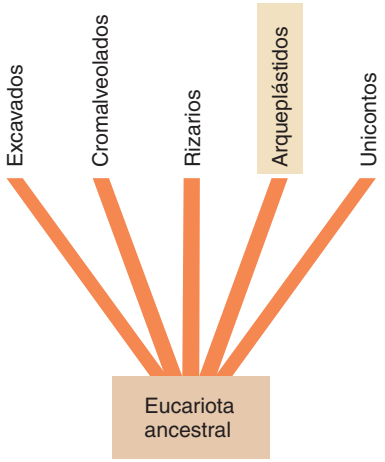
meas) que proporcionan alimento mediante fotosíntesis. Muchas especies foraminíferas viven en el fondo marino, pero otras son parte del plancton.

Los foraminíferos muertos se acumulan en el fondo del océano, donde sus testas forman un légamo grisáceo que gradualmente se transforma en tiza. Con el alzamiento geológico, estas formaciones de tiza se vuelven parte del terreno, por ejemplo, los Riscos Blancos de Dover, en Inglaterra. (Los Riscos Blancos de Dover son los restos de varios organismos carbonatados, no sólo foraminíferos). Puesto que las testas de los foraminíferos con frecuencia aparecen en capas de roca que cubren depósitos de petróleo, los geólogos que exploran por petróleo buscan testas foraminíferas en estratos de roca. Los foraminíferos están bien preservados en el registro fósil, y los biólogos usan algunos como **fósiles índice**, marcadores para ayudar a identificar antiguas capas de roca sedimentaria (vea el capítulo 18).

Los actinópodos proyectan axópodos delgados

Los **actinópodos** son principalmente rizarios de plancton marino con largas proyecciones citoplásmicas filamentosas llamadas **axópodos** que sobresalen a través de poros en sus conchas (**FIGURA 26-13b**). Un cúmulo de microtúbulos da fortaleza a cada axópodo. Las algas unicelulares y otras presas quedan atrapadas en estos axópodos y se engullen afuera del cuerpo principal del actinópodo; chorros citoplásmicos llevan la presa adentro del cuerpo. Muchos actinópodos contienen algas endosimbiontes que les brindan los productos de la fotosíntesis.

Algunos actinópodos, llamados **radiolarios**, segregan elaboradas y hermosas conchas vidriosas hechas de sílice. Los radiolarios son un importante constituyente del plancton marino. Cuando los radiolarios y otros actinópodos mueren, sus conchas se asientan y convierten en cieno (sedimento) que puede tener varios metros de espesor sobre el fondo marino.



Repaso

- ¿Por qué foraminíferos y actinópodos se clasifican como rizarios?
- ¿Qué característica indica el término *rizario* acerca de foraminíferos y actinópodos?

26.6 ARQUEPLÁSTIDOS

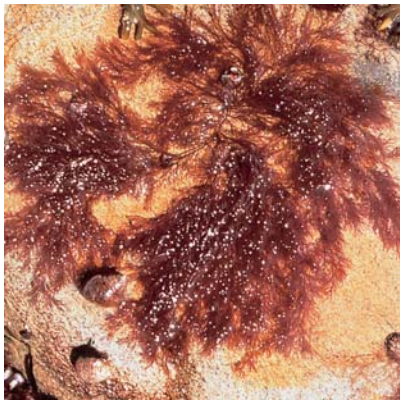
OBJETIVO DE APRENDIZAJE

9 Describir la evidencia que apoya la hipótesis de que las algas rojas y las algas verdes deben incluirse en un grupo monofilético con las plantas terrestres.

En el esquema de clasificación adoptado en este texto, el grupo monofilético de **arqueplástidos** incluye algas rojas y algas verdes, que se estudian aquí, y las plantas terrestres, que están en un reino separado (vea los capítulos 27 y 28). Los biólogos clasifican juntos estos grupos basados en datos moleculares y en la presencia de cloroplastos acotados por membranas externas e internas, lo que sugiere que se desarrollaron directamente a partir de cianobacterias endosimbiontes. Todos los protistas fotosintéticos distintos a los arqueplástidos tienen plástidos rodeados por tres o cuatro membranas.

Las algas rojas no producen células mótiles

La gran mayoría de las **algas rojas** son organismos multicelulares, aunque existen algunas especies unicelulares. La forma corporal multicelular de las algas rojas por lo general consiste en complejos filamentos entretejidos que son delicados y plumosos (**FIGURA 26-14a**); algunas



© Philip Sze/Visuals Unlimited, Inc.

(a) *Polysiphonia*, que está ampliamente distribuida a lo largo del mundo, tiene un cuerpo enormemente ramificado de filamentos entretejidos.

© D. Gotshall/Visuals Unlimited, Inc.

(b) *Bossiella* es un alga roja coralina incrustada con carbonato de calcio. Vive en el océano Pacífico.

© foodfolio/Alamy

(c) Nori, hojas secas y comprimidas del alga roja *Porphyra*, rodea al sushi.

FIGURA 26-14 ***Animada*** Algas rojas

algas rojas son hojas de células aplanadas. La mayoría de las algas rojas multicelulares se adhieren a rocas u otros sustratos mediante un rizoide basal. La reproducción en las algas rojas es notablemente compleja, con alternancia de etapas sexual y asexual. Durante el ciclo de vida no se desarrollan células flageladas.

Las algas rojas viven principalmente en aguas oceánicas tropicales cálidas, aunque hay algunas especies en agua dulce y en el suelo. Algunas algas rojas, conocidas como *algas coralinas*, incorporan en sus paredes celulares carbonato de calcio del agua oceánica (**FIGURA 26-14b**). El duro carbonato de calcio puede proteger las algas coralinas de los rigores de la acción de las olas. Estas algas coralinas construyen arrecifes "de coral" y acaso son tan cruciales como los animales coralinos en este proceso.

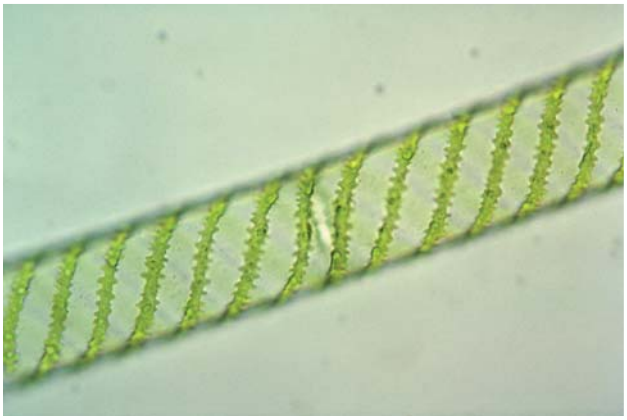
Las paredes celulares de las algas rojas con frecuencia contienen gruesos polisacáridos pegajosos que tienen valor comercial. Por ejemplo, el *agar* es un polisacárido que se extrae de ciertas algas rojas y se utiliza como espesante alimenticio y como medio de cultivo, un sustrato en el que crecen microorganismos y se propagan algunas plantas, como las orquídeas. Otro polisacárido extraído de las algas rojas, la *carragenina*, es un aditivo alimenticio que se usa para estabilizar la leche con chocolate y brindar una textura espesa y cremosa al helado y a otros alimentos blandos procesados. La carragenina también se utiliza para estabilizar plantas y cosméticos. Las algas rojas son fuente de vitaminas (en particular A y C) y minerales, especialmente en Japón y otros países del este asiático, donde las personas comen algas rojas frescas, secas o tostadas en alimentos tradicionales como sushi y nori (**FIGURA 26-14c**).

Las algas verdes comparten muchas semejanzas con las plantas terrestres

Las **algas verdes** tienen pigmentos, productos de reserva energética y paredes celulares que son químicamente idénticos a los de las plantas terrestres. Las algas verdes son fotosintéticas, con cloroplastos de una gran variedad de formas. La mayoría de las algas verdes tienen paredes celulares con celulosa, aunque algunas carecen de paredes. Debido a estas y otras semejanzas, los biólogos generalmente aceptan que las plantas terrestres surgieron a partir de algas verdes ancestrales (vea la figura 26-3). Con base en datos moleculares y ultraestructurales recientes, algunos biólogos clasifican este grupo diverso en el reino vegetal.

Las algas verdes presentan varios tipos de cuerpos, desde células individuales y colonias, a algas cenocíticas (multinucleadas), hasta filamentos y hojas multicelulares (**FIGURA 26-15**; vea también el MO en la tabla 26-1). Las formas multicelulares no tienen células diferenciadas en tejidos, una característica que las separa de las plantas terrestres. La mayoría de las algas verdes tienen, o producen, células flageladas durante su ciclo de vida, aunque algunas son totalmente sésiles.

La reproducción en las algas verdes es tan variada como su forma corporal, con reproducción tanto sexual como asexual. Muchas algas verdes tienen ciclos de vida con alternancia de generaciones haploide y diploide. La reproducción asexual es por mitosis y división celular en células individuales, o por fragmentación en formas multicelulares. Muchas algas verdes producen esporas asexualmente mediante mitosis; si estas esporas tienen flagelos y son mótiles, se llaman *zoosporas* (**FIGURA 26-16**). La reproducción sexual en las algas verdes involucra



© Tom Adams/Visuals Unlimited, Inc.

50 µm

(a) MO de *Spirogyra*, una alga verde filamentosa con cloroplastos espirales.

© J. Robert Waaland/Biological Photo Service

100 µm

(b) MO de dos colonias *Volvox*, cada una compuesta de hasta 50,000 células. Las nuevas colonias están adentro de colonias progenitoras, que a la larga se separan.

J. M. Kingsbury in memory of William T. Keeton

(c) La delgada forma parecida a hoja de la *Ulva* sugiere su nombre común: lechuga de mar.

James W. Perry

(d) *Chara*, alga verde comúnmente llamada asprella, está cercanamente relacionada con las plantas terrestres. *Chara* está ampliamente distribuida en agua dulce.

FIGURA 26-15 Algas verdes

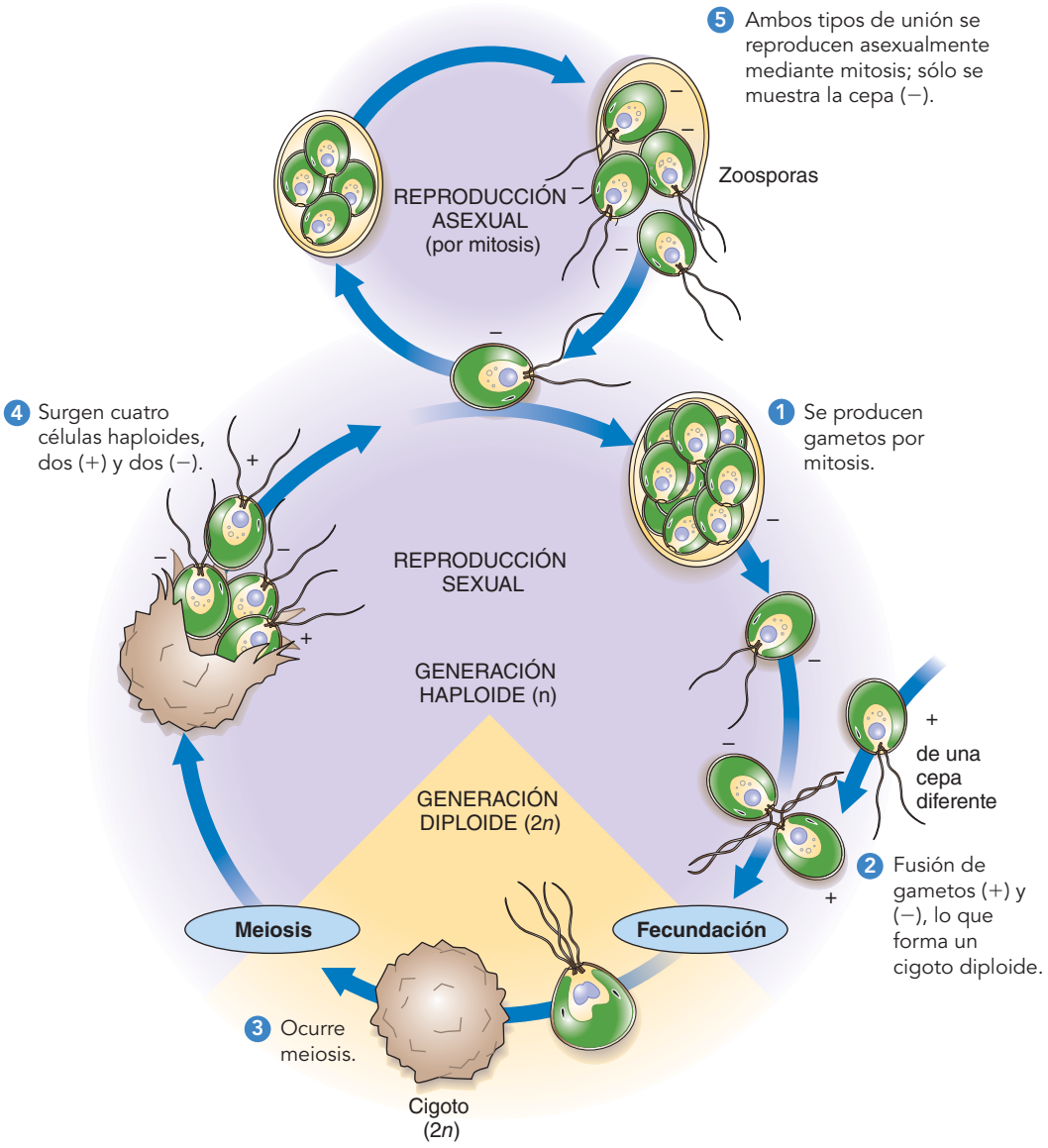


FIGURA 26-16 ***Animada*** **Ciclo de vida de *Chlamydomonas***
Chlamydomonas es un alga verde haploide unicelular con dos tipos de unión: (+) y (−).

formación de gametos en **gametangios** unicelulares, estructura reproductora donde se producen gametos. Las algas verdes se encuentran en ambientes acuáticos y terrestres. Las algas verdes acuáticas habitan principalmente agua dulce, aunque existen muchas especies marinas. Las algas verdes terrestres están restringidas a suelo húmedo, grietas en corteza de árbol y otros lugares húmedos. Muchas algas verdes son simbiontes con otros organismos; algunas viven como endosimbiontes en células corporales de invertebrados, y algunas crecen junto con hongos como "organismos duales" llamados *líquenes* (que se estudian en el capítulo 29). Sin importar dónde vivan, las algas verdes tienen importancia ecológica como productores.

Repaso

- ¿Por qué tantos biólogos clasifican a las algas rojas y verdes con las plantas terrestres?

26.7 UNICONTOS

OBJETIVO DE APRENDIZAJE

10 Describir brevemente y comparar los siguientes unicontos: amebas, mohos mucilaginosos plasmodiales, mohos mucilaginosos celulares y coanoflagelados.

Los **unicontos** son un supergrupo compuesto de ciertas amebas, mohos mucilaginosos plasmodiales, mohos mucilaginosos celulares, coanoflagelados, hongos (que se estudian en el capítulo 29) y animales (que se estudian en los capítulos del 30 al 32). Los unicontos comparten un solo flagelo posterior en células flageladas como espermatozoides y esporas mótiles, aunque algunos organismos existentes en este supergrupo perdieron el flagelo. Muchos unicontos también tienen un solo centriolo. Examine nuevamente la figura 26-3 y observe que los unicontos están

divididos en dos clados. Uno de éstos es el de los **opistocontos**, que consiste en hongos, coanoflagelados y animales. En los capítulos 29 y 30 aprenderá más acerca de los opistocontos.

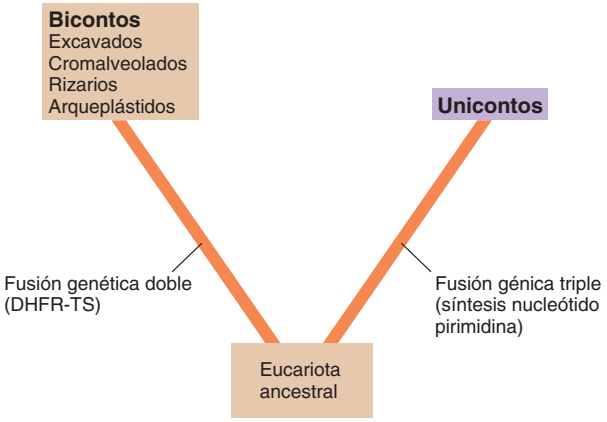
Los unicontos también tienen una **fusión génica triple** que tiene gran importancia evolutiva. En una fusión génica triple, tres genes separados se fusionan en una sola unidad temprano en el curso de la evolución eucariota; el gen fusionado codifica una proteína multienzima. El lector recordará que, en la figura 26-3, los cinco supergrupos se ramificaban desde el mismo punto, lo que indica que el orden de ramificación sigue sin resolverse. Sin embargo, la fusión génica triple ofrece evidencia de una bifurcación, o ramificación de los eucariotas en dos clados principales, cerca de la raíz del ancestro común de todos los eucariotas (**FIGURA 26-17**). Las dos ramas consisten en (1) unicontos, que tienen un ancestro común con un flagelo posterior individual, y (2) todos los otros eucariotas, llamados de manera colectiva **bicontos**, que tenían un ancestro común con dos flagelos.

EXPERIMENTO CLAVE

PREGUNTA: ¿Cómo se deducen detalles de la evolución eucariota cerca de la raíz del árbol evolutivo?

HIPÓTESIS: Las fusiones genéticas derivadas, que ocurrieron raramente durante el curso de la evolución, pueden proporcionar comprensión acerca de las relaciones evolutivas eucariotas.

EXPERIMENTO: Alexandra Stechmann y Thomas Cavalier-Smith, de la Universidad de Oxford, secuenciaron una fusión genética doble que codifica dos enzimas, dihidrofolato reductasa (DHFR) y timidilato sintasa (TS). En un segundo experimento, secuenciaron un gen de fusión triple involucrado en la síntesis enzimática de nucleótidos de pirimidina. Pusieron a prueba la presencia de estas dos fusiones genéticas en varios grupos eucariotas, así como en bacterias y arqueas.



RESULTADOS Y CONCLUSIONES: La fusión genética doble está presente en todos los eucariotas examinados, excepto los unicontos; bacterias y arqueas también carecen de fusión genética doble. Los unicontos tienen la fusión genética triple que falta en los otros eucariotas, bacterias y arqueas. Estas fusiones genéticas sugieren una división fundamental de los eucariotas en dos clados principales: los unicontos y todos los demás eucariotas, llamados colectivamente bicontos.

Fuente: Stechmann, A. y T. Cavalier-Smith. "The Root of the Eukaryote Tree Pinpointed." *Current Biology*, vol. 3, 2 de septiembre de 2003.

FIGURA 26-17 Investigación de Stechmann y Cavalier-Smith acerca de la evolución de protistas

Los amebozoos son unicontos con seudópodos lobosos

La mayoría de los **amebozoos** producen proyecciones citoplásmicas temporales llamadas **seudópodos** (que significa "falso pie") en algún punto en su ciclo de vida. Los seudópodos de los amebozoos son *lobosos* (esto es: redondeados y anchos), en oposición a las delgadas proyecciones citoplásmicas características de los rizarios. Los biólogos actualmente clasifican amebas, mohos mucilaginosos plasmodiales y mohos mucilaginosos celulares como amebozoos.

Las amebas se mueven mediante la formación de seudópodos

Las **amebas** son amebozoos unicelulares que se encuentran en el suelo, agua dulce, océano y otros organismos (como parásitos). Dada la extrema flexibilidad de su membrana plasmática exterior, muchos miembros de este grupo tienen una forma corporal asimétrica y continuamente cambian de forma conforme se mueven. (La palabra *ameba* se deriva de una palabra griega que significa "cambio"). Una ameba se mueve al empujar los seudópodos lobosos desde la superficie de la célula (véase la MO en la tabla 26-1). Más citoplasma fluye hacia los seudópodos, lo que los alarga hasta que entra todo el citoplasma y se mueve el organismo como un todo. Los seudópodos también capturan y engullen alimento al rodearlo y formar una vacuola a su alrededor (**FIGURA 26-18**). Las partículas de alimento se digieren cuando la vacuola alimenticia se fusiona con un lisosoma que contiene enzimas digestivas. Los materiales digeridos se absorben de la vacuola alimenticia, que gradualmente se encoge conforme se vacía. Las amebas se reproducen asexualmente, al dividirse en dos partes iguales después de división mitótica del núcleo; no se ha observado reproducción sexual.

Las amebas parásitas incluyen *Entamoeba histolytica*, que causa *disentería amebiana*, una seria enfermedad intestinal humana caracterizada por diarrea severa, heces sangrantes y úlceras en la pared intestinal. En casos especialmente severos, el organismo se difunde desde el intestino delgado y causa abscesos en hígado, pulmones o cerebro. La *Entamoeba histolytica* se transmite como quistes en agua de beber contaminada. Un **quiste** es una etapa latente, de pared gruesa y resistente, en el ciclo de vida de algunos protistas. Otras amebas, como *Acanthamoeba*, por lo general son de vida libre, pero producen infecciones oportunistas como infecciones oculares en los usuarios de lentes de contacto.

Los mohos mucilaginosos plasmodiales se alimentan como plasmodios multinucleados

La etapa de alimentación de un **moho mucilaginoso plasmodial** es un **plasmodio**, una masa multinucleada de citoplasma que puede crecer hasta 30 cm de diámetro (**FIGURA 26-19a**). El plasmodio mucilaginoso fluye sobre troncos en descomposición y basura de hojas húmedos, y con frecuencia forma una red de canales que cubren una gran área superficial. Conforme avanza lentamente, ingiere bacterias, levaduras, esporas y materia orgánica en descomposición.

Cuando el suministro de alimento se agota o no hay suficiente humedad, el plasmodio se arrastra hasta una superficie expuesta y comienza a reproducirse. Por lo general, a partir del plasmodio seco se forman estructuras con tallos, de intrincada complejidad y belleza (**FIGURA 26-19b**). Dentro de dichas estructuras, llamadas **esporangios**, por meiosis se producen esporas haploides que son extremadamente resistentes a condiciones ambientales adversas.

Cuando las condiciones se vuelven favorables, germinan las esporas, y de cada una surge una célula reproductora haploide. Esta célula haploide es o una *célula enjambre* biflagelada o una *myxameba* ameboide,

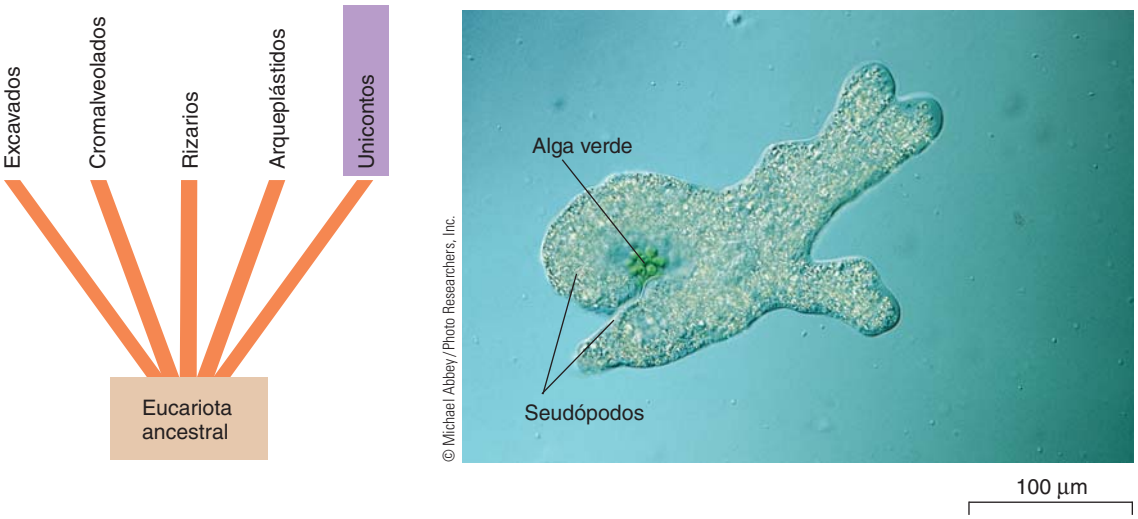


FIGURA 26-18 ***Animada*** **Ameba**

MO de una ameba gigante (*Chaos carolinense*). Este protista unicelular, que se mueve y alimenta mediante seudópodos, rodea e ingiere una colonia de algas verdes. Las amebas *Chaos* por lo general son recolectoras que se alimentan de desechos en hábitats de agua dulce, pero ingieren organismos vivos cuando surge la oportunidad.

dependiendo de la humedad disponible; en condiciones húmedas forman células flageladas. Las células enjambre y las myxamebas actúan como gametos, que se fusionan para formar un cigoto con un núcleo diploide. El núcleo diploide resultante se divide muchas veces por mitosis, pero el citoplasma no se divide, de modo que el resultado es un plasmodio multinucleado.

El moho mucilaginoso plasmodial *Physarum polycephalum* es un organismo modelo que los investigadores usan para estudiar muchos procesos biológicos fundamentales, como crecimiento, ciclosis y la función del citoesqueleto.

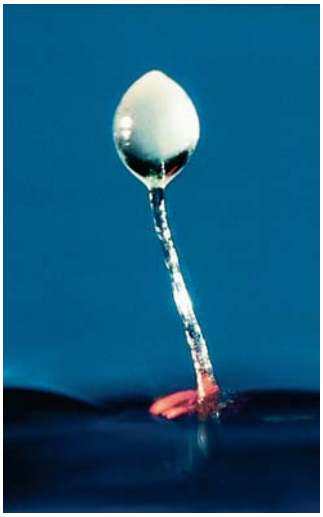
Los mohos mucilaginosos celulares se alimentan como células ameboides individuales

Los **mohos mucilaginosos celulares** son amebozoos con cercanas afinidades a amebas y mohos mucilaginosos plasmodiales. Durante su etapa de alimentación, cada moho mucilaginoso celular es una célula ameboide individual que se comporta como un organismo separado solitario (**FIGURA 26-20**). Cada célula se arrastra sobre troncos en putrefacción y el suelo, o nada en agua dulce, e ingiere bacterias y otras partículas de alimento conforme avanza. Cada célula ameboide tiene un núcleo haploide y se reproduce por mitosis, como hace una ameba verdadera.

(a) El plasmodio brillantemente coloreado, que se muestra sobre un tronco muerto, se alimenta de bacterias y otros microorganismos.

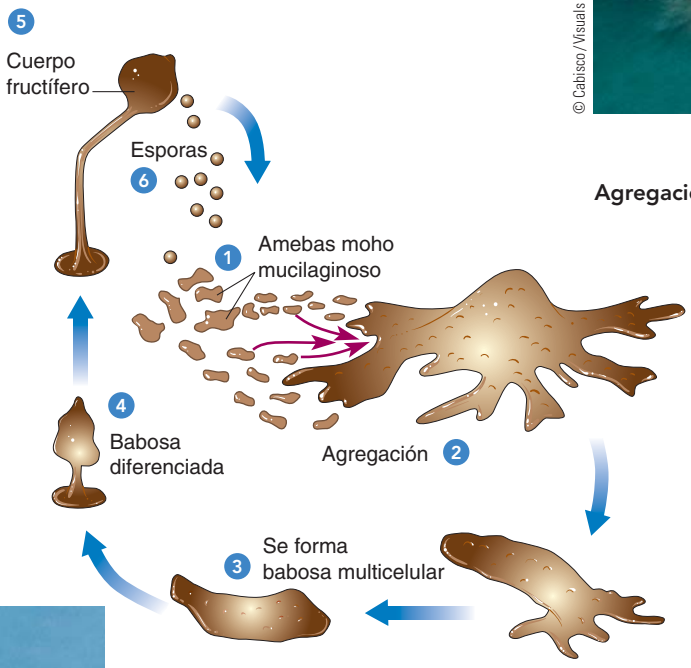
(b) Las estructuras reproductoras son esporangios sobre tallos.

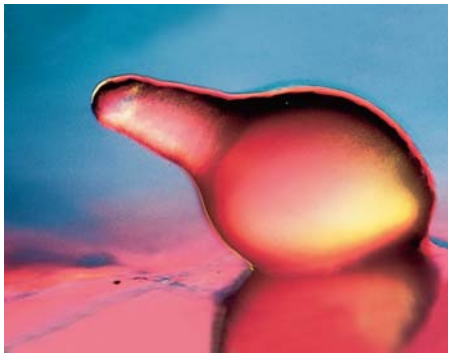
FIGURA 26-19 **El moho mucilaginoso plasmodial *Physarum polycephalum***



Cuerpo fructífero

Agregación





Babosa

FIGURA 26-20 ***Animada*** **El moho mucilaginoso celular *Dictyostelium discoideum***
Las amebas moho mucilaginoso ingieren alimento, crecen y se reproducen mediante división celular. Después de agotarse su alimento, cientos de células ameboides fluyen en conjunto (*inserto en superior derecha*) y forman un agregado migratorio con forma de babosa (*inserto en inferior izquierda*). Cuando deja de migrar, el agregado forma un cuerpo fructífero sobre un tallo (*inserto en superior izquierda*). El cuerpo fructífero libera esporas, cada una de las cuales se abre en un ambiente favorable para liberar una célula ameboide.

Cuando la humedad o el alimento se vuelven inadecuados, ciertas células emiten una señal química, adenosín monofosfato cíclico (AMPc), que hace que se agreguen por cientos o miles. Durante esta etapa las células se arrastran durante distancias cortas como un solo agregado multicelular, o babosa. Cada célula de la babosa conserva su membrana plasmática e identidad individual. Finalmente, la babosa se asienta y reorganiza, y forma un cuerpo fructífero con tallo que contiene esporas. Después de liberarse, cada espora se abre y surge una sola célula ameboide haploide: la etapa de alimentación. El ciclo reproductivo de formación de esporas es asexual, aunque ocasionalmente se observa reproducción sexual. Los ciclos de vida de la mayoría de los mohos mucilaginosos celulares carecen de una etapa flagelada.

El moho mucilaginoso celular *Dictyostelium discoideum* es un organismo modelo para el estudio de la diferenciación celular, la comunicación celular y la motilidad y adhesión celulares. Su biología se ha estudiado de manera intensa, particularmente en lo relacionado con las moléculas de

señalización celular, como AMPc, que se encuentra en muchos organismos además de los mohos mucilaginosos celulares (véase el capítulo 6).

Los coanoflagelados están cercanamente emparentados con los animales

Los **coanoflagelados** son flagelados con collar. Estos pequeños unicontos no visibles se encuentran globalmente en ambientes de agua dulce y marinos. Los coanoflagelados incluyen especies tanto de nado libre como **sésiles** que están permanentemente adheridos mediante un delgado tallo a detritos ricos en bacterias. Su flagelo único está rodeado en la base por un delicado collar de microvellos que atrapan alimento (**FIGURA 26-21**).

Los coanoflagelados son de especial interés debido a su sorprendente parecido con las células de collar en las esponjas (vea la figura 31-1b). Otros filos animales, como los cnidarios, gusanos planos y equinodermos, también contienen células parecidas a coanoflagelados, pero no se ha observado que ningún otro grupo de protistas posea estas células. La evidencia que apoya la cercana relación entre coanoflagelados y animales incluye datos comparativos de secuencias de ADN de genes mitocondriales y nucleares. Dadas las semejanzas en estructura y genómica molecular acumulada en años recientes, muchos biólogos plantean la hipótesis de que los coanoflagelados son los parientes vivientes no animales más cercanos de los animales. Por ende, los coanoflagelados y animales vivientes probablemente comparten un ancestro común parecido a coanoflagelado.

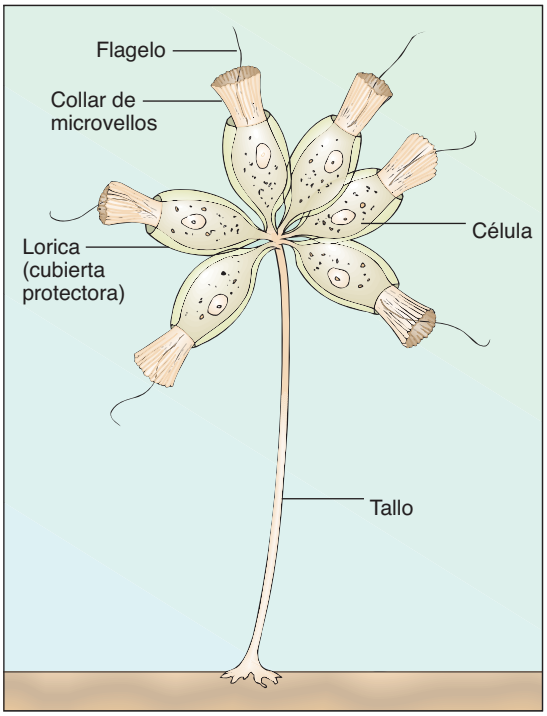


FIGURA 26-21 Coanoflagelados
Los coanoflagelados son flagelados de vida libre que obtienen alimento al ondular sus flagelos, lo que hace que corrientes de agua transporten bacterias y otras pequeñas partículas de alimento hacia el collar de microvellos. Aquí se muestra una forma colonial. Cada célula mide de 5 a 10 μm de largo, sin incluir el flagelo.

Repaso

- ¿Por qué las amebas que tienen seudópodos lobosos no se clasifican con los rizarios?
- ¿Cuál grupo de unicontos es estructural y genéticamente más similar a los animales?

RESUMEN: ENFOQUE EN LOS OBJETIVOS DE APRENDIZAJE

26.1 *(página 538)*

1 Discutir en términos generales la diversidad inherente en protistas, incluidos medios de locomoción, modos de nutrición, interacciones con otros organismos, hábitats y modos de reproducción.

- Los protistas tienen varios medios de locomoción, incluidos seudópodos, flagelos y cilios; algunos son sésiles.

- Los protistas obtienen sus nutrientes de manera autótrofa o heterótrofa. Los protistas son de vida libre o simbiótica, y las relaciones simbióticas varían del **mutualismo** al **parasitismo**.
- La mayoría de los protistas viven en el océano o en estanques, lagos y corrientes de agua dulce. Los protistas parásitos viven en los fluidos corporales o células de sus huéspedes.
- Muchos protistas se reproducen tanto sexual como asexualmente; otros se reproducen sólo asexualmente.

26.2 *(página 539)*

2 Discutir la hipótesis de endosimbiosis serial y explicar brevemente parte de la evidencia que la apoya.

- De acuerdo con la hipótesis de **endosimbiosis serial**, mitocondrias y cloroplastos surgieron de relaciones simbióticas entre células más grandes y bacterias más pequeñas que se incorporaron y vivieron dentro de ellas.
- Los cloroplastos de algas rojas, algas verdes y plantas probablemente surgieron en un solo evento endosimbiótico primario en el que una cianobacteria se incorporó en una célula. Múltiples endosimbiosis secundarias condujeron a cloroplastos en euglenoides, dinoflagelados, diatomeas, algas doradas y algas pardas, y a los cloroplastos no funcionales en apicomplejos.

3 Describir los tipos de datos que usan los biólogos para clasificar eucariotas.

- Las relaciones entre protistas están determinadas principalmente por **ultraestructuras**, que son los detalles finos de la estructura celular revelados mediante microscopia electrónica, y por datos moleculares comparativos. Los biólogos compararon genes nucleares, muchos de los cuales codifican proteínas, en diferentes taxones de protistas.

26.3 *(página 540)*

4 Resumir las características básicas de los excavados y distinguir entre diplomonados, parabasálidos y euglenoides.

- Los **excavados** son un grupo diverso de protistas unicelulares con flagelos, un surco oral excavado y atípicas mitocondrias enormemente modificadas. La inclusión de diplomonados, parabasálidos y euglenoides en la superfamilia excavada es controversial.
- Los **diplomonados** son excavados, organismos con un profundo, o excavado, surco oral. Los diplomonados tienen uno o dos núcleos, mitocondrias no funcionales, sin complejo de Golgi y hasta ocho flagelos.

- Los **parabasálidos** son excavados anaerobios flagelados, que con frecuencia viven en animales. Triconinfas y tricomonas son ejemplos de parabasálidos.
- Los **euglenoides** son unicelulares y flagelados. Algunos euglenoides son fotosintéticos.

26.4 *(página 544)*

5 Contrastar los dos grupos principales de cromalveolados: alveolados y estramenópilos.

- Los **cromalveolados** probablemente se originaron como resultado de endosimbiosis secundaria en la que una célula ancestral engulló una alga roja. Algunos datos de secuencias de ADN sugieren que los cromalveolados no son monofiléticos.
- Los **alveolados** tienen secuencias de ADN ribosómico y alvéolos similares, vesículas aplanadas ubicadas justo adentro de la membrana plasmática. La mayoría de los **estramenópilos** tienen células mótiles con dos flagelos, uno de los cuales tiene pequeñas proyecciones parecidas a cabellos que salen del eje.

6 Distinguir entre los alveolados: dinoflagelados, apicomplejos y ciliados.

- Los **dinoflagelados** son alveolados principalmente unicelulares, biflagelados, fotosintéticos de gran importancia ecológica como productores en ecosistemas marinos. Sus **alvéolos**, vesículas aplanadas bajo la membrana plasmática, con frecuencia contienen placas de celulosa impregnadas con silicatos. Algunos dinoflagelados producen blooms tóxicos conocidos como **mareas rojas**.
- Los **apicomplejos** son parásitos que producen **esporozoítos** y no son mótiles. Un complejo apical de microtúbulos fijan al apicomplejo a su célula huésped. El apicomplejo *Plasmodium* causa malaria.

CENGAGENOW™ **Observe el ciclo de vida del parásito de la malaria haciendo clic sobre la figura en CengageNOW.**

- Los **ciliados** son alveolados que se mueven mediante **cilios** parecidos a cabellos, tienen **micronúcleos** (para reproducción sexual) y **macronúcleos** (para controlar el metabolismo y el crecimiento celulares), y experimentan un proceso sexual llamado **conjugación**.

CENGAGENOW™ **Observe la conjugación haciendo clic sobre la figura en CengageNOW.**

7 Distinguir entre los estramenópilos: oomicetos, diatomeas, algas doradas y algas pardas.

- Los **oomicetos** tienen un **micelio** cenocítico. Se reproducen asexualmente al formar **zoosporas** biflageladas y de manera sexual mediante la formación de **oosporas**.
- Las **diatomeas** son principalmente unicelulares, con conchas que contienen sílice. Algunas diatomeas son parte del **plancton** flotante, y otras viven en rocas y sedimentos donde se mueven mediante deslizamiento.
- Las **algas doradas** son principalmente estramenópilos unicelulares biflagelados de agua dulce y marinos que son de importancia ecológica como componente del extremadamente diminuto **nanoplancton** del océano.
- Las **algas pardas** son estramenópilos multicelulares que son de importancia ecológica en aguas oceánicas más frías. Las algas pardas más grandes (kelps) poseen **láminas** parecidas a hojas, **estipes** parecidas a tallos, **rizoides** para anclarse y vejigas llenas de gas para flotabilidad.

26.5 *(página 551)*

8 Describir los foraminíferos y los actinópodos, y explicar por qué muchos biólogos los clasifican en el supergrupo rizario.

- Los **rizarios** son células ameboides que con frecuencia tienen conchas externas duras llamadas **testas**, a través de las cuales se extienden proyecciones citoplásmicas; la evidencia molecular indica que este grupo es monofilético.
- Los **foraminíferos** secretan testas de muchas cámaras con poros a través de los cuales se extienden proyecciones citoplásmicas para moverse y obtener alimento.
- Los **actinópodos** son en su mayoría plancton marino que obtienen alimento mediante **axópodos**, delgadas proyecciones citoplásmicas que se extienden a través de poros en sus conchas.

26.6 *(página 552)*

9 Describir la evidencia que apoya la hipótesis de que las algas rojas y las algas verdes deben incluirse en un grupo monofilético con las plantas terrestres.

- Algas rojas, algas verdes y plantas terrestres, llamadas de manera colectiva **arqueplástidos**, se consideran un grupo monofilético con base en datos moleculares y en la presencia de cloroplastos acotados por membranas exterior e interior.
- Las **algas rojas**, que son principalmente macroalgas multicelulares, son de importancia ecológica en aguas oceánicas tropicales cálidas.
- Las **algas verdes** presentan una gran diversidad de tamaños, complejidad estructural y reproducción. Los botánicos plantean la hipótesis de que las algas verdes ancestrales dieron origen a las plantas terrestres.

CENGAGENOW™ **Observe los ciclos de vida de una alga roja y una alga verde haciendo clic sobre las figuras en CengageNOW.**

26.7 *(página 554)*

10 Describir brevemente y comparar los siguientes unicontos: amebas, mohos mucilaginosos plasmodiales, mohos mucilaginosos celulares y coanoflagelados.

- Los **unicontos**, que incluyen hongos y animales, comparten un solo flagelo posterior en células flageladas.
- Las **amebas** se mueven y obtienen alimento mediante **fagocitosis**, usando extensiones citoplásmicas llamadas **seudópodos**.
- La etapa de alimentación de los **mohos mucilaginosos plasmodiales** es un **plasmodio** multinucleado. La reproducción es mediante esporas haploides producidas dentro de **esporangios**.
- Los **mohos mucilaginosos celulares** se alimentan como células ameboides individuales. Se reproducen al reunirse en un agregado (babosa), y luego forman esporas asexuales.

CENGAGENOW™ **Observe el ciclo de vida de un moho mucilaginoso celular haciendo clic sobre las figuras en CengageNOW.**

- Los **coanoflagelados** son unicontos que probablemente sean los parientes vivientes no animales más cercanos de los animales. Un collar de microvellos rodea su único flagelo en la base.

EVALÚE SU COMPRENSIÓN

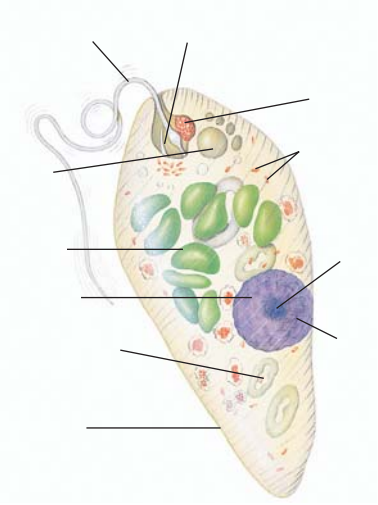
1. ¿Cuál de los siguientes *no* es cierto de los protistas? (a) son unicelulares, coloniales, cenocíticos u organismos multicelulares simples (b) sus cilios y flagelos tienen un arreglo 9 + 2 de microtúbulos (c) son procariotas, como las bacterias y arqueas (d) algunos son de vida libre, y algunos son endosimbiontes (e) la mayoría son acuáticos y viven en el océano o en estanques de agua dulce

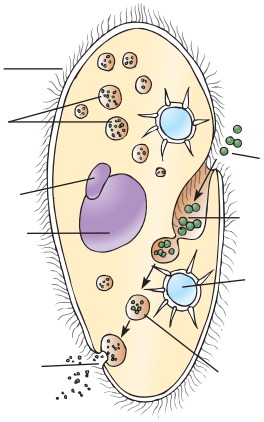
2. La evidencia molecular apoya la visión de que todos los plástidos evolucionaron a partir de un(a) antiguo(a) (a) cianobacteria (b) arquea (c) diplomonada (e) apicomplejo (e) uniconto

3. Los foraminíferos (a) son endosimbiontes que viven en muchos invertebrados marinos (b) fueron responsables de la hambruna de la papa irlandesa en el siglo XIX (c) secretan testas de muchas cámaras

con poros a través de los cuales se proyectan extensiones citoplásmicas (d) tienen numerosos axópodos que pueden ayudar a capturar y retener presas (e) tienen numerosos cilios para dirigir el alimento hacia el surco oral

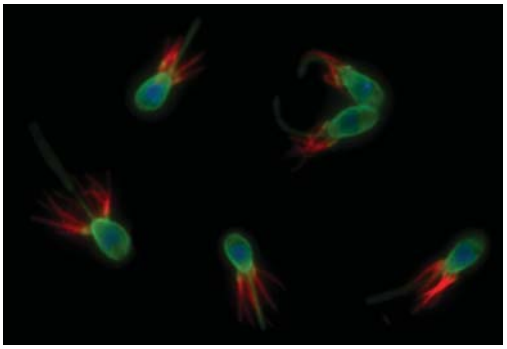
4. *Paramecium* y otros ciliados con frecuencia muestran un fenómeno sexual llamado (a) oogamia (b) conjugación (c) endosimbiosis serial (d) marea roja (e) alternancia de generaciones
5. Los alveolados parásitos que forman esporas en alguna etapa de su vida pertenecen, ¿a cuál grupo? (a) actinópodos (b) ciliados (c) cocolitofóridos (d) apicomplejos (e) dinoflagelados
6. La malaria (a) se transmite por la mordedura de una mosca tse-tse hembra (b) es causada por un flagelado parásito, *Giardia intestinalis* (c) es una forma severa de disentería amebiana causada por *Entamoeba histolytica* (d) es causada por un apicomplejo que pasa parte de su ciclo de vida en el mosquito *Anopheles* y parte en humanos (e) se transmite cuando las personas beben agua teñida por una marea roja
7. Los protistas fotosintéticos con conchas compuestos de dos mitades que encajan como una caja de Petri son (a) algas doradas (b) diatomeas (c) euglenoides (d) algas pardas (e) foraminíferos
8. Los pigmentos, productos de reserva energética y paredes celulares que se encuentran en las plantas terrestres también son características de (a) algas verdes (b) algas pardas (c) algas doradas (d) diatomeas (e) euglenoides y diatomeas
9. Los kelps son _____ con cuerpos multicelulares diferenciados en láminas, estipes, rizoides y vegijas llenas de gas. (a) algas doradas (b) diatomeas (c) euglenoides (d) algas pardas (e) algas rojas
10. Los mohos mucilaginosos celulares (a) incluyen *Physarum* y *Phytophtora* (b) están más cercanamente emparentados con las bacterias que cualquier otro protista (c) son responsables del tizón tardío de la papa, que condujo a hambruna en Irlanda en la década de 1840 (d) tienen fusión genética doble (e) forman una babosa cuando las células se agregan en respuesta a AMP cíclico
11. Los oomicetos se reproducen asexualmente al formar _____ y asexualmente al formar _____. (a) oosporas; rizoides (b) zoosporas; zooxantelas (c) zoosporas; oosporas (d) rizoides; oosporas (e) oosporas; zoosporas
12. Ponga etiquetas a los diagramas. Use las figuras 26-5b y 26-8b para comprobar sus respuestas.





PENSAMIENTO CRÍTICO

1. **VÍNCULO CON LA EVOLUCIÓN.** ¿Por qué los protistas se consideran parafiléticos? Use la figura 26-3 como auxiliar para explicar su respuesta.
2. **ANÁLISIS DE DATOS.** En la figura 26-3, ¿dónde colocaría al ancestro común de algas pardas y oomicetos? ¿Al ancestro común de animales y hongos?
3. **ANÁLISIS DE DATOS.** En la MO de campo oscuro de coanoflagelados unicelulares (a la derecha), la actina se tiñó de rojo, la tubulina de verde y el ADN de azul. Identifique las partes celulares que contengan cada uno de estos materiales químicos.
4. **CIENCIA, TECNOLOGÍA Y SOCIEDAD.** ¿Por qué en *Plasmodium* surgió resistencia a los medicamentos tradicionales contra la malaria?



Nicole King Lab, University of California, Berkeley

CENGAGENOW™ Preguntas adicionales están disponibles en CengageNOW en www.cengage.com/login.

27 Plantas sin semillas

Mark Edwards/Peter Arnold Inc.

Plantas terrestres. Observe los helechos en primer plano y el árbol muerto cubierto de musgo. Tanto musgos como helechos son plantas sin semillas.

CONCEPTOS CLAVE

27.1 Las adaptaciones de las plantas terrestres incluyen una cutícula cerosa para evitar la pérdida de agua; gametangios multicelulares; estomas; y, en la mayoría de las plantas, tejidos vasculares que contienen lignina. Las plantas experimentan alternancia de generaciones entre gametofitas y esporofitas multicelulares.

27.2 Los musgos y otras briofitas carecen de tejidos vasculares y no forman raíces, tallos u hojas verdaderos.

27.3 En licopodios y helechos evolucionaron tejidos vasculares endurecidos con lignina que transportan agua y sustancias disueltas a lo largo del cuerpo de la planta.

Hace aproximadamente 445 millones de años (ma), el planeta Tierra habría parecido un lugar inhóspito porque, aunque la vida abundaba en el océano, todavía no existía en abundancia sobre la tierra. Quizás ocasionalmente un animal se arrastraría fuera del agua hacia tierra, pero nunca permanecía ahí de manera permanente porque había poco que comer: ni una sola hoja de césped, ni fruta, ni semillas.

Durante los siguientes 30 millones de años, un tiempo que correspondió aproximadamente al período Silúrico en el tiempo geológico (vea la tabla 21-1), las plantas aparecieron en abundancia y colonizaron la tierra. ¿De dónde provinieron? Aunque las plantas que viven en la actualidad muestran gran diversidad en tamaño, forma y hábitat (vea la fotografía), los biólogos plantean la hipótesis de que evolucionaron a partir de un ancestro común que era una antigua alga verde.

Las algas verdes modernas comparten muchos rasgos bioquímicos y metabólicos con las plantas modernas. Tanto algas verdes como plantas contienen los mismos pigmentos fotosintéticos: clorofilas *a* y *b* y carotenoides, incluidos xantofilas (pigmentos amarillos) y carotenos (pigmentos anaranjados). Ambas acumulan los carbohidratos en exceso como almidón y tienen celulosa como componente principal de sus paredes celulares. Además, las plantas y algunas algas verdes comparten ciertos detalles de división celular, incluida la formación de una placa celular durante la citocinesis (vea el capítulo 10).

¿Qué es exactamente una planta? Una **planta** es un complejo eucariota multicelular que tiene paredes celulares cuyo componente principal es la celulosa, también tiene clorofilas *a* y *b* en los plástidos, almidón como producto de almacenamiento, y puede tener células con dos flagelos anteriores. Además, todas las plantas se desarrollan a partir de *embriones* multicelulares que están encerrados en tejidos maternos; esta última característica distingue a las plantas de las algas verdes. Muchos botánicos se refieren a las plantas terrestres como *embriofitas*, debido a esta característica.

Las plantas varían en tamaño desde las minúsculas, casi microscópicas lentejas de agua, hasta las gigantescas secuoyas, uno de los organismos más grandes que hayan vivido alguna vez. Las plantas incluyen cientos de miles de especies que viven en hábitats variados, desde la tundra ártica congelada a exuberantes selvas tropicales desde desiertos inclementes a lechos de corrientes húmedas.

27.1 ADAPTACIONES DE LAS PLANTAS A LA VIDA SOBRE LA TIERRA

OBJETIVOS DE APRENDIZAJE

1. Discutir algunos de los desafíos ambientales de vivir en tierra y describir cómo varias adaptaciones de las plantas enfrentaron dichos desafíos.
2. Mencionar el grupo de algas verdes del que se sospecha descendieron las plantas y describir evidencia que lo apoye.

¿Cómo se modificaron las plantas durante la transición de la vida en el agua a la vida sobre tierra? ¿Cuáles son algunas características de las plantas que les permitieron colonizar tantos tipos de ambientes? Una diferencia importante entre plantas y algas es que una **cutícula** cerosa cubre la porción aérea de una planta. Esencial para la existencia sobre tierra, la cutícula ayuda a evitar la desecación de los tejidos de la planta por evaporación. Las plantas que están adaptadas a hábitats más húmedos pueden tener una capa más delgada de cera, mientras que las adaptadas a ambientes más secos con frecuencia tienen una cutícula de corteza dura. (Muchas plantas del desierto también tienen un área superficial reducida, particularmente de las hojas, lo que minimiza la pérdida de agua).

Las plantas obtienen el carbono que necesitan para la fotosíntesis del dióxido de carbono (CO_2) de la atmósfera. Para fijarse en moléculas orgánicas como el azúcar, el CO_2 primero debe difundirse hacia los cloroplastos que están dentro de las células vegetales verdes. Sin embargo, puesto que una cutícula cerosa cubre las superficies externas de hojas y tallos, el intercambio de gases entre la atmósfera y el interior de las células, a través de la cutícula, es insignificante. Diminutos poros llamados **estomas**, que salpican las superficies de hojas y tallos de casi todas las plantas, facilitan el intercambio de gases.

Los órganos sexuales, o **gametangios**, de la mayoría de las plantas son multicelulares, mientras que los gametangios de las algas son unicelulares (**FIGURA 27-1**). Cada gametangio vegetal tiene una capa de células estériles (no reproductoras) que rodean y protegen los delicados gametos (óvulos y espermatozoides). En las plantas, el óvulo fecundado se convierte en un **embrión** (planta joven) multicelular dentro del gametangio femenino. Por ende, el embrión está protegido durante su crecimiento. En las algas, el óvulo fecundado crece lejos de su gametangio; en algunas algas, los gametos se liberan antes de la fecundación, mientras que en otras el óvulo fecundado se libera.

El ciclo vital de las plantas alterna entre generaciones haploide y diploide

Las plantas tienen una **alternancia de generaciones** claramente definida en la que gran parte de sus vidas la pasan en la etapa multicelular haploide y el resto en una etapa diploide multicelular (**FIGURA 27-2**).[1] La porción haploide del ciclo de vida se llama **generación gametofita**, porque da origen a gametos haploides por mitosis. Cuando dos gametos se fusionan, comienza la porción diploide del ciclo de vida, llamada **generación esporofita**. La generación esporofita produce esporas haploides mediante el proceso de meiosis; estas esporas representan la primera etapa en la generación gametofita.

Examine la alternancia de generaciones más de cerca. Las gametofitas haploides producen gametangios masculinos, conocidos como **anteridios**, en los que se forman espermatozoides, y/o gametangios femeninos, conocidos como **arquegonios**, que porta cada uno un solo óvulo (**FIGURA 27-3**). Los espermatozoides llegan al gametangio femenino en varias formas, y un espermatozoide fecunda el óvulo para formar un **cigoto**, u óvulo fecundado.

El cigoto diploide es la primera etapa en la generación esporofita. El cigoto se divide por mitosis y se desarrolla en un embrión multicelular, la planta esporofita joven. El crecimiento del embrión tiene lugar dentro del arquegonio; por lo tanto, el embrión está protegido mientras evoluciona. Finalmente, el embrión crece hasta una planta esporofita madura. La esporofita madura tiene células especiales llamadas *esporogonios* (células productoras de esporas, también llamadas *células madre de esporas*) que se dividen por meiosis para formar **esporas** haploides. Todas las

fecundación del óvulo por el espermatozoide ⟶ cigoto ⟶ embrión ⟶ planta esporofita madura ⟶ esporogonios ⟶ meiosis ⟶ esporas

[1]Por conveniencia, la discusión en este texto se limita a plantas que no son poliploides, aunque la poliploidía es muy común en las plantas terrestres. Por lo tanto, los términos *diploide* y $2n$ (y *haploide* y n) se usan de manera intercambiable, aunque dichos términos en realidad no son sinónimos.

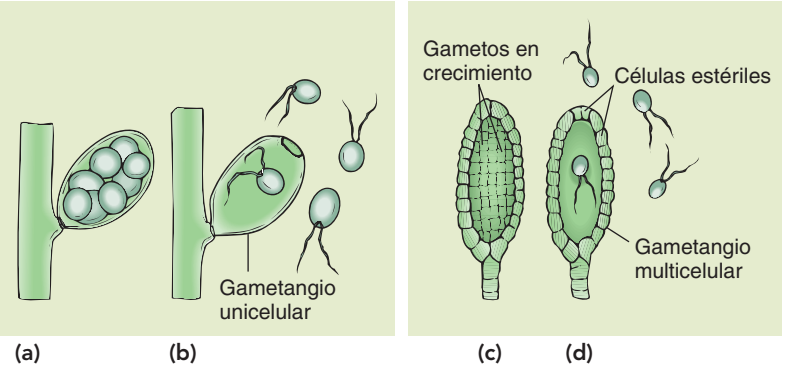


FIGURA 27-1 Estructuras reproductoras generalizadas de algas y plantas
(a, b) En algas, los gametangios por lo general son unicelulares. Cuando los gametos se liberan, sólo permanece la pared de la célula original. **(c, d)** En las plantas, los gametangios son multicelulares, pero sólo las células interiores se convierten en gametos. Los gametos están rodeados por una capa protectora de células estériles (no reproductoras).

PUNTO CLAVE **Las plantas tienen alternancia de generaciones, y pasan parte del ciclo en una etapa gametofita haploide y la otra parte en una etapa esporofita diploide.**

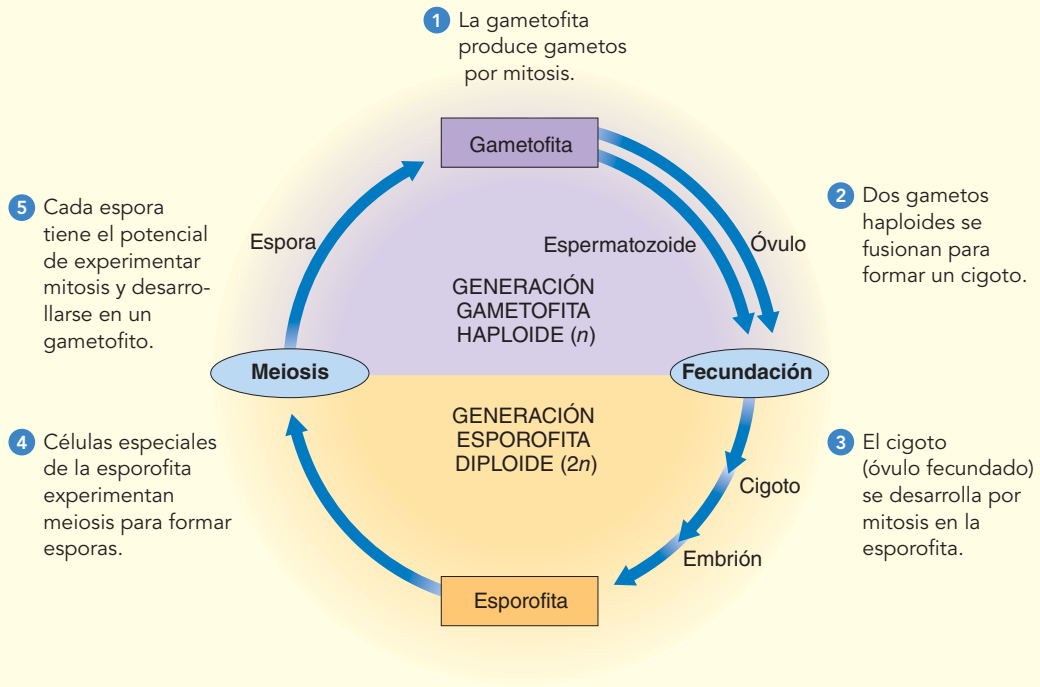
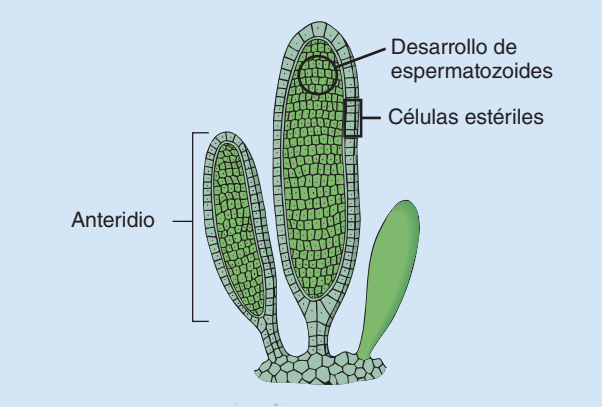


FIGURA 27-2 Ciclo de vida básico de las plantas

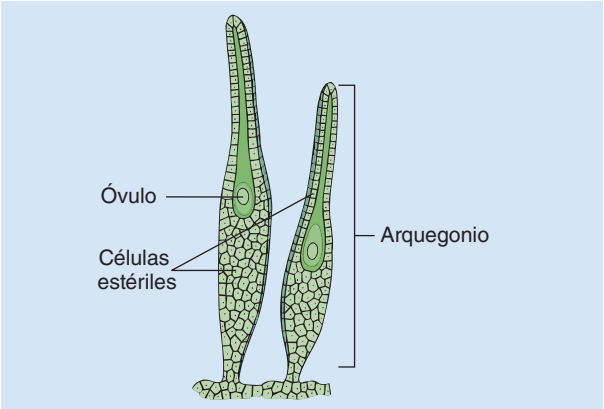
Dependiendo del grupo de plantas, la etapa haploide o la diploide puede agrandarse o reducirse enormemente; como aprenderá, este hecho tiene significado evolutivo.

plantas producen esporas por meiosis, en contraste con algas y hongos, que pueden producir esporas por meiosis o mitosis. Las esporas representan la primera etapa en la generación gametofita. Cada espora se divide por mitosis para producir un gametofito multicelular, y el ciclo continúa. Por lo tanto, las plantas alternan entre una generación gametofita haploide y una generación esporofita diploide.

esporas → plantas gametofitas maduras → arquegonios → óvulos
plantas gametofitas maduras → anteridios → espermatozoides



(a) Cada anteridio, el gametangio masculino, produce numerosos espermatozoides.



(b) Cada arquegonio, el gametangio femenino, produce un solo óvulo.

FIGURA 27-3 Gametangios en plantas

Aquí se muestran gametangios generalizados de musgo.

En la actualidad existen cuatro grupos principales de plantas

Datos estructurales y moleculares indican que las plantas terrestres probablemente descendieron de un grupo de algas verdes llamadas **carofitas** o **asprella** (vea la figura 26-15d, que muestra una carofita). Recuerde del capítulo 26 que algas rojas, algas verdes y plantas terrestres se clasifican colectivamente como **arqueplástidos**. Comparaciones moleculares, en particular de secuencias de ADN y ARN, brindan evidencia convincente de que las algas verdes están cercanamente relacionadas con las plantas (**FIGURA 27-4**). Estas comparaciones entre plantas y varias algas verdes incluyen secuencias de ADN cloroplasto, ciertos genes nucleares y ARN ribosómico. En cada caso, la coincidencia más cercana ocurre entre carofitas y plantas, lo que indica que las carofitas modernas y las plantas probablemente comparten un ancestro común reciente.

Las plantas consisten en cuatro grupos principales: briofitas, plantas vasculares sin semillas y dos grupos de plantas vasculares con semillas: gimnospermas y angiospermas (plantas con flores) (**FIGURA 27-5**; véase también la **TABLA 27-1**, que es un panorama de los diez filos de plantas existentes [vivas]).

Los musgos y otras briofitas son pequeñas plantas no vasculares que carecen de un sistemas vascular, o conductor, especializado para transportar nutrientes, agua y minerales esenciales (nutrientes inorgánicos) a lo largo del cuerpo de la planta. En ausencia de tal sistema, las briofitas se apoyan en la difusión y la ósmosis para obtener los materiales necesarios. Esta dependencia significa que las briofitas están restringidas en tamaño; si fueran mucho más grandes, algunas de sus células no podrían obtener suficientes materiales necesarios. Las briofitas no forman semillas, y sus estructuras reproductoras se estudian en el capítulo 28. Las briofitas se reproducen y dispersan principalmente vía esporas haploides. Reciente evidencia molecular y fósil, que se estudia más adelante en este capítulo, sugieren que las briofitas pudieron ser las plantas más primitivas en colonizar la tierra.

Los otros tres grupos de plantas (plantas vasculares sin semillas, gimnospermas y plantas con flores) tienen tejidos vasculares y por lo tanto se conocen como plantas vasculares. Los dos tejidos vasculares son **xilema**, para conducir agua y minerales disueltos, y **floema**, para conducir moléculas orgánicas disueltas como el azúcar. Un paso clave en la evolución de las plantas vasculares fue la capacidad para producir **lignina**, un polímero de fortalecimiento en las paredes de las células que funciona para dar sostén y conducción (vea el capítulo 33 para una discusión de la química de la pared celular vegetal, incluida la lignina). La propiedad de endurecimiento de la lignina permite a las plantas crecer alto, lo que les permite maximizar la intercepción de luz. La ocupación exitosa de la tierra por las plantas, a su vez, hizo posible la evolución de

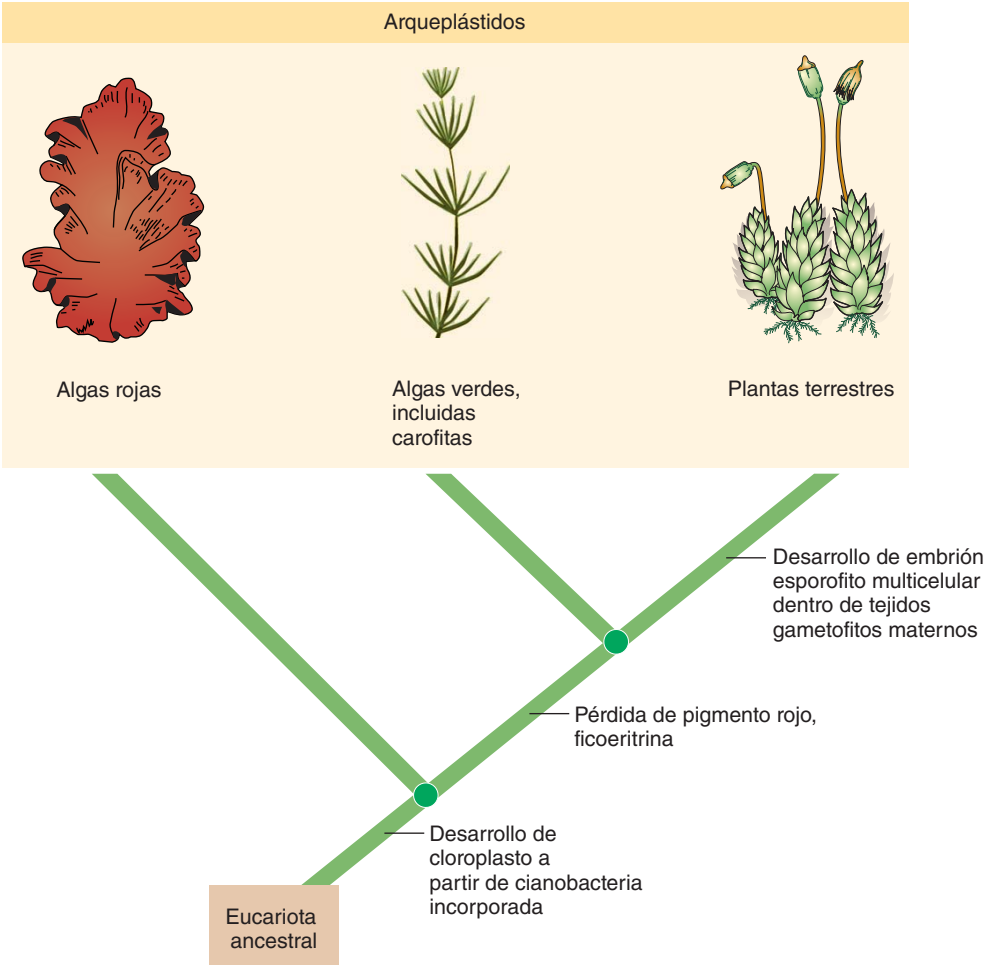


FIGURA 27-4 Evolución de plantas terrestres

Cladogramas como este representan un consenso emergente que está abierto al cambio conforme se realicen nuevos descubrimientos.

los animales terrestres al brindarles tanto hábitat como alimento.

Los licopodios y helechos (incluyendo el helecho en forma de cepillo Psilotum y colas de caballo) son plantas vasculares sin semillas que, como las briofitas, se reproducen y dispersan principalmente vía esporas. Las plantas vasculares sin semillas surgen y diversifican durante los períodos Silúrico y Devónico de la era Paleozoica, entre hace 444 ma y 359 ma. Los licopodios y helechos se extienden hacia más de 420 millones de años y eran de considerable importancia como plantas dominantes de la Tierra en eras pasadas. La evidencia fósil indica que muchas especies de estas plantas tenían el tamaño de árboles inmensos. La mayoría de los representantes vivos de licopodios y helechos son pequeños.

Las gimnospermas son plantas vasculares que se reproducen al formar semillas. Las gimnospermas producen semillas expuestas (no protegidas) sobre un tallo o en un cono. Las plantas con semillas como su principal medio de reproducción y dispersión aparecieron por primera vez hace aproximadamente 359 ma, al final del período Devónico. Estas primitivas plantas con semillas se diversificaron en muchas especies variadas de gimnospermas.

El grupo de plantas de aparición más reciente es el de las plantas con flores, o angiospermas, que surgió durante el período Cretácico temprano de la era Mesozoica, hace aproximadamente 130 ma. Como las gimnospermas, las plantas con flores se reproducen mediante la formación de semillas. Sin embargo, las plantas con flores producen semillas encerradas dentro de un fruto.

PUNTO CLAVE Basada en la evidencia reciente, los científicos comienzan a alcanzar un consenso acerca de las relaciones evolutivas entre las plantas vivas.

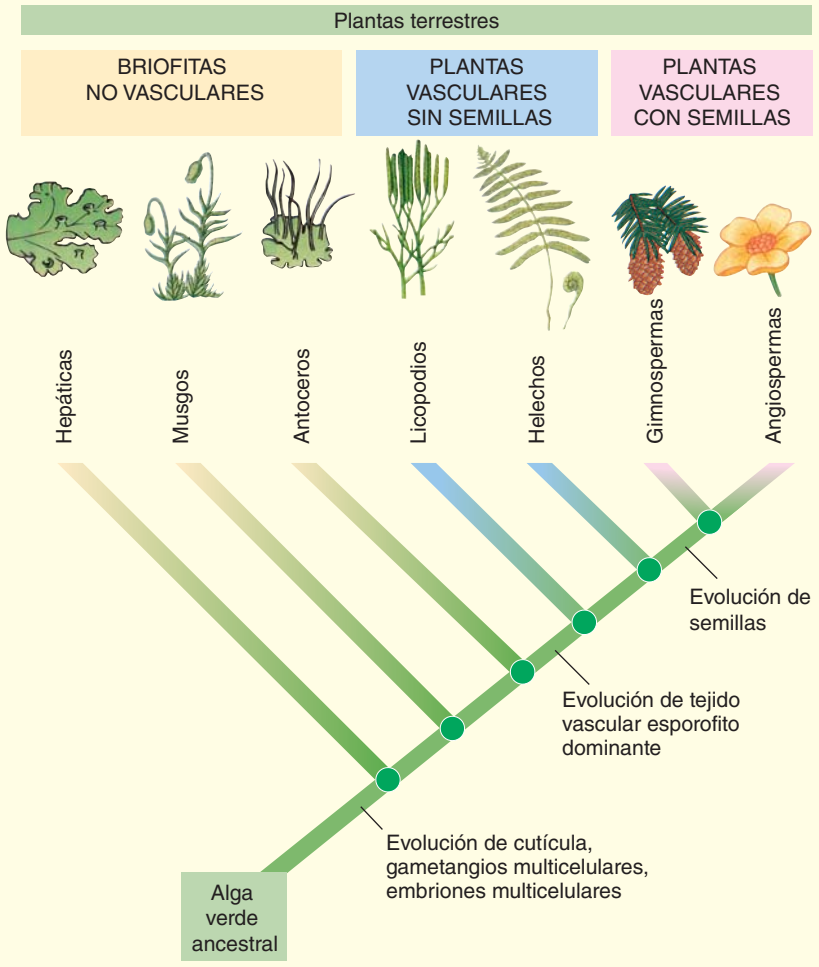


FIGURA 27-5 ***Animada*** **Evolución de las plantas**

Los cuatro grupos principales de plantas son briofitas, plantas vasculares sin semillas, y dos grupos de plantas con semillas: gimnospermas y angiospermas. Las plantas con semillas se estudian en el capítulo 28.

Repaso

- ¿Cuáles son los retos ambientales más importantes que enfrentan las plantas que viven en tierra?
- ¿Qué adaptaciones tienen las plantas para enfrentar estos retos ambientales?
- ¿De cuál grupo de algas verdes se supone que descienden las plantas?
- Dibuje un diagrama simple que ilustra la alternancia de generaciones en las plantas.

27.2 BRIOFITAS

OBJETIVOS DE APRENDIZAJE

3 Resumir las características que distinguen las briofitas de otras plantas.
4 Mencionar y describir brevemente los tres filos de briofitas.
5 Describir el ciclo de vida de musgos y comparar sus generaciones gametofita y esporofita.

Las **briofitas** (de las palabras griegas que significan "planta musgosa") consisten en más o menos 16,000 especies de musgos, hepáticas y antoceros; las briofitas son las únicas plantas no vasculares vivientes (**TABLA 27-2**). Dado que no tienen medio para extenso transporte interno de agua, azúcar y minerales esenciales, las briofitas usualmente son pequeñas. Por lo general requieren un ambiente húmedo para el crecimiento y la reproducción activos, pero algunas briofitas toleran las áreas secas.

Las briofitas se dividen en tres filos distintos: musgos (filo Bryophyta), hepáticas (filo Hepatophyta) y antoceros (filo Anthocerophyta). Estos tres grupos difieren en muchas formas y pueden o no estar cercanamente emparentados. Por lo general se estudian en conjunto, porque carecen de tejidos vasculares y tienen ciclos de vida similares.

Los musgos gametofitos se diferencian en "hojas" y "tallos"

Los **musgos** (filo Bryophyta), que incluye alrededor de 9900 especies, comúnmente viven en colonias o lechos densos (**FIGURA 27-6a**). Cada

TABLA 27-1 Diez filos de plantas existentes

Plantas no vasculares con una generación gametofita dominante (briofita)

- Filo Hepatophyta (hepáticas)
- Filo Bryophyta (musgos)
- Filo Anthocerophyta (antoceros)

Plantas vasculares con una generación esporofita dominante

Plantas sin semillas

- Filo Lycopodiophyta (licopodios)
- Filo Pteridophyta (helechos y afines, Psilotum y colas de caballo)

Plantas con semillas

Plantas con semillas desnudas (gimnospermas)

- Filo Coniferophyta (coníferas)
- Filo Cycadophyta (cícadas)
- Filo Ginkgophyta (ginkgos)
- Filo Gnetophyta (gnetofitas)

Semillas encerradas dentro de un fruto (angiospermas)

- Filo Anthophyta (angiospermas o plantas con flores)
- Clase Eudicotyledones (eudicotas)
- Clase Monocotyledones (monocotiledóneas)

planta individual tiene estructuras absorbentes parecidas a cabellos llamadas *rizoides* y una estructura con forma de tallo erguido que sostiene láminas con forma de hojas, y cada una usualmente consiste en una sola capa de células indiferenciadas excepto en la vena central. Puesto que los musgos carecen de tejidos vasculares, no tienen raíces, tallos u hojas verdaderos; las estructuras musgosas no son homólogas a raíces, tallos u hojas en las plantas vasculares. Algunas especies de musgos tienen células conductoras de agua y células conductoras de azúcar, aunque dichas células no están lignificadas o son tan especializadas o efectivas como las células conductoras de las plantas vasculares.

La alternancia de generaciones está claramente definida en el ciclo de vida de los musgos (**FIGURA 27-7**). La gametofita musgo verde con frecuencia tiene sus gametangios en la parte superior de la planta. Muchas especies de musgos tienen sexos separados: las plantas machos que portan anteridios y las plantas hembras que portan arquegonios. Otros musgos producen anteridios y arquegonios en la misma planta.

La fecundación ocurre cuando una de las células espermáticas se fusiona con el óvulo dentro del arquegonio. Las células espermáticas, que tienen flagelos, se transportan desde el anteridio hasta el arquegonio mediante agua que fluye, como las gotas de agua que salpican. Una gota de lluvia cae sobre la parte superior de una gametofita macho y los espermatozoides se liberan en ella desde los anteridios. Otra gota de lluvia que caiga sobre la planta macho puede salpicar al aire la gota que lleva el espermatozoide, y puede conducirla hacia la parte superior de una planta hembra cercana. Alternativamente, artrópodos como insectos y ácaros pueden tocar el fluido que contiene al espermatozoide e inadvertidamente transportarlo a través de distancias considerables. Una vez que se encuentre el espermatozoide en una película de agua sobre el musgo femenino, éste nada hacia el arquegonio, que segrega químicos que atraen y guían el espermatozoide, y se fusiona con el óvulo.

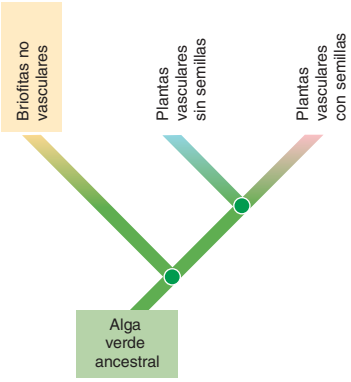
El cigoto diploide, formado por fecundación, crece mediante mitosis en un embrión multicelular que se desarrolla en un musgo esporofito maduro. Esta esporofita crece desde la parte superior de la gametofita hembra y permanece unida y depende nutricionalmente de la gametofita durante su existencia (**FIGURA 27-6b**). Inicialmente verde y fotosintética, la esporofita se vuelve pardusca dorada hacia la madurez. Consiste en tres partes principales: un *pie*, que ancla la esporofita a la gametofita y absorbe minerales y nutrientes de ella; una *seta*, o tallo; y una *cápsula*, que contiene esporogonios (células madre de esporas). La cápsula de algunas especies está cubierta con una estructura parecida a cofia, la *caliptra*, que se deriva del arquegonio.

Las células de esporogonios experimentan meiosis para formar esporas haploides (vea la figura 27-7). Cuando las esporas maduran, la cápsula se abre y las libera, para entonces transportarse por el viento o en la lluvia. Si una espora de musgo aterriza en un lugar adecuado, germina y crece en un filamento de células llamado **protonema**. El protonema, que superficialmente parece un alga verde filamentosa, forma yemas, cada una de las cuales crece en una gametofita verde, y el ciclo de vida continúa.

Los biólogos consideran la generación gametofita haploide como la generación dominante en musgos, porque vive independientemente

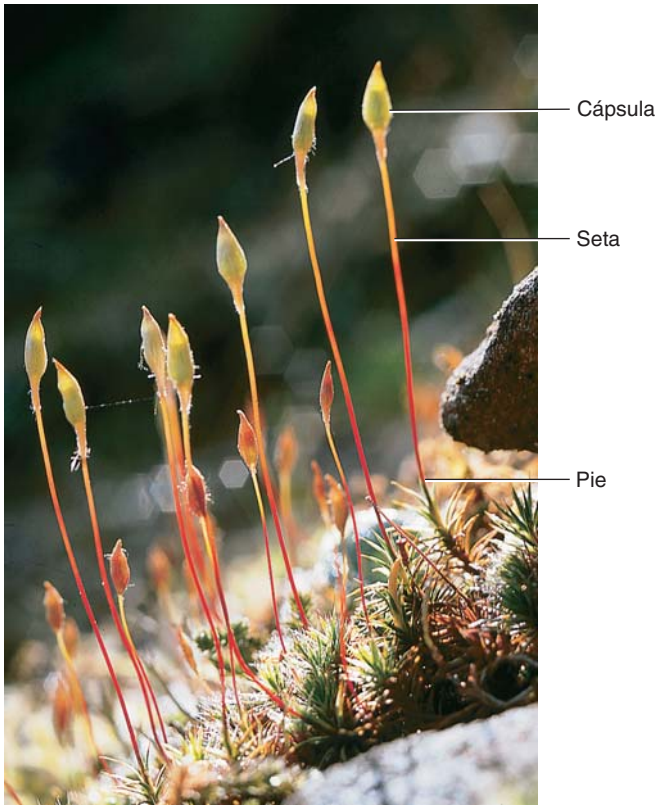
TABLA 27-2 Comparación de los principales grupos de plantas sin semillas

Grupo de planta	Etapa dominante del ciclo de vida	Géneros representativos
No vasculares; se reproducen por esporas (briofitas)		
Hepáticas (filo Hepatophyta)	Gametofita: planta taloide o foliosa	*Marchantia*
Musgos (filo Bryophyta)	Gametofita: planta foliosa	*Polytrichum, Sphagnum, Physcomitrella*
Antoceros (filo Anthocerophyta)	Gametofita: planta taloide	*Anthoceros*
Vasculares; se reproducen por esporas		
Licopodios (filo Lycopodiophyta)	Esporofita: raíces, rizomas, tallo erguido y hojas (microfilos)	*Lycopodium, Selaginella*
Helechos (filo Pteridophyta)	Esporofita: raíces, rizomas y hojas (megafilos)	*Pteridium, Polystichum, Azolla, Platycerium*
Psilotum (filo Pteridophyta)	Esporofita: rizomas y tallos erguidos; sin raíces u hojas verdaderos	*Psilotum*
Colas de caballo (filo Pteridophyta)	Esporofita: raíces, rizomas, tallos erguidos y hojas (megafilos reducidos)	*Equisetum*



Rod Planck/Dembinsky Photo Associates

(a) Musgo gametofita. Acercamiento de musgo capilar (*Polytrichum commune*) gametofito. El musgo capilar es una popular cubierta del suelo en los jardines rocosos, particularmente en Japón.



David Cavagnaro

(b) Musgo esporofita. Cada uno con un pie, seta y cápsula, el musgo capilar esporofita crece en la parte superior de las gametofitas. Dentro de la cápsula se producen esporas.

FIGURA 27-6 Briofitas: musgos

de la esporofita diploide. En contraste, el musgo esporofito está unido y depende nutricionalmente de la gametofita.

Los musgos constituyen una parte no visible pero significativa de su ambiente. Tienen un importante papel en la formación de suelo. Los musgos, que forman matas que cubren la roca, finalmente mueren y forman una delgada capa de materia orgánica en la que pueden crecer céspedes y otras plantas. Puesto que crecen firmemente empacados en densas colonias, los musgos mantienen el suelo en su lugar y ayudan a evitar la erosión. Al mismo tiempo, retienen la humedad que necesitan ellos y otros organismos. Los ampelis y otras aves usan el musgo, junto con ramas y césped, como material para fabricar nidos.

Comercialmente, los musgos más importantes son el musgo de turbera del género *Sphagnum*. Una de las características distintivas de las "hojas" de *Sphagnum* es la presencia de muchas grandes células vacías que absorben y retienen el agua. Esta característica hace los musgos de turbera un útil material de empacado para embarcar plantas vivas así como buen acondicionador del suelo. Añadido a suelos arenosos, por ejemplo, el musgo de turbera ayuda a absorber y retener la humedad.

Las condiciones ácidas y anaerobias de una turbera retardan el crecimiento de descomponedores bacteriales y fúngicos. Como resultado, los musgos de turbera muertos se acumulan como gruesos depósitos, algunos de varios metros de profundidad, bajo la mata creciente de musgos de turbera vivos. Con el tiempo, el material orgánico se comprime para formar *turba*. En algunos países, como Irlanda y Escocia, los habitantes cortan bloques de la turba acumulada durante cientos de años en la turbera, los secan y queman como combustible. En algunas ocasiones, durante las excavaciones de antiguas turberas en Irlanda y otras partes de Europa, se descubrieron restos humanos bien preservados (**FIGURA 27-8**).

Con frecuencia, el nombre *musgo* (en inglés, *moss*) se malinterpreta para referirse a plantas que no son verdaderos musgos. Por ejemplo, el "musgo caribú" (reindeer moss) es un liquen que es una forma de vegetación dominante en la tundra ártica, el heno ("musgo español", Spanish moss) es una planta con flores, y los licopodios club moss (club moss) (se estudian más adelante en este capítulo) es un pariente de los helechos.

Las gametofitas hepáticas son o taloides o foliosas

Las **hepáticas** (filo Hepatophyta) consisten en aproximadamente 6000 especies de plantas no vasculares con una generación gametofita dominante, pero las gametofitas de algunas hepáticas son muy diferentes de las de los musgos. Su forma corporal usualmente es una estructura aplanada lobulada llamada **talo**, que no se diferencia en hojas, tallos o raíces. La hepática común, *Marchantia polymorpha*, es taloide (**FIGURAS 27-9a** y **b**). Las hepáticas se llaman así porque los lóbulos de sus talos parecen superficialmente los lóbulos del hígado humano. En la parte inferior del talo de la hepática hay mizoides capilares que anclan la planta al suelo. Otras hepáticas, conocidas como *hepáticas foliosas*, parecen superficialmente musgos, con láminas parecidas a hojas, "tallos" y rizoides en lugar de talos lobulados (**FIGURA 27-9c**). Como en los musgos, las "hojas" de las hepáticas foliosas consisten en una sola capa de células indiferenciadas. Como otras briofitas, las hepáticas son plantas pequeñas, por lo general no visibles, que principalmente están restringidas a ambientes húmedos. A diferencia de musgos, antoceros y otras plantas,

PUNTO CLAVE La fase dominante en el ciclo vital de los musgos, como en el de otras briofitas, es la gametofita.

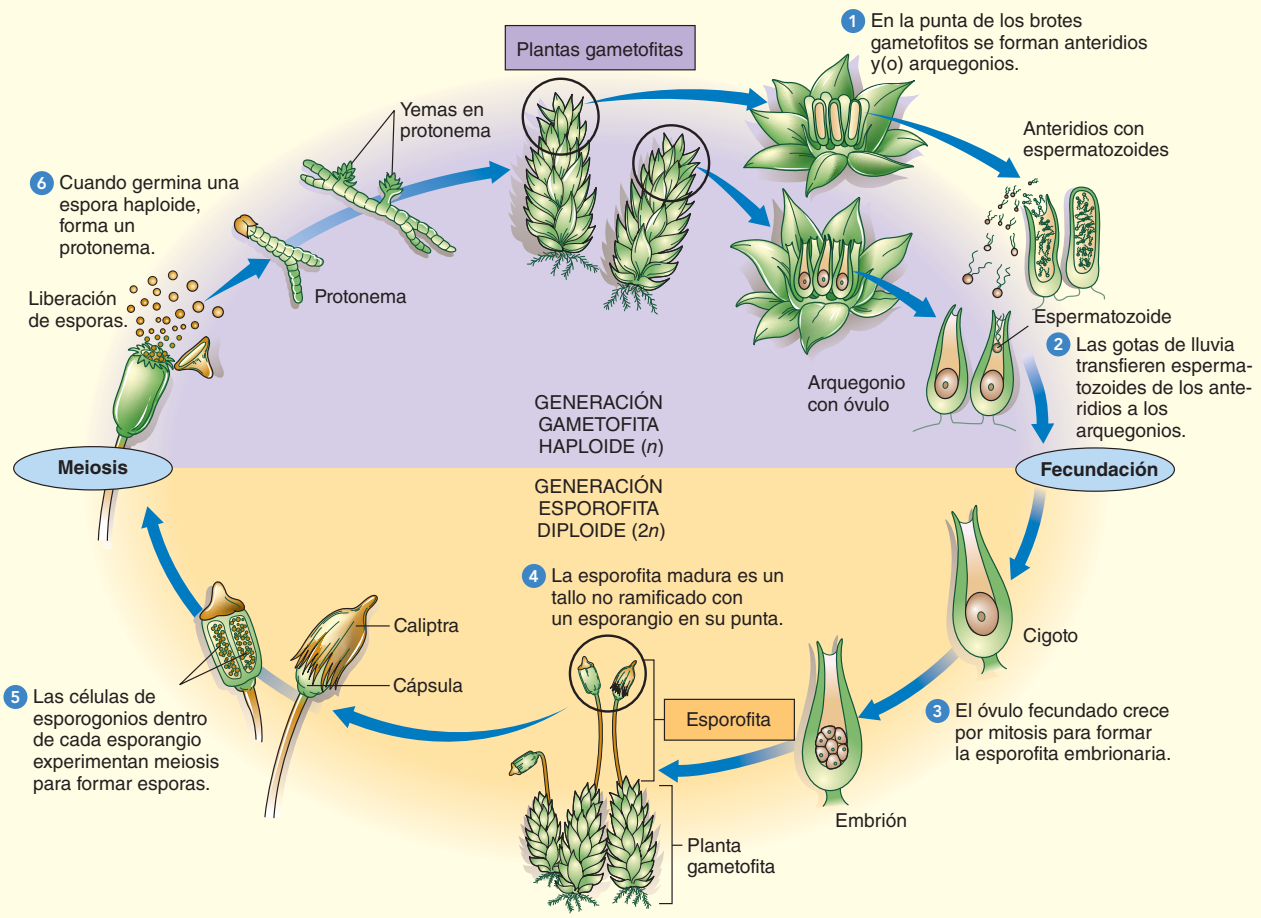


FIGURA 27-7 ***Animada*** **El ciclo vital de los musgos**

La generación gametofita es dominante en el ciclo vital de los musgos. Después de la reproducción sexual, la esporofita crece a partir de la gametofita.

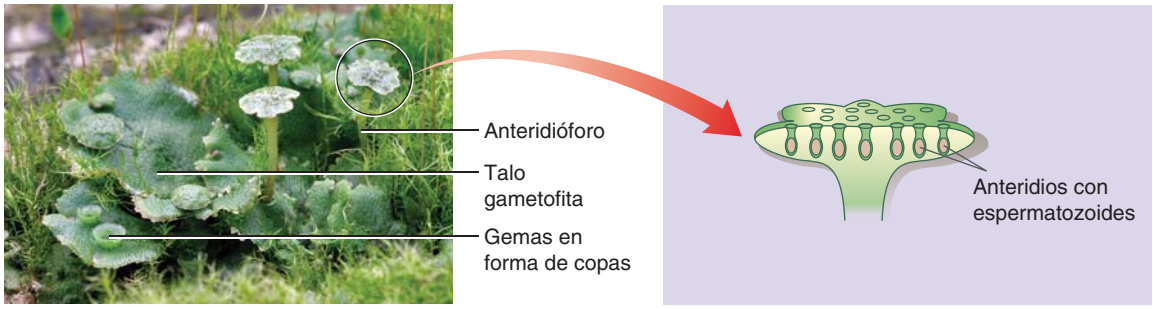
© Robin Weaver/Alamy

FIGURA 27-8 **Restos humanos preservados en una turbera de Dinamarca**

La vestimenta y características del hombre de Tollund, a quien se estima una edad aproximada de 2000 años, están notablemente bien preservadas debido a que las condiciones ácidas de la turbera inhibieron la descomposición.

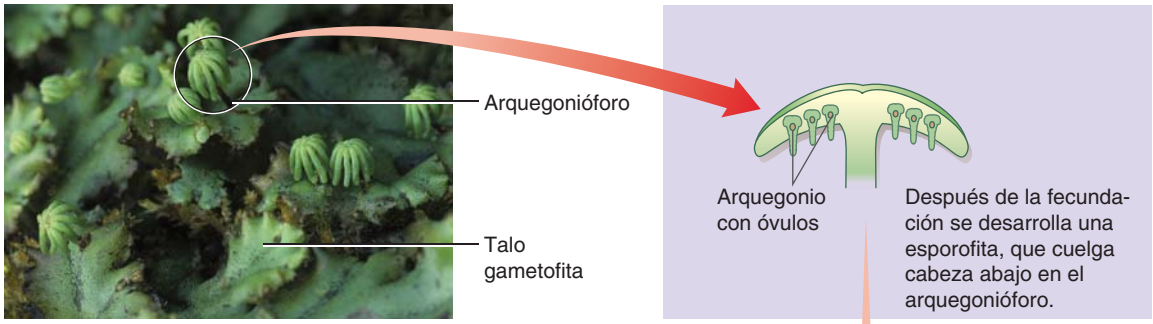
las hepáticas carecen de estomas, aunque algunas hepáticas tienen poros superficiales que se considera que son análogos a las estomas.

Las hepáticas se reproducen tanto sexual como asexualmente (vea las figuras 27-9a y 27-9b). Su reproducción sexual involucra la producción de arquegonios y anteridios en la gametofita haploide. En algunas hepáticas, estos gametangios se encuentran en estructuras como tallos llamadas *arquegonióforos*, que portan arquegonios y los anteridióforos que portan anteridios. Su ciclo de vida básicamente es el



© blickwinkel/Alamy

(a) Lóbulos aplanados parecidos a listón caracterizan la gametofita de la hepática común (*Marchantia polymorpha*). Este talo gametofita masculino tiene gemas en forma de copas y anteridióforos, que producen anteridios que portan espermatozoides.



Ed Reschke/Peter Arnold, Inc.

(b) Arquegonióforos en el talo gametofita femenino de *M. polymorpha* producen arquegonios que portan óvulos. Las esporofitas hepáticas, que siempre están unidas y dependen de la planta gametofita, consisten en un pie, seta y cápsula. La meiosis ocurre en la cápsula y produce esporas haploides.

© Custom Medical Stock Photo/Alamy

(c) *Porella* es una hepática foliosa. La planta foliosa es la gametofita. Tiene anteridios y arquegonios en ramas especiales que parecen muy similares a las ramas no reproductoras. Después de la fecundación, se desarrolla una pequeña esporofita que produce esporas después de la meiosis.

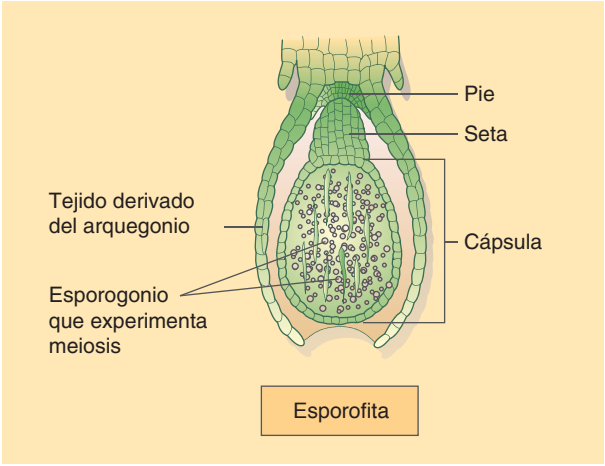


FIGURA 27-9 **Briofitas: hepáticas**

mismo que el de los musgos, aunque algunas de las estructuras lucen muy diferentes. Las gotas de lluvia que salpican transportan los espermatozoides a los arquegonios, donde ocurre la fecundación. El cigoto resultante crece en un embrión multicelular que se convierte en una esporofita madura. La esporofita hepática se adhiere a la gametofita, como en los musgos. Los esporogonios en la cápsula de la esporofita experimentan meiosis, lo que produce esporas haploides. Cada espora tiene el potencial de desarrollarse en una gametofita verde, y el ciclo continúa.

Algunas hepáticas se reproducen asexualmente al formar pequeñas bolas de tejido llamadas **gemas**, que se encuentran en una estructura con forma de copa, que son cuerpos multicelulares vegetativos que se desarrollan en forma de copa directamente sobre el talo de la hepática (vea la figura 27-9a). Las gotas de lluvia y pequeños animales ayudan a dispersar las gemas. Cuando una gema encuentra un lugar adecuado, crece en un nuevo talo hepático. Las hepáticas también pueden reproducirse asexualmente mediante talos que ramifican y crecen. Los lóbulos de talo individuales se estiran, y cada uno se convierte en una planta separada cuando muere la parte más vieja del talo que originalmente conectó los lóbulos individuales.

Las gametofitas antoceros son plantas taloides poco notorias

Los **antoceros** (filo Anthocerophyta) son un pequeño grupo de más o menos 100 especies de briofitas cuyas gametofitas recuerdan superficialmente las de las hepáticas taloides. Los antoceros viven en hábitats difíciles como campos desérticos y bordes del camino.

Los antoceros pueden o no estar cercanamente emparentados con otras briofitas. Por ejemplo, su estructura celular, en particular la presencia de un solo gran cloroplasto en cada célula, recuerda ciertas células de algas más que células de plantas. En contraste, musgos, hepáticas y otras plantas tienen muchos cloroplastos con forma de disco por célula.

En el antocero común (*Anthoceros natans*), los arquegonios y anteridios están incrustados en el talo gametofita en lugar de en arquegonióforos y anteridióforos. Después de la fecundación y el desarrollo, el esporofito parecido a aguja se proyecta fuera del talo gametofita y forma una punta o "cuerno", de ahí el nombre de *antocero*.* Con frecuencia, una sola gametofita produce múltiples esporofitas (**FIGURA 27-10**). Ocurre meiosis y forma esporas dentro de cada **esporangio**, o estuche de esporas. El esporangio se abre de tajo desde la parte superior para liberar las esporas; cada espora puede dar lugar a un nuevo talo gametofita. Una característica única de los antoceros es que las esporofitas, a diferencia de musgos y hepáticas, siguen creciendo desde su base por el resto de la vida de la gametofita, una característica conocida como **crecimiento indeterminado**. Algunos botánicos piensan que el crecimiento indeterminado puede indicar que los antoceros evolucionaron a partir de plantas con esporofitas más grandes y más complejas.

Las briofitas se utilizan para estudios experimentales

Los botánicos usan ciertas briofitas como modelos experimentales para estudiar muchos aspectos fundamentales de la biología de las plantas, incluidas genética, crecimiento y desarrollo, ecología vegetal, hormonas vegetales y *fotoperiodismo*, que es la respuesta de las plantas a períodos variables de duración de la noche y el día.

El musgo *Physcomitrella patens* es un organismo de investigación particularmente importante para estudiar la evolución de las plantas

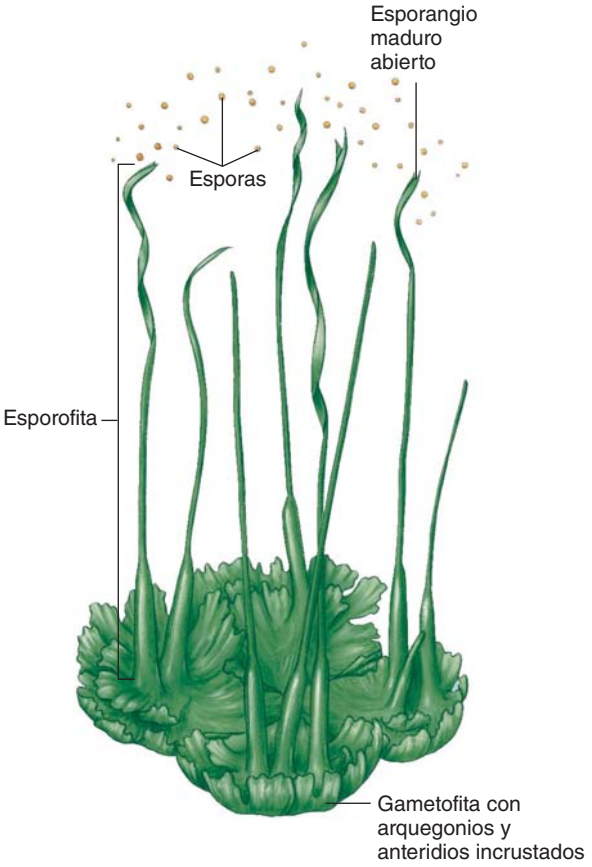


FIGURA 27-10 **Briofitas: antoceros**
La gametofita del antocero común (*Anthoceros natans*) es un pequeño talo con rizoides unicelulares en la superficie inferior (ventral). Después de la fertilización, las esporofitas se proyectan hacia afuera de la gametofita, y forman "cuernos".

porque sus características y genoma pueden compararse con los de algas y plantas con flores (**FIGURA 27-11**). En este aspecto, *Physcomitrella* es una planta equivalente a la mosca de la fruta *Drosophila*, que es un importante organismo modelo para estudios de herencia, desarrollo y evolución animales. Como organismos experimentales, *Physcomitrella* y otras briofitas son fáciles de crecer en medios artificiales y no requieren mucho espacio porque son muy pequeñas.

Recapitulación: los detalles de la evolución briofita se basan en fósiles y en evidencia estructural y molecular

Las plantas son un **grupo monofilético**; esto es, todas las plantas probablemente evolucionaron a partir de un alga verde ancestral común. La evidencia fósil indica que las briofitas son plantas antiguas, probablemente el primer grupo de plantas en surgir del ancestro vegetal común. El registro fósil de las briofitas antiguas es incompleto, y consiste principalmente en esporas y pequeños fragmentos de tejido, y pueden interpretarse en diferentes formas. Como resultado, no ofrece una respuesta definitiva acerca de la evolución briofita.

Los fósiles vegetales reconocibles más antiguos datan de 425 millones de años aproximadamente. Estos fósiles parecen hepáticas modernas en muchos aspectos, pero las esporas virtualmente son idénticas a las que se encontraron en rocas de hace 470 millones de años. En 2003,

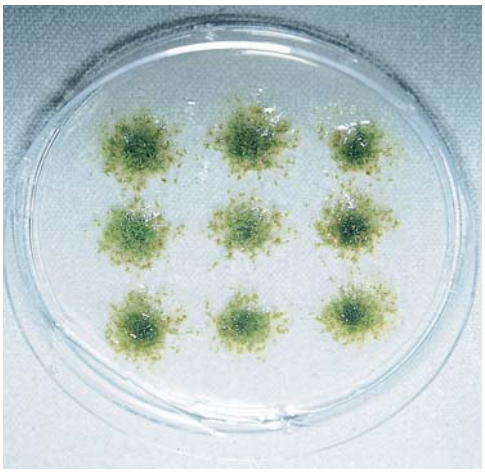
*N.T. Literalmente, *antocero* significa en griego "flor cuerno".

EXPERIMENTO CLAVE

PREGUNTA: ¿El genoma de *Physcomitrella* revela alguna clave acerca de la evolución de las plantas?

HIPÓTESIS: La comparación del genoma del organismo modelo *Physcomitrella* con los genomas de otras plantas terrestres, así como de algas verdes, proporcionará detalles de los genes que probablemente estuvieron asociados con la colonización de la tierra.

EXPERIMENTO: Varias docenas de científicos en Alemania, Estados Unidos, Japón, Reino Unido, Australia, Canadá y Bélgica colaboraron para producir la secuencia del genoma del organismo modelo *Physcomitrella* (vea fotografía). Esta briofita se seleccionó porque los investigadores usan *Physcomitrella* en gran variedad de experimentos y tienen buena comprensión de su biología.



Cortesía de David J. Cove, University of Leeds

Después de secuenciar el genoma de *Physcomitrella*, se comparó con los genomas disponibles para algas verdes (*Ostreococcus* y *Chlamydomonas*) y plantas terrestres: la planta con flores modelo *Arabidopsis*, arroz (*Oryza sativa*) y álamo balsámico de California (*Populus trichocarpa*).

RESULTADOS Y CONCLUSIONES: Los investigadores descubrieron que *Physcomitrella* perdió algunos genes necesarios para la vida en el agua y obtuvo nuevos genes necesarios para la vida sobre tierra. Toda planta terrestre tiene que enfrentar los mismos retos ambientales, como obtener suficiente agua y evitar la pérdida excesiva de ésta, tolerar temperaturas altas y bajas, y adaptarse a crecientes niveles de radiación solar. Estos desafíos dieron por resultado muchas modificaciones en los diseños corporales de las plantas y en procesos fisiológicos.

Las briofitas y las plantas vasculares que viven en la actualidad representan restos de las primeras plantas que colonizaron la tierra hace unos 450 ma. Comparada con las algas verdes, *Physcomitrella* carece de los genes necesarios para sobrevivir en ambientes acuáticos, pero ganó genes que involucran moléculas de señalización vegetal (auxina, ácido abscísico y citoquininas) necesarias para adaptarse a sequías, temperaturas extremas y recepción de luz. En comparación con *Physcomitrella*, otras plantas terrestres ganaron moléculas de señalización adicionales (giberelinas, ácido jasmónico y brasinosteroides) que permiten una tolerancia más compleja a las sobrecargas ambientales.

Debido a su posición intermedia en la evolución (es decir: entre las algas verdes y las plantas vasculares terrestres), el genoma de *Physcomitrella* permite a los biólogos reconstruir cuáles genes pudieron adquirirse y perderse durante la colonización de la tierra por parte del último ancestro común de todas las plantas terrestres.

Fuente: Rensing, S. A., et al., "The *Physcomitrella* Genome Reveals Evolutionary Insights into the Conquest of Land by Plants." *Science*, Vol. 319, 4 de enero de 2008.

FIGURA 27-11 El musgo *Physcomitrella*: la primera briofita de la que se tiene la secuencia de su genoma

científicos reportaron fragmentos fósiles de pequeñas plantas parecidas a hepáticas asociadas con esporas antiguas que se descubrieron en Omán. Esta evidencia sugiere que las plantas parecidas a hepáticas pudieron ser las plantas más antiguas en colonizar la tierra.

Repaso

- ¿Cuáles de las siguientes son partes de la generación gametofita en musgos: anteridios, cigoto, embrión, cápsula, arquegonios, espermatozoides, óvulos, esporas y protonema?
- ¿En qué se parecen musgos, hepáticas y antoceros? ¿Cómo se distingue cada grupo?

27.3 PLANTAS VASCULARES SIN SEMILLAS

OBJETIVOS DE APRENDIZAJE

6 Discutir las características que distinguen a las plantas vasculares sin semillas de algas y briofitas.

7 Mencionar y describir brevemente los dos filos de plantas vasculares sin semillas.

8 Describir el ciclo de vida de los helechos y comparar sus generaciones esporofitas y gametofitas.

9 Comparar los ciclos de vida generalizados de las plantas homosporas y heterosporas.

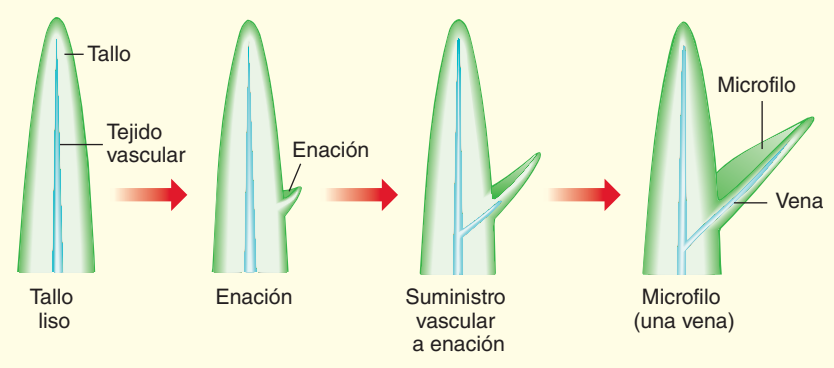
La adaptación más importante encontrada en las plantas vasculares sin semillas, aunque ausente en algas y briofitas, son los tejidos vasculares especializados, xilema y floema, para sostén y conducción. Este sistema de conducción permite a las plantas vasculares crecer más grandes que las briofitas porque el agua, los minerales y el azúcar se transportan a todas partes de la planta. Aunque las plantas vasculares sin semillas en ambiente templados son relativamente pequeñas, los helechos arborescentes en los trópicos pueden crecer hasta alturas de 18 m. Todas las plantas vasculares sin semillas tienen tallos verdaderos con tejidos vasculares, y la mayoría también tiene raíces y hojas verdaderas.

Los botánicos han estudiado ampliamente la evolución de la hoja como el principal órgano de fotosíntesis. Los dos tipos básicos de hojas verdaderas, microfilos y megafilos, evolucionaron independientemente unos de otros (**FIGURA 27-12**). Los **microfilos,** que por lo general son pequeños y tienen una sola hebra vascular, probablemente evolucionaron a partir de pequeñas extensiones proyectadas de tejido de tallo (*enaciones*). Sólo un grupo de plantas vivas, los licopodios, tienen microfilos.

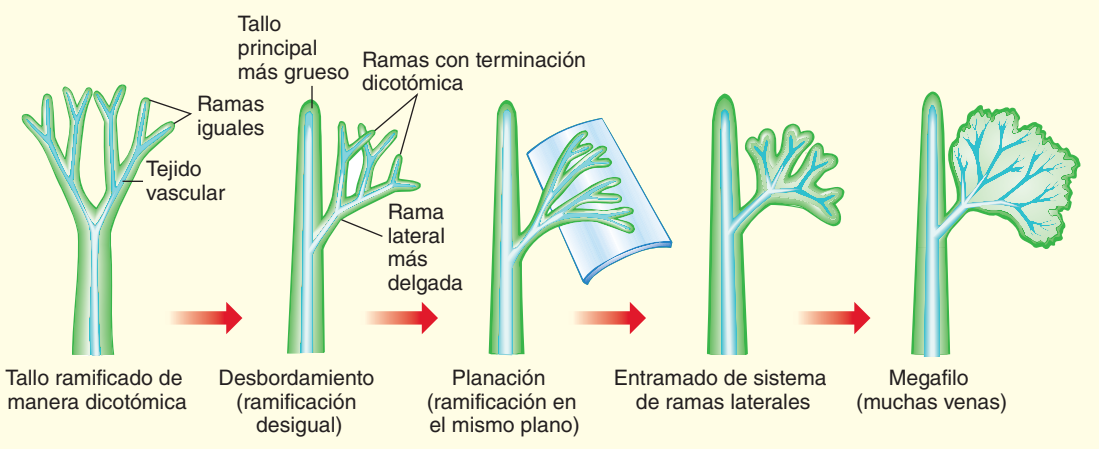
En contraste, los **megafilos** quizás evolucionaron a partir de tallos ramificados que gradualmente se llenaron con tejido adicional (*entramado*) para formar la mayoría de las hojas como se conocen en la actualidad. Los megafilos tienen más de una hebra vascular, como se esperaría si evolucionaron a partir de sistemas ramificados. Helechos (con excepción de Psilotum, que se estudia más adelante en el capítulo), gimnospermas y plantas con flores tienen megafilos.

Evidencia reciente sugiere que los megafilos evolucionaron durante un período de 40 millones de años en la era Paleozoica tardía en respuesta a un gradual declive en el nivel de CO_2 atmosférico. Conforme declinó el CO_2, las plantas desarrollaron una lámina aplanada con más estomas para el intercambio de gases. (Más estomas permitieron a las células en el interior de la hoja obtener suficiente CO_2).

Existen dos clados principales de plantas vasculares sin semillas: licopodios y helechos. Originalmente los biólogos consideraron que las



(a) Evolución de microfilos. Probablemente los microfilos se originaron como excrecencias (enaciones) de tejido del tallo que más tarde desarrolló una sola hebra vascular. Los licopodios tienen microfilos.



(b) Evolución de megafilos. Probablemente los megafilos evolucionaron a partir de la modificación evolutiva de ramas laterales. El entramado es el proceso evolutivo en el que los espacios entre ramas cercanas se llenan con células que contienen clorofila. Helechos, colas de caballo, gimnospermas y plantas con flores tienen megafilos.

FIGURA 27-12 Evolución de microfilos y megafilos

colas de caballo y Psilotum se distinguen lo suficiente como para clasificarse en filos separados. Sin embargo, muchos tipos de evidencia, como comparaciones de ADN y semejanzas en estructura de espermatozoides, dieron como resultado su reclasificación como helechos. Como se muestra en la **FIGURA 27-13**, los helechos, incluidas colas de caballo y Psilotum, son un grupo monofilético y los parientes vivos más cercanos de las plantas con semillas (vea también la tabla 27-2).

Los licopodios son plantas pequeñas con rizomas y cortas ramas erguidas

Los **licopodios** (filo Lycopodiophyta) fueron plantas importantes hace millones de años, cuando las especies que ahora están extintas con frecuencia alcanzaban grandes alturas (**FIGURA 27-14a**). Estas grandes plantas con forma de árbol fueron importantes contribuyentes a los actuales depósitos de carbón (vea *Preguntas acerca de: Plantas antiguas y formación de carbón*).

Las más o menos 1200 especies de licopodios que viven actualmente, como *Lycopodium* (**FIGURA 27-14b**), son pequeñas (menos de 25 cm de alto) plantas atractivas comunes en los bosques templados. Poseen raíces verdaderas; tanto rizomas como tallos aéreos erguidos; y pequeñas hojas con forma de escama (microfilos). Los esporangios se encuentran en hojas reproductoras que o están en grupos en estróbilos con forma de cono en las puntas de los tallos, o dispersos en áreas reproductoras a lo largo del tallo. Los licopodios son siempre verdes y con frecuencia aparecen en guirnaldas de navidad y otras decoraciones. En algunas áreas están en peligro de extinción por sobreexplotación.

Que los nombres comunes en ocasiones confunden en biología se evidencia vívidamente en este grupo de plantas. Los nombres más comunes para el filo Lycopodiophyta son licopodios y pino terrestre, ni son musgos, que son no vasculares, ni son pinos, que son plantas con semillas.

Los helechos son un grupo diverso de plantas vasculares que forman esporas

La mayoría de las 11,000 especies de **helechos** (filo Pteridophyta) son terrestres, aunque algunas se adaptaron a hábitats acuáticos. Los helechos abarcan desde los trópicos hasta el círculo ártico, y la mayoría de las especies vive en selvas tropicales, donde se sitúan en las ramas altas de los árboles. En las regiones templadas, los helechos usualmente habitan pantanos, marismas, lechos de arroyos y bosques húmedos (**FIGURA 27-15a**). Algunas especies crecen en campos, grietas rocosas en riscos o montañas, o incluso desiertos.

El ciclo de vida de los helechos involucra una alternancia claramente definida de generaciones. Los helechos cultivados como plantas domésticas (como el helecho común, los Adiantum y los Platycerium) representan la generación esporofita más grande y más visible.

El helecho esporofito consiste en un tallo subterráneo horizontal, o *rizoma*, que tiene hojas, llamadas *frondas*, y raíces verdaderas. Conforme cada fronda joven sale del suelo, está firmemente enrollada y se parece a la cabeza de un violín, de ahí el nombre de *cabeza de violín* (**FIGURA 27-15b**). Conforme crece la cabeza de violín, se desenrolla y expande para formar frondas. Las frondas de los helechos comúnmente son compuestas (la lámina se divide en foliolos), y los foliolos forman hojas bellamente complejas. Frondas, raíces y rizomas contienen tejidos vasculares.

Por lo general, la producción de esporas ocurre en ciertas áreas de las frondas, que desarrollan esporangios. Muchas especies portan los esporangios en grupos, llamados **soros** (**FIGURAS 27-15c** y **d**). Dentro de los esporangios, los espermatozoides (células madre de esporas) experimentan meiosis para formar esporas haploides. Los esporangios explotan y descargan esporas que pueden germinar y crecer por mitosis en gametofitas.

El helecho gametofita maduro, que no tiene parecido con la esporofita, es una pequeña (menos de la mitad del tamaño de una uña) estructura verde con forma de corazón que crece aplanada contra el suelo. El helecho gametofita, llamado **protalo**, carece de tejidos vasculares y tiene pequeños rizoides de absorción, parecidos a cabellos, para anclarse (**FIGURA 27-15e**). Por lo general, el protalo produce

PUNTO CLAVE Las plantas vasculares sin semillas incluyen licofitas y helechos.

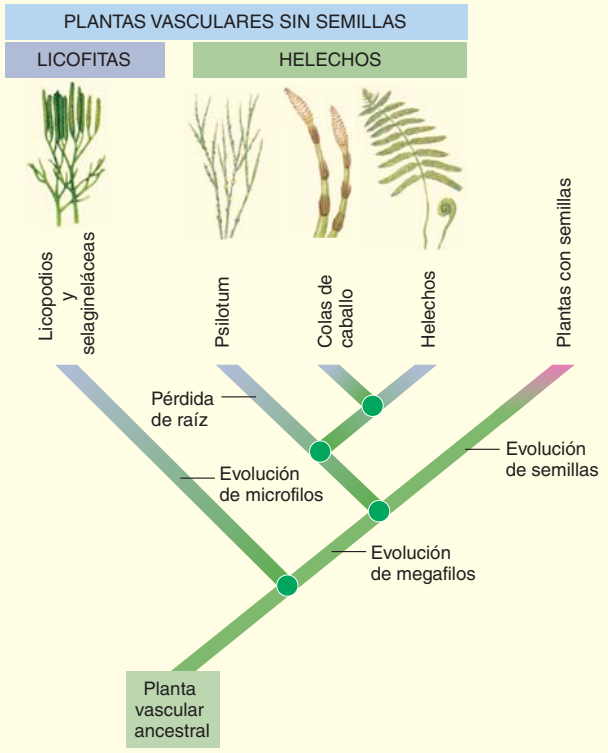
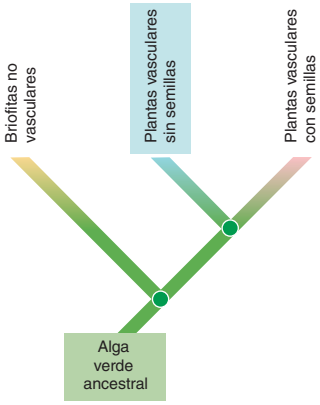
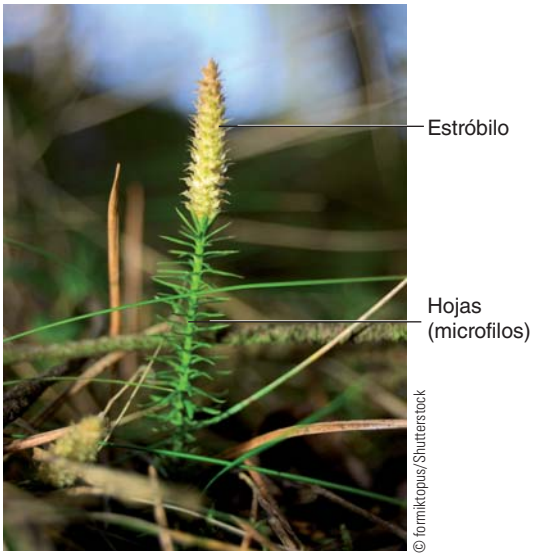


FIGURA 27-13 Relaciones evolutivas entre plantas vasculares sin semillas existentes

Estas relaciones se basan en comparaciones estructurales y moleculares.



(a) Reconstrucción de *Lepidodendron*, un antiguo licopodio del tamaño de un gran árbol. Numerosos fósiles de *Lepidodendron* se conservaron en depósitos de carbón, particularmente en Gran Bretaña y el centro de Estados Unidos. (Dibujo con base en Hirmer, M., *Handbuch der Paläobotanik*, R. Olderbourg, Munich, 1927).



© formiktopus/Shutterstock

(b) La esporofita de *Lycopodium*, un licopodio, tiene pequeñas hojas siempre verdes con forma de escama (microfilos). Las esporas se producen en esporangios sobre hojas reproductoras agrupadas en un estróbilo con forma de cono (*se muestra*) o, en otras especies, dispersas a lo largo del tallo.

◀ **FIGURA 27-14 Plantas vasculares sin semillas: licopodios**

Preguntas acerca de

PLANTAS ANTIGUAS Y FORMACIÓN DE CARBÓN

¿Cómo se formó el carbón del que depende la sociedad industrial para producir energía? El carbón, que se quema para producir electricidad y para fabricar artículos de acero y hierro, es uno de los combustibles fósiles más importantes. Aunque se extrae de minas, el carbón no es un mineral inorgánico como el oro o el aluminio, sino un material orgánico formado a partir de los restos de antiguas plantas vasculares, en particular las del período Carbonífero, hace aproximadamente 320 ma. Cuatro grupos principales de plantas contribuyeron a la formación de carbón. Dos fueron plantas vasculares sin semillas: licopodios y helechos (vea la figura), incluidos colas de caballo. Los otros dos fueron plantas con semillas: helechos con semillas (ahora extintos) y las primeras gimnospermas.

Es difícil imaginar que los parientes de los pequeños y pocos notorios licopodios, helechos y colas de caballo de hoy, fueron tan significativos en la formación de grandes lechos de carbón. Sin embargo, muchos miembros de estos grupos que existieron durante el período Carbonífero eran gigantes en comparación con sus contrapartes modernos y formaron bosques inmensos. (La figura 21-12 muestra una reconstrucción de un bosque carbonífero).

El clima durante el período Carbonífero era templado, húmedo y benigno. Las plantas en la mayoría de los lugares podían crecer todo el año debido a las condiciones favorables. Los bosques de estas plantas con frecuencia crecían en áreas pantanosas de lecho bajo que se inundaban periódicamente cuando se elevaba el nivel del mar. Conforme el nivel del mar retrocedía, estas plantas se restablecían.

Cuando estas grandes plantas morían o eran derribadas por una tormenta, se descomponían de manera incompleta porque estaban cubiertas con agua de pantano. (Las condiciones anaerobias del agua evitaban que los hongos que pudrían la madera descompusieran las plantas, y las bacterias anaerobias no descomponían la madera rápidamente). Por ende, a lo largo del tiempo, el material vegetal parcialmente descompuesto se acumulaba y consolidaba.

Capas de sedimento se formaban sobre el material vegetal cada vez que el nivel del agua se elevaba e inundaba los pantanos de lecho bajo. Con el tiempo, el calor y la presión se acumularon sobre estas capas y convirtieron el material vegetal en carbón y las capas de sedimento en roca sedimentaria. Mucho más tarde, levantamientos geológicos elevaron las capas de carbón y roca sedimentaria. Generalmente, el carbón se encuentra en mantos, capas subterráneas que varían en grosor de 2.5 cm a más de 30 m.

© David Lyons/Alamy

Esta pieza de carbón del Carbonífero contiene un helecho fosilizado. El carbón y el fósil son de aproximadamente 300 millones de años.

Los diversos grados de carbón (lignita, el grado más bajo; subbituminoso; bituminoso; y antracita, el grado más alto) se formaron como resultado de las diferentes temperaturas y presiones a las que estuvo expuesta la capa. El carbón expuesto a mayor calor y presión durante su formación es más seco, más compacto (y por lo tanto más duro) y tiene mayor poder calorífico (esto es: mayor contenido energético).

tanto arquegonios como anteridios en su parte inferior. Cada arquegonio contiene un solo óvulo, mientras que en cada anteridio se producen numerosos espermatozoides.

Los helechos usan agua como medio de transporte. El espermatozoide flagelado nada, por lo general desde un protalo cercano, hasta el cuello de un arquegonio a través de una delgada película de agua sobre el suelo bajo el protalo. Después de que uno de los espermatozoides fecunda el óvulo, crece por mitosis un cigoto diploide hasta un embrión multicelular (una esporofita inmadura). En esta etapa, el embrión esporofito se adhiere y depende de la gametofita; pero conforme el embrión madura, el protalo palidece y muere, y la esporofita adquiere vida libre.

El ciclo de vida del helecho alterna entre la esporofita diploide dominante, con su rizoma, raíces y frondas, y la gametofita haploide (protalo) (**FIGURA 27-16**). La generación esporofita es dominante no sólo porque es más grande que la gametofita, sino también porque persiste durante un período extenso (la mayoría de los helechos esporofitas son perennes), mientras que la gametofita muere poco después de reproducirse.

Los Psilotum se clasifican como helechos reducidos

En la actualidad sólo existen alrededor de 12 especies de **Psilotum** (filo Pteridophyta), y el registro fósil contiene muchas especies extintas. Los Psilotum, que viven sobre todo en los trópicos y subtrópicos, son relativamente simples en estructura y carecen de raíces y hojas verdaderas, pero tienen tallos vascularizados. *Psilotum nudum*, un psilotum representativo, tiene tanto rizoma subterráneo horizontal como tallos aéreos verticales (**FIGURA 27-17a**). Siempre que el tallo se bifurca, o ramifica, se divide en dos mitades iguales. Los botánicos llaman a esta bifurcación **ramificación dicotómica**. En contraste, cuando la mayoría de los tallos vegetales se ramifica, un tallo es más vigoroso y se convierte en el tronco principal.

Los tallos erguidos de *Psilotum* son verdes y son los principales órganos de fotosíntesis. Pequeños esporangios redondos, llevados directamente sobre los tallos aéreos erectos, contienen esporogonias que experimentan meiosis para formar esporas haploides. Después de dispersarse, las esporas germinan para formar protalos haploides. Dado que crecen en el subsuelo, los protalos de Psilotum son difíciles de estudiar (**FIGURA 27-17b**). No son fotosintéticos como resultado de su ubicación subterránea, y aparentemente tienen una relación simbiótica con hongos micorrizos que les proporcionan azúcares y minerales esenciales (vea el capítulo 29).

Los botánicos han estudiado cuidadosamente los Psilotum en años recientes. Datos moleculares, incluidas comparaciones de secuencias de nucleótidos de ARN ribosómico, ADN cloroplasto y ADN mitocondrial en especies vivas, apoyan la hipótesis de que los Psilotum deberían clasificarse como helechos reducidos en lugar de como representantes supervivientes de plantas vasculares extintas (vea más adelante en este capítulo la discusión acerca de las riniofitas).

Las colas de caballo son una línea evolutiva de los helechos

Hace aproximadamente 300 ma las **colas de caballo** (filo Pteridophyta) estaban entre las plantas dominantes y crecían tan grandes como árboles modernos (**FIGURA 27-18a**). Puesto que contribuyen a los grandes depó-

Ed Reschke

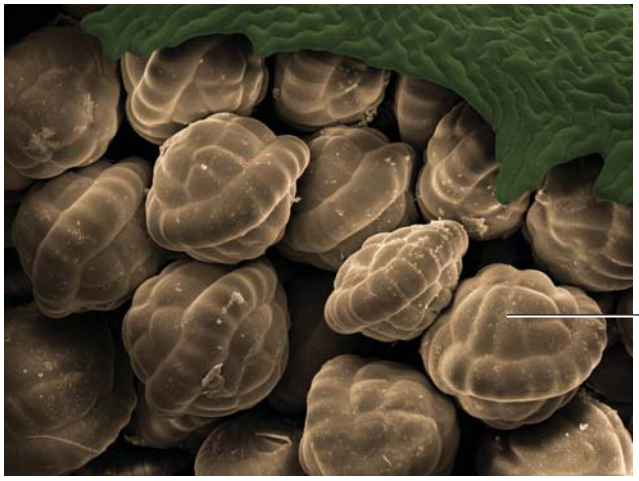
(a) Frondas. El helecho de navidad (*Polystichum acrostichoides*), fotografiado en las montañas Great Smoky en Tennessee, tiene frondas que crecen hasta 0.6 m de altura.

© Cengage

(b) Cabezas de violín. Algunas cabezas de violín son comestibles.

John Arnaldi

(c) Soros. Estos soros redondos de helecho palma (*Polypodium aureum*) están ordenados en dos hileras prominentes en la parte inferior de la hoja.



Ted Kinsman/Photo Researchers, Inc.

(d) Esporangios. MEB de esporangios en un soro de helecho (*Dryopteris filix-mas*).

100 µm

© Carolina Biological Supply Company/Phototake. All rights reserved.

(e) Protalo. El protalo es la generación gametofita de un helecho.

3 mm

FIGURA 27-15 Plantas vasculares sin semillas: helechos

sitos de carbón de la Tierra, estas colas de caballo antiguas, como los licopodios antiguos, todavía son significativos el día de hoy.

Las pocas colas de caballo supervivientes, aproximadamente 15 especies en el género *Equisetum*, crecen sobre todo en hábitats pantanosos húmedos y miden menos de 1.3 m, pero son extremadamente distintivos (**FIGURA 27-18b**). Están distribuidos de manera amplia en todos los continentes, excepto en Australia. Tradicionalmente clasificados en su propio filo, las colas de caballo ahora se agrupan con los helechos. Esta reclasificación se basa en semejanzas moleculares entre las colas de caballo y otros helechos.

Las colas de caballo tienen raíces, tallos (tanto rizomas como tallos aéreos erectos) y hojas pequeñas verdaderos. Los tallos articulados huecos están impregnados con sílice, lo que les brinda una textura arenosa. Pequeñas hojas, interpretadas como megafilos reducidos, se fusionan en espirales en cada nodo (el área sobre el tallo donde se unen las hojas). El tallo verde es el principal órgano de fotosíntesis. Las colas de caballo se llaman así porque ciertos tallos vegetativos (no reproductores) tienen espirales de ramas que les brindan la apariencia de una tupida cola de caballo. En el pasado, las colas de caballo se llamaban "juncos para fregar" y se usaban para tallar cazos y sartenes en los lechos de los ríos.

Cada rama reproductora de una cola de caballo tiene un **estróbilo** terminal parecido a cono. Los estróbilos consisten en varias estructuras con forma de sombrilla formando un tallo, cada una de las cuales porta de 5 a 10 esporangios en un círculo alrededor de un eje común.

El ciclo de vida de las colas de caballo es similar en muchos aspectos al ciclo de vida del helecho. En las colas de caballo, como en los helechos, la esporofita es la planta visible, mientras que la gametofita es un minúsculo talo lobulado que varía en ancho desde el tamaño de un alfiler hasta alrededor de 1 cm de diámetro. Esporofitas y gametofitas son fotosintéticas y nutricionalmente independientes en la madurez. Como los helechos, las colas de caballo requieren agua como medio para que los espermatozoides flagelados naden hasta el óvulo.

PUNTO CLAVE La fase dominante en el ciclo de vida de los helechos, como el de todas las otras plantas vasculares, es la esporofita.

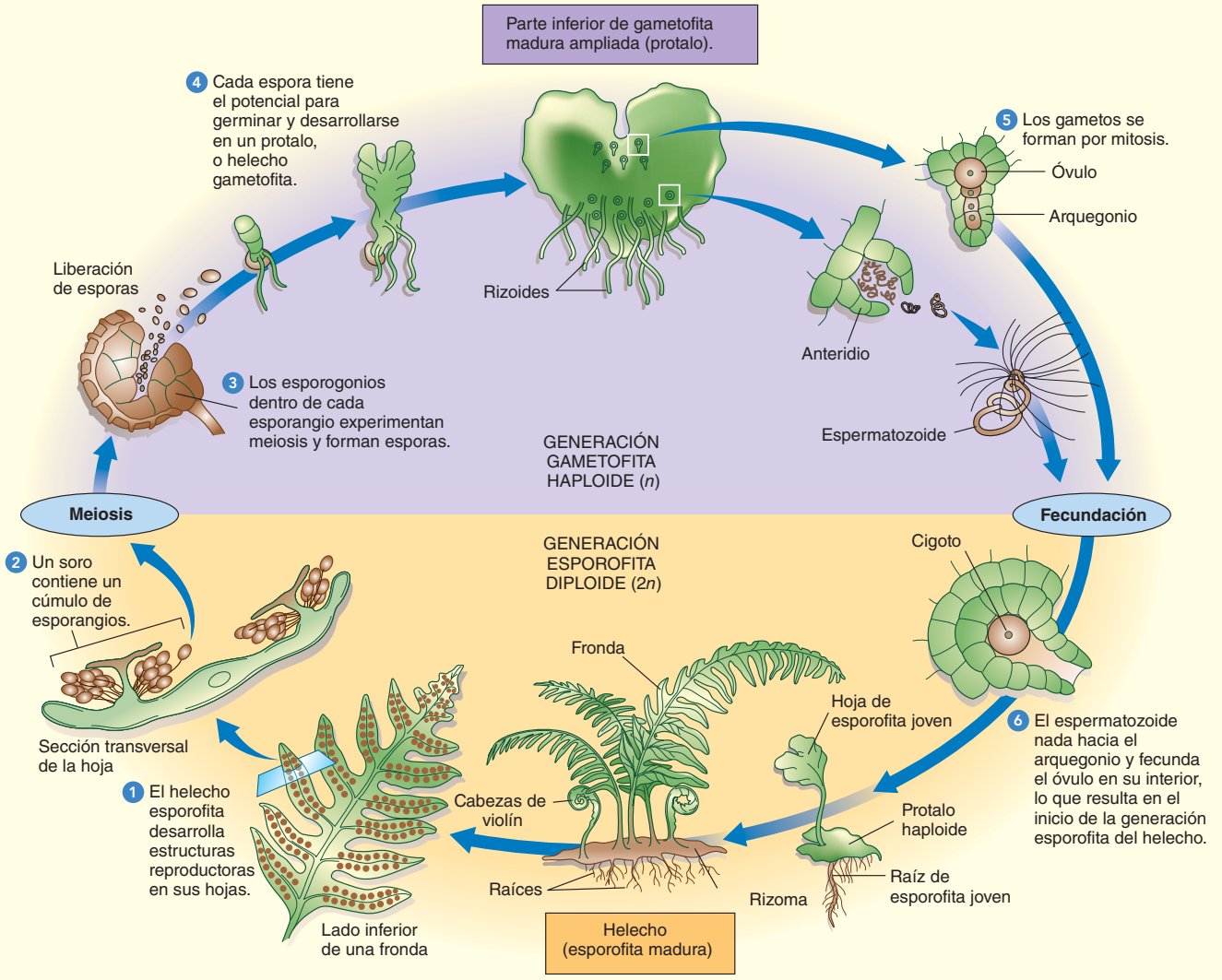


FIGURA 27-16 ***Animada*** **Ciclo de vida de los helechos**

Observe la alternancia de generaciones claramente definida entre las generaciones gametofita (protalo) y esporofita (planta frondosa).

Algunos helechos y licopodios son heterosporos

En los ciclos de vida examinados hasta el momento, las plantas sólo producen un tipo de espora como resultado de la meiosis. Esta condición, conocida como **homosporia**, es característica de las briofitas, colas de caballo, Psilotum y la mayoría de los helechos y licopodios. Sin embargo, ciertos helechos y licopodios (conocidos como selagineláceas) presentan **heterosporia**, en la que producen dos tipos de esporas: microsporas y megasporas.

La **FIGURA 27-19** ilustra el ciclo de vida generalizado de una planta heterospora. La planta esporofita produce esporangios dentro de un estróbilo con forma de cono. Cada estróbilo comúnmente tiene dos tipos de esporangios: microsporangios y megasporangios. Los *microsporangios* son esporangios que producen *microsporocitos* (también llamados *células madre de microsporas*), que experimentan meiosis para formar microscópicas **microsporas** haploides. Cada microspora se transforma en una gametofita macho que produce espermatozoides dentro de anteridios.

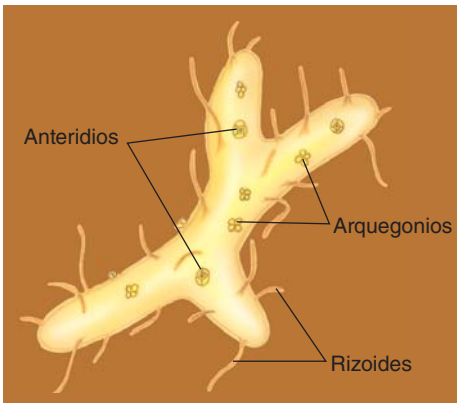
Los *megasporangios* producen *megasporocitos* (también llamados *células madre de megasporas*). Cuando los megasporocitos experimentan meiosis, forman **megasporas** haploides, cada una de las cuales se convierte en una gametofita femenina que produce óvulos en arquegonios.

El desarrollo de gametofitas masculinas a partir de microsporas y de gametofitas femeninas a partir de megasporas ocurre dentro de sus respectivas paredes de espora, y usan el alimento almacenado propor-

FIGURA 27-17 Psilotum ▶

John Arnaldi

(a) Esporofita de *Psilotum nudum*. El tallo es el principal órgano de fotosíntesis de esta planta vascular sin raíz ni hojas. Los esporangios, que se tornan amarillos conforme maduran, se encuentran en pequeñas ramas laterales directamente en los tallos.



(b) Gametofita de *Psilotum nudum*. La gametofita (protalo) vive bajo tierra y se nutre con hongos micorrizos.

(a) Reconstrucción de *Calamites*, una antigua cola de caballo que creció tan alto como muchos árboles modernos: hasta 20 m. *Calamites* tenía un rizoma subterráneo donde se originaron raíces y brotes aéreos. (Dibujo con base en Emberger, L., *Les Plantes fossiles*, Masson et Cie, París, 1968).

J. Robert Waaland/Biological Photo Service

(b) *Equisetum telematia*, una cola de caballo con amplia distribución en Eurasia, África y América del Norte, tiene brotes reproductores no ramificados que portan estróbilos con forma de cono y brotes vegetativos (no reproductores) separados enormemente ramificados. En algunas especies de cola de caballo, los brotes reproductores y vegetativos no están ramificados.

◀ **FIGURA 27-18** Colas de caballo

PUNTO CLAVE La heterosporia, la producción de dos tipos de esporas, fue la precursora de la evolución de semillas.

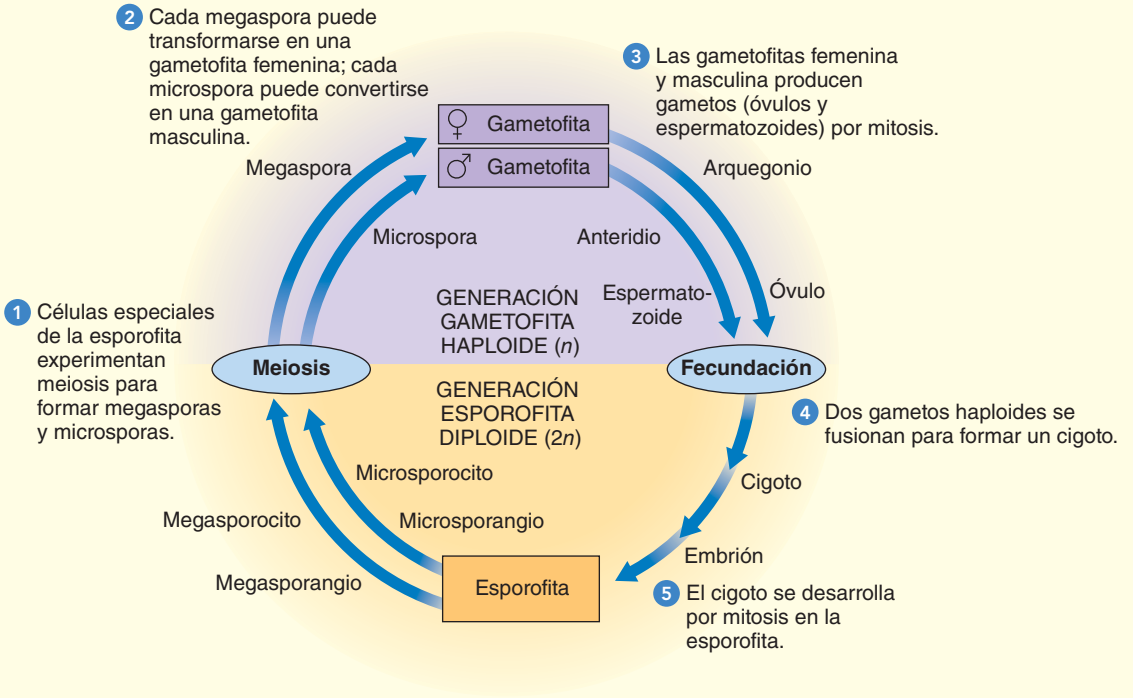


FIGURA 27-19 Ciclo de vida básico de plantas heterosporas
Durante el ciclo de vida de las plantas heterosporas se producen dos tipos de esporas: microsporas y megasporas.

cionado por la esporofita. Como resultado, a diferencia de las gametofitas de otras plantas vasculares sin semillas, las gametofitas masculina y femenina no tienen una verdadera vida libre. A la fecundación sigue el desarrollo de una nueva esporofita.

La heterosporia evolucionó muchas veces durante la historia de las plantas terrestres. Fue un desarrollo significativo en la evolución vegetal porque fue la precursora de la evolución de las semillas. La heterosporia caracteriza a los dos grupos de plantas más exitosos en la actualidad, las gimnospermas y las plantas con flores, las cuales producen semillas.

Las plantas vasculares sin semillas se usan para estudios experimentales

Los botánicos usan muchas plantas vasculares sin semillas como modelos experimentales para estudiar ciertos aspectos de la biología vegetal, como fisiología, crecimiento y desarrollo. Los helechos y otras plantas vasculares sin semillas son útiles para estudiar cómo los meristemos apicales dieron origen a los tejidos vegetales. Un **meristemo apical** es el área en la punta (ápice) de una raíz o brote donde ocurre el crecimiento (división celular, elongación y diferenciación). Los helechos y otras plantas vasculares sin semillas tienen una sola gran *célula apical* ubicada en la punta central del meristemo apical. Esta célula apical es la fuente, por mitosis, de todas las células que a la larga constituyen la raíz o brote. La célula apical se divide en forma ordenada y, a su vez, las células hijas más pequeñas producidas por la célula apical se dividen y dan origen a diferentes partes de la raíz o brote. Es posible rastrear las células maduras en la raíz o brote de vuelta a su origen a partir de una sola célula apical.

Los helechos son interesantes plantas de investigación para estudios de genética, ya que son **poliploides** y tienen múltiples conjuntos de cromosomas. (Muchos helechos tienen cientos de cromosomas). Sin embargo, la expresión génica en los helechos es exactamente la que uno esperaría de una planta *diploide*. En apariencia, los genes en los conjuntos adicionales de cromosomas gradualmente se silencian y por lo tanto no se expresan.

Las plantas vasculares sin semillas surgieron hace más de 420 ma

En la actualidad, los megafósiles más antiguos conocidos de las primeras plantas vasculares son de depósitos del Silúrico (hace 420 ma) en Europa. (Los *megafósiles* de plantas son raíces, tallos, hojas y estructuras reproductoras fosilizadas). Megafósiles de varios tipos de pequeñas plantas vasculares sin semillas también aparecen en depósitos silúricos de Bolivia, Australia y el noroeste de China. Esporas microscópicas de primitivas plantas vasculares aparecen en el registro fósil antes que los megafósiles, lo que sugiere que podrían descubrirse megafósiles incluso más antiguos de plantas vasculares simples.

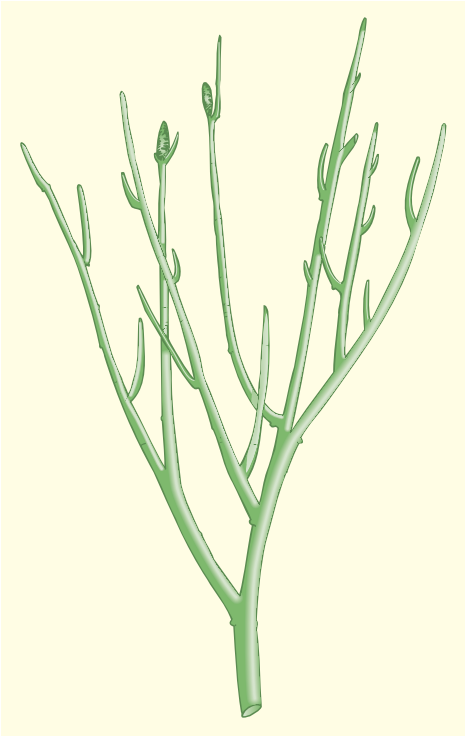


FIGURA 27-20 Reconstrucción de *Rhynia gwynee-vaughanii*
Esta planta sin hojas, una de las más primitivas plantas vasculares de la Tierra, ahora está extinta. Crecía alrededor de 18 cm de alto. (Dibujo con base en Edwards, D., "Evidence for the Sporophytic Status of the Lower Devonian Plant *Rhynia gwynne-vaughanii*," *Review of Palaeobotany and Palynology*, Vol. 29, 1980).

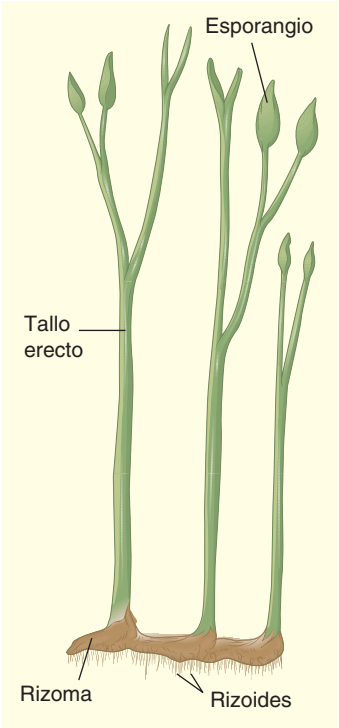


FIGURA 27-21 Reconstrucción de *Aglaophyton major*
Evidencia reciente indica que esta planta, aunque superficialmente similar a otras plantas primitivas vasculares, carecían de tejidos conductores que son característicos de las plantas vasculares. Por esta razón, se reclasificó en un nuevo género y ya no se considera más una riniofita. (Dibujo con base en Mauseth, J. D., *Botany: An Introduction to Plant Biology*, 2a. ed., Saunders College Publishing, Filadelfia, 1995).

Los botánicos asignan las plantas vasculares más antiguas al filo Rhyniophyta, que, de acuerdo con el registro fósil, surgieron hace alrededor de 420 ma y se extinguieron hace más o menos 380 ma. Las riniofitas se llaman así porque muchos fósiles de estas plantas extintas se encontraron en lechos fósiles cerca de Rhynie, Escocia. *Rhynia gwynne-vaughanii* es un ejemplo de una primitiva planta vascular que superficialmente se parecía al Psilotum en cuanto a que consistía de tallos erguidos sin hojas que se ramificaban de manera dicotómica a partir de un rizoma subterráneo (**FIGURA 27-20**). *Rhynia* carecía de raíces, aunque tenía rizoides absorbentes. Los esporangios se formaban en los extremos de ramas cortas. La estructura interna de su rizoma contenía un núcleo central de células de xilema para conducir agua y minerales.

Durante muchos años, los botánicos consideraron a *Rhynia major*, una planta que crecía alrededor de 50 cm de alto y probablemente vivió en humedales, un ejemplo clásico de riniofita. Los fósiles indican que esta planta tenía rizoides, rizomas con ramificación dicotómica y tallos erectos que terminaban en esporangios. Sin embargo, estudios microscópicos recientes de rizomas fósiles indican que el núcleo central del tejido carecía de las células de xilema características de las plantas vasculares. Por esta razón, *R. major* se reclasificó en un nuevo género, *Aglaophyton*, y ya no se considera más una riniofita (**FIGURA 27-21**). La ciencia es una actividad continua y, con el tiempo, el conocimiento existente se reevalúa a la luz de evidencia recientemente descubierta. *Aglaophyton major* es un excelente ejemplo de la naturaleza autocorrectiva de la ciencia, que está en un estado perpetuamente dinámico y cambia en respuesta a las técnicas y datos recientemente disponibles.

Los megafósiles más antiguos conocidos de árboles parecidos a helechos, descubiertos en Nueva York, datan de 380 millones de años de antigüedad. Estos árboles, que medían alrededor de 8 m de alto, tenían tejidos vasculares pero no hojas, y un mínimo sistema de raíces. Ellas crecieron verticalmente y se reprodujeron mediante la formación de esporas. Los troncos se descubrieron a finales de los 1800 (y se llamaron *Eospermatopteris*), pero no fue sino hasta 2007 cuando se armó el fósil de un árbol completo. Las copas de los árboles se descubrieron anteriormente separadas de los troncos y se llamaron *Wattieza*.

Repaso

- ¿Qué adaptaciones tienen los helechos, que no tienen las algas ni las briofitas?
- ¿Cómo distingue uno entre megafilos y microfilos?
- ¿Cuáles de las siguientes son partes de la generación esporofita en helechos: fronda, espermatozoides, óvulo, raíces, soros, esporangio, esporas, protalo, rizoma, anteridio, arquegonio y cigoto?
- ¿Por qué Psilotum y colas de caballo ahora se clasifican como helechos?
- ¿Cómo la heterosporia modifica el ciclo vital de la planta?

RESUMEN: ENFOQUE EN LOS OBJETIVOS DE APRENDIZAJE

27.1 *(página 562)*

1 Discutir algunos de los desafíos ambientales de vivir en tierra y describir cómo varias adaptaciones de las plantas enfrentaron dichos desafíos.

- La colonización de la tierra por las plantas requirió la evolución de muchas adaptaciones anatómicas, fisiológicas y reproductivas. Las plantas tienen una **cutícula** cerosa para protegerse contra la pérdida de agua y **estomas** para el intercambio de gases necesarios para la fotosíntesis.
- Los ciclos vitales de las plantas tienen una **alternancia de generaciones** en la que pasan parte de su ciclo de vida en una **generación gametofita** haploide y parte en una **generación esporofita** diploide. La planta gametofita produce gametos por mitosis. Durante la fecundación estos gametos se fusionan para formar un **cigoto**, la primera etapa de la generación esporofita. El cigoto se transforma en un **embrión** multicelular que la gametofita protege y nutre. La planta esporofita madura se desarrolla a partir del embrión y produce esporogonios (células madre de esporas). Éstas experimentan meiosis para formar **esporas**, la primera etapa en la generación gametofita.
- La mayoría de las plantas tienen **gametangios** multicelulares con un saco protector de células estériles que rodean los gametos. Los **anteridios** son gametangios que producen espermatozoides, y los **arquegonios** son gametangios que producen óvulos.
- Los helechos y otras plantas vasculares tienen **xilema** para conducir agua y minerales disueltos, y **floema** para conducir azúcar disuelta.

2 Mencionar el grupo de algas verdes del que se sospecha descendieron las plantas y describir evidencia que lo apoye.

- Las plantas probablemente surgen a partir de un grupo de algas verdes llamadas **carofitas**. Esta conclusión se basa en parte en las comparaciones moleculares de secuencias de ADN y ARN que muestran la coincidencia más cercana entre carofitas y plantas.

CENGAGENOW™ **Explore la evolución de las plantas al hacer clic sobre la figura en CengageNOW.**

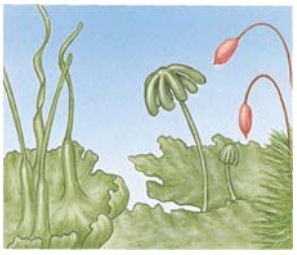
27.2 *(página 565)*

3 Resumir las características que distinguen las briofitas de otras plantas.

- A diferencia de otras plantas terrestres, las briofitas son no vasculares y carecen de xilema y floema. Las briofitas son las únicas plantas con una generación gametofita dominante. Sus esporofitos permanecen unidos en forma permanente y nutricionalmente dependientes de las gametofitas.

4 Mencionar y describir brevemente los tres filos de briofitas.

- Los musgos (filo Briophyta) tienen gametofitas que son plantas verdes que crecen a partir de un **protonema** filamentoso.
- Muchas **hepáticas** (filo Hepatophyta) tienen gametofitas que son **talos** aplanados parecidos a lóbulos; otras son foliosas.
- Las **antoceros** (filo Anthocerophyta) tienen gametofitas taloides.



5 Describir el ciclo de vida de musgos y comparar sus generaciones gametofita y esporofita.

- La gametofita musgo verde porta arquegonios y(o) anteridios en la parte superior de la planta. Durante la fertilización, un espermatozoide se fusiona con un óvulo en el arquegonio. El cigoto crece hasta ser un embrión que se desarrolla en un musgo esporofito, que se une a la gametofita. La meiosis ocurre dentro de la cápsula de la esporofita para producir esporas. Cuando una espora germina, crece en un protonema que forma gemas que se transforman en gametofitas.

CENGAGENOW™ **Observe los ciclos de vida de musgos y hepáticas al hacer clic sobre las figuras en CengageNOW.**

27.3 *(página 571)*

6 Discutir las características que distinguen a las plantas vasculares sin semillas de algas y briofitas.

- Las plantas vasculares sin semillas tienen varias adaptaciones de las que carecen algas y briofitas, incluidos tejidos vasculares y una generación esporofita dominante. Como en las briofitas, la reproducción en las plantas vasculares sin semilla depende del agua como medio de transporte para espermatozoides mótiles.

7 Mencionar y describir brevemente los dos filos de plantas vasculares sin semillas.

- Las esporofitas de **licopodios** (filo Lycopodiophyta) consisten en raíces, rizomas, ramas erectas y hojas que son **microfilos**.
- Los **helechos** (filo Pteridophyta) son el grupo más grande y más diverso de las plantas vasculares sin semillas. El helecho esporofito consiste en un rizoma que tiene frondas y raíces verdaderas. El filo Pteridophyta también incluye Psilotum y colas de caballo. Las esporofitas de **Psilotum** tienen rizomas que se **ramifican de manera dicotómica** y tallos erectos; carecen de raíces y hojas verdaderas. Las **colas de caballo** esporofitas tienen raíces, rizomas, tallos aéreos huecos y articulados, y hojas que son **megafilos** reducidos.

8 Describir el ciclo de vida de los helechos y comparar sus generaciones esporofitas y gametofitas.

- Los helechos esporofitos tienen raíces, rizomas y hojas que son megafilos. Sus hojas, o frondas, tienen esporangios en grupos llamados **soros**. La meiosis en esporangios produce esporas haploides. El helecho gametofita, llamado **protalo**, se desarrolla a partir de una espora haploide y tiene tanto arquegonios como anteridios.

CENGAGENOW™ **Observe el ciclo de vida de los helechos al hacer clic sobre la figura en CengageNOW.**

9 Comparar los ciclos de vida generalizados de las plantas homosporas y heterosporas.

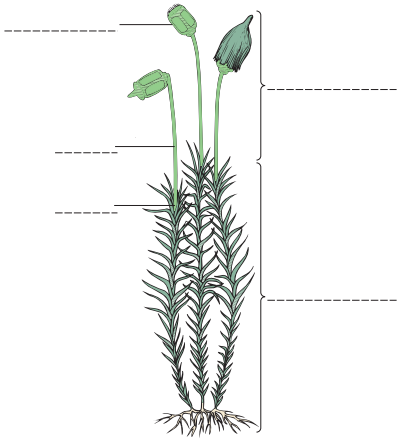
- La **homosporia**, la producción de un tipo de espora, es característica de briofitas, y la mayoría de licopodios y helechos, incluidos Psilotum y colas de caballo. En la homosporia, las esporas originan plantas gametofitas que producen tanto óvulos como espermatozoides.
- La **heterosporia**, la producción de dos tipos de esporas (microsporas y megasporas), ocurre en ciertos licopodios, ciertos helechos y todas las plantas con semillas. Las **microsporas** originan gametofitos masculinos que producen espermatozoides. Las **megasporas** dan lugar a gametofitas femeninas que producen óvulos. La evolución de heterosporia fue un paso esencial en la evolución de semillas.

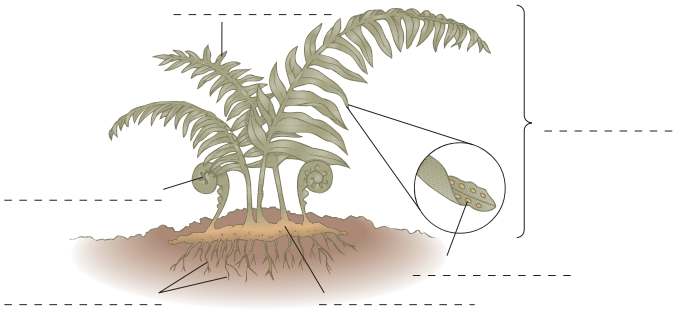
EVALÚE SU COMPRENSIÓN

1. Las plantas probablemente descendieron de un grupo de algas verdes llamadas (a) riniofitas (b) *Calamites* (c) epifitas (d) carofitas (e) licopodios
2. ¿Cuál de los siguientes *no* es una característica de las plantas? (a) cutícula (b) gametangio unicelular (c) estomas (d) embrión multicelular (e) alternancia de generaciones
3. En los ciclos de vida de las plantas (a) los primeros productos de la meiosis son gametos (b) las esporas son parte de la generación esporofita diploide (c) el embrión da lugar a un cigoto (d) la primera etapa en la generación esporofita diploide es el cigoto (e) la primera etapa en la generación gametofita haploide es el protalo
4. Las briofitas (a) incluyen musgos, hepáticas y antoceros (b) incluyen Psilotum, colas de caballo y licopodios (c) son pequeñas plantas que carecen de sistema vascular (d) a y c (e) b y c
5. La capa cerosa que cubre las partes aéreas de las plantas es (a) la cutícula (b) el arquegonio (c) el protonema (d) la estoma (e) el talo
6. Un compuesto de fortalecimiento que se encuentra en las paredes celulares de las plantas vasculares es (a) xantofila (b) lignina (c) cutina (d) celulosa (e) carotenoide
7. Los estomas (a) ayudan a evitar la deshidratación de los tejidos de la planta (b) transportan agua y minerales a través de los tejidos de la planta (c) permiten el intercambio de gases para la fotosíntesis (d) fortalecen las paredes celulares (e) producen gametos masculinos
8. El musgo verde que porta gametangios (a) es la generación gametofita haploide (b) es la generación esporofita diploide (c) se llama protonema (d) contiene células con grandes cloroplastos individuales (e) b y c
9. _____ es una hoja que surge a partir de un sistema de ramificación. (a) Un anteridio (b) Un microfilo (c) Un megafilo (d) Un soro (e) Una microspora
10. Estas plantas tienen tallos vascularizados pero carecen de raíces y hojas verdaderas. (a) musgos (b) licopodios (c) colas de caballo (d) Psilotum (e) antoceros
11. Estas plantas tienen tallos huecos articulados impregnados con sílice. (a) musgos (b) licopodios (c) colas de caballo (d) Psilotum (e) antoceros
12. ¿Cuál de los siguientes enunciados acerca de los helechos *no* es verdadero? (a) los helechos tienen espermatozoides mótiles que nadan a través del agua hacia el arquegonio que contiene óvulos (b) los helechos son plantas vasculares (c) los helechos son el grupo de briofitas más importantes económicamente (d) el helecho esporofita consiste en rizoma, raíces y frondas (e) la diversidad de los helechos es más grande en los trópicos

PENSAMIENTO CRÍTICO

1. **VÍNCULO CON LA EVOLUCIÓN.** ¿Cómo las siguientes tendencias en la evolución de las plantas puede ser adaptativa para vivir en tierra?
   a. dependencia del agua para la fecundación ⟶ no necesitan el agua como medio de transporte
   b. homosporia ⟶ heterosporia
2. **ANÁLISIS DE DATOS.** De acuerdo con el cladograma de la figura 27-5, ¿cuáles plantas evolucionaron primero: briofitas no vasculares, plantas vasculares sin semillas o plantas con semillas?
3. **VÍNCULO CON LA EVOLUCIÓN.** ¿Dónde colocaría a las riniofitas en la figura 27-13? ¿La línea de las riniofitas se extendería hasta las puntas del resto del cladograma? ¿Por qué sí o por qué no?
4. Etiquete las siguientes figuras. Consulte las figuras 27-7 y 27-16 para comprobar sus respuestas.





CENGAGENOW™ Preguntas adicionales están disponibles en CengageNOW en www.cengage.com/login.

28 Plantas con semillas

© Peggy Greb/U.S. Department of Agriculture/Photo Researchers, Inc.

Vainas de semilla de veza vellosa. Las semillas crecen dentro de cada vaina. La veza vellosa (*Vicia villosa*) es nativa de Europa y Asia pero se ha vuelto natural en Estados Unidos.

CONCEPTOS CLAVE

28.1 Las plantas con semillas, que producen esporofitas jóvenes encerradas dentro de semillas, incluyen gimnospermas y angiospermas.

28.2 Las gimnospermas producen óvulos expuestos que, después de la fecundación, crecen en semillas que por lo general se transportan en conos en las esporofitas. Las coníferas son las más diversas y numerosas de los cuatro filos de gimnospermas vivientes.

28.3 Las angiospermas producen óvulos encerrados dentro de carpelos; después de la fecundación, las semillas se desarrollan a partir de los óvulos, y los ovarios de los carpelos se convierten en frutos. Las angiospermas dominan la tierra y presentan gran diversidad tanto en estructuras vegetativas como reproductoras.

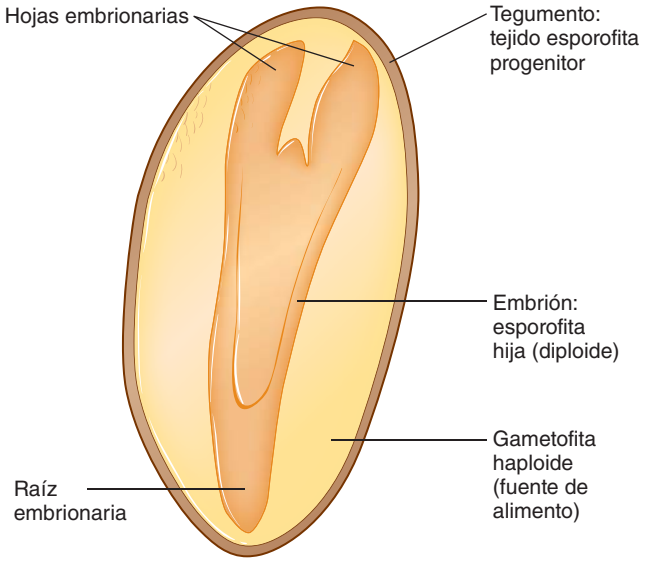
28.4 Las gimnospermas evolucionaron a partir de plantas vasculares sin semillas ancestrales; las angiospermas evolucionaron a partir de gimnospermas ancestrales, posiblemente una conífera primitiva.

El capítulo 27 se enfocó en las plantas que se reproducen mediante *esporas*, células haploides que se dispersan y germinan para producir gametofitas. Aunque gimnospermas y angiospermas también producen esporas, su principal medio de reproducción y dispersión es por **semillas**, que representan una importante adaptación para la vida sobre tierra (véase la fotografía). Cada semilla consiste en una esporofita embrionaria, tejido nutritivo y un recubrimiento protector. Las semillas se desarrollan desde el ovocito fecundado, el gametofito femenino, y sus tejidos asociados. Los dos grupos de plantas con semillas, gimnospermas y angiospermas (plantas con flores), muestran la mayor complejidad evolutiva de las plantas terrestres y son las plantas dominantes en la mayoría de los ambientes terrestres.

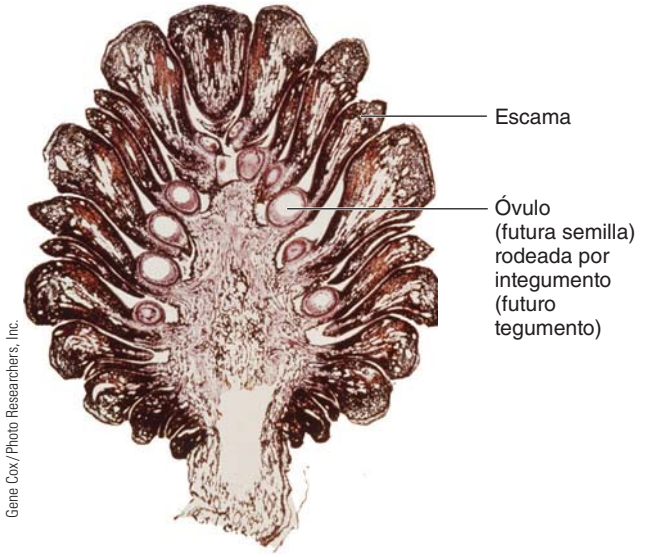
Las semillas son reproductivamente superiores a las esporas por varias razones. En primer lugar, una semilla está en una fase más avanzada de su desarrollo antes de liberarse para sobrevivir por cuenta propia: una semilla contiene una planta joven multicelular con raíz y tallo embrionarios, y una o más hojas ya formadas, mientras que una espora es una sola célula. En segundo lugar, una semilla contiene una abundante fuente de alimento. Después de germinar, el alimento almacenado en las semillas nutre la planta embrionaria hasta que se vuelve autosuficiente. Puesto que una espora es una sola célula, existen pocas reservas alimenticias para la planta que se desarrolla a partir de una espora. La tercera razón es que una semilla está protegida por un **tegumento** que es muy grueso y duro en algunas plantas como, por ejemplo, el frijol de lima, Phaseolus lunatus. Como las esporas, las semillas viven por períodos extensos a tasas redu-

cidas de metabolismo y germinan cuando las condiciones se vuelven favorables.

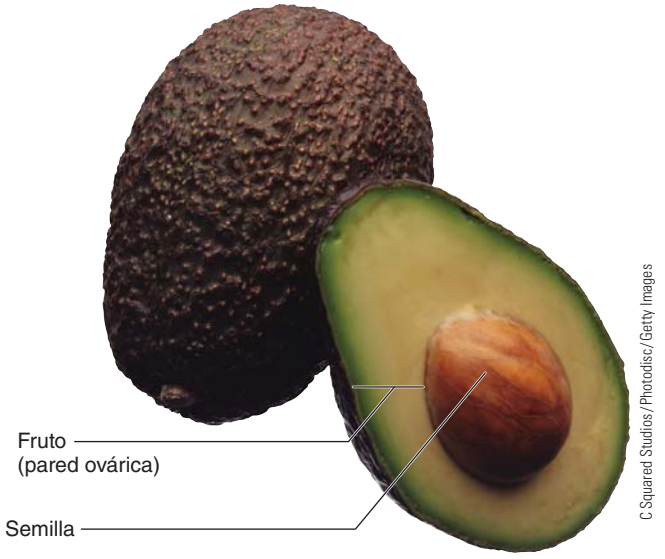
Semillas y plantas con semillas están íntimamente conectadas con el desarrollo de la civilización humana. Desde tiempos prehistóricos, los humanos primitivos recolectaron y usaron semillas para su alimentación. Con frecuencia, las semillas contienen una fuente concentrada de proteínas, aceites, carbohidratos y vitaminas, que son nutritivas tanto para los humanos como para las plantas que germinan. Las semillas son fáciles de almacenar (si se mantienen secas), de modo que los humanos pueden recolectarlas durante épocas de abundancia para salir a flote en épocas de necesidad. Pocos alimentos se almacenan tan convenientemente o durante tanto tiempo. Aunque las plantas con flores producen la mayoría de las semillas que consumen los humanos, las semillas de ciertas gimnospermas (el piñón, por ejemplo) son comestibles.



(a) Semilla gimnosperma. Sección longitudinal a través de una semilla de pino.



(b) Cono gimnosperma. Sección longitudinal a través de un cono de pino femenino, donde se observan los óvulos (que crecen hasta ser semillas) que se llevan en escamas. Observe la ausencia de pared ovárica.



(c) Fruto angiosperma. Sección longitudinal a través de un fruto de aguacate, que muestra la semilla rodeada por tejido ovárico de la esporofita materna.

FIGURA 28-1 Semillas

En este capítulo se presenta la diversidad de las plantas con semillas, tanto gimnospermas como angiospermas, seguido por un examen de lo que se sabe acerca de cómo evolucionaron las plantas con semillas.

28.1 INTRODUCCIÓN A LAS PLANTAS CON SEMILLAS

OBJETIVO DE APRENDIZAJE

1 Comparar las características de gimnospermas y angiospermas.

Como las briofitas y las plantas vasculares sin semillas introducidas en el capítulo 27, las plantas con semillas tienen ciclos de vida con **alternancia de generaciones**; pasan parte de su vida en la etapa esporofita diploide multicelular y parte en la etapa gametofita haploide multicelular. La generación esporofita es la etapa dominante en las plantas con semillas, y la generación gametofita es significativamente reducida en tamaño y por completo dependiente de la generación esporofita. A diferencia de briofitas y helechos, las plantas con semillas no tienen gametofitas de vida libre. En vez de ello, la gametofita femenina está adherida y depende nutricionalmente de la generación esporofita.

En el capítulo 27 aprendió que algunas plantas vasculares sin semillas son heterosporas. (La figura 27-19 muestra un ciclo de vida generalizado para plantas heterosporas). Sin embargo, *todas* las plantas con semillas son heterosporas y producen dos tipos de esporas: microsporas y megasporas. De hecho, la heterosporia es un requisito para la producción de semillas.

Las plantas con semillas producen **óvulos**, cada uno de los cuales es un *megasporangio* rodeado por **integumentos**, capas de tejido esporofito que encierra al megasporangio. Después de la fecundación, el óvulo evoluciona hasta ser una semilla, y los integumentos crecen en el tegumento (**FIGURA 28-1A**).

Los botánicos dividen las plantas con semillas en dos grupos con base en si una pared ovárica rodea o no sus óvulos (un *ovario* es una estructura que contiene uno o más óvulos). Los dos grupos de plantas con

semillas son **gimnospermas** y **angiospermas** (**TABLA 28-1**). La palabra *gimnosperma* se deriva del griego y significa "semilla desnuda". Las gimnospermas producen semillas que están totalmente expuestas o se llevan en las escamas de conos (**FIGURA 28-1b**). En otras palabras, una pared ovárica no rodea los óvulos de las gimnospermas. Pino, picea, abeto, tsuga y ginkgo son ejemplos de gimnospermas.

El término *angiosperma* se deriva de la expresión griega que significa "semilla encerrada en una vasija o estuche". Las angiospermas son plantas con flores que producen sus semillas dentro de un *fruto* (un ovario maduro) (**FIGURA 28-1c**). En consecuencia, los óvulos de las angiospermas están protegidos. Las plantas con flores, que son extremadamente diversas, incluyen maíz avena, lirios acuáticos, cactus, manzanas, uvas, palmeras y ranúnculos.

Tanto gimnospermas como plantas con flores tienen tejidos vasculares: **xilema**, para conducir agua y minerales disueltos (nutrientes inorgánicos), y **floema**, para conducir azúcar disuelta.

TABLA 28-1 Comparación de gimnospermas y angiospermas

Característica	Gimnospermas	Angiospermas
Hábito de crecimiento	Árboles y arbustos leñosos	Leñosas o herbáceas
Células conductoras en xilema	Traqueida	Elementos contenedores y traqueidas
Estructuras reproductoras	Conos (comúnmente)	Flores
Transferencia granos polen	Viento (comúnmente)	Animales o viento
Fecundación	Óvulo y espermatozoide ⟶ cigoto	Doble fecundación: óvulo y espermatozoide ⟶ cigoto; dos núcleos polares y espermatozoide ⟶ endospermo
Semillas	Expuestas o presentes en escamas de conos	Encerradas dentro de fruto derivado a partir de ovario
Material nutritivo	Gametofita femenina	Endospermo
Número de especies	Alrededor de 840	Más de 300,000
Distribución geográfica	Mundial	Mundial

Repaso

- ¿Qué es un óvulo?
- ¿Cómo difieren las semillas de gimnospermas y angiospermas?

28.2 GIMNOSPERMAS

OBJETIVOS DE APRENDIZAJE

2 Seguir los pasos en el ciclo de vida de un pino y comparar sus generaciones esporofita y gametofita.

3 Resumir las características que distinguen las gimnospermas de briofitas y helechos.

4 Mencionar y describir brevemente los cuatro filos de gimnospermas.

Las gimnospermas incluyen algunas de las plantas más interesantes. Por ejemplo, una secuoya gigante (*Sequoiadendron giganteum*) conocida como General Sherman, en Sequoia National Park en California, es uno de los organismos más grandes del mundo. Mide 82 m de alto y tiene una circunferencia de 23.7 m medida 1.5 m sobre el nivel del suelo. Otra gimnosperma, una secuoya roja (*Sequoia sempervirens*) apodada "Hyperion", en honor a un gigante de la mitología griega, posiblemente es el árbol más alto del mundo, y medía 117 m en 2007. Botánicos que usaron análisis de anillos de árbol determinaron que uno de los organismos vivos más antiguos de la Tierra, un pino *Pinus longaeva* en las White Mountains de California, tiene aproximadamente 5000 años de edad.

Por lo general, las gimnospermas se clasifican en cuatro filos, que se ramifican a partir de una sola línea evolutiva (**FIGURA 28-2**). Con 630 especies, el filo más grande de gimnospermas es Coniferophyta, llamada comúnmente *conífera*. Dos filos de gimnospermas, Ginkgophyta (los ginkgos) y Cycadophyta (las cícadas), son restos evolutivos de grupos que fueron más significativos en el pasado. El cuarto filo, Gnetophyta (gnetofitas), es una colección de algunas plantas poco comunes que comparten ciertos rasgos que no se encuentran en otras gimnospermas; hasta hace poco, se consideraba que las gnetofitas estaban más cercanamente emparentadas con las plantas con flores que con otros clados gimnospermas. Sin embargo, evidencia actual sugiere que las gnetofitas quizás están más cercanamente relacionadas con las coníferas (vea la figura 28-2).

Las coníferas son plantas leñosas que producen semillas en conos

Las **coníferas** (filo Coniferophyta), que incluye pinos, piceas, tsugas y abetos, comprende el grupo más familiar de gimnospermas (**FIGURA 28-3a**). Estas 630 especies de árboles o arbustos leñosos producen adiciones anuales de tejidos secundarios (madera y corteza); no existen coníferas herbáceas (no leñosas). La madera (*xilema secundario*) consiste en **traqueidas**, que son largas células adelgazadas con surcos a través de los cuales agua y minerales disueltos se mueven de una célula a otra.

Muchas coníferas producen **resina**, una sustancia viscosa, clara o traslúcida, que consiste en varios compuestos orgánicos que pueden proteger la planta del ataque por hongos o insectos. La resina se acumula en conductos resiníferos, cavidades con forma de tubo que se extienden a lo largo de raíces, tallos y hojas. Las células que recubren los conductos resiníferos producen y secretan resina.

Por lo general, las coníferas tienen hojas llamadas **agujas** que son largas, estrechas, duras y coriáceas (**FIGURA 28-3b**). La mayoría de los pinos tienen grupos de dos a cinco agujas, dependiendo de la especie. En algunas coníferas, como en la tuya occidental, las hojas tienen forma de escama y cubren el tallo (**FIGURA 28-3c**). La mayoría de las coníferas son siempre verdes y tienen sus hojas todo el año. Sólo algunos, como la metasecuoya, los alerces y el ciprés calvo, son deciduos y pierden sus agujas al final de cada temporada de crecimiento.

PUNTO CLAVE Las plantas con semilla incluyen cuatro filos gimnospermas y un filo de plantas con flores (angiospermas).

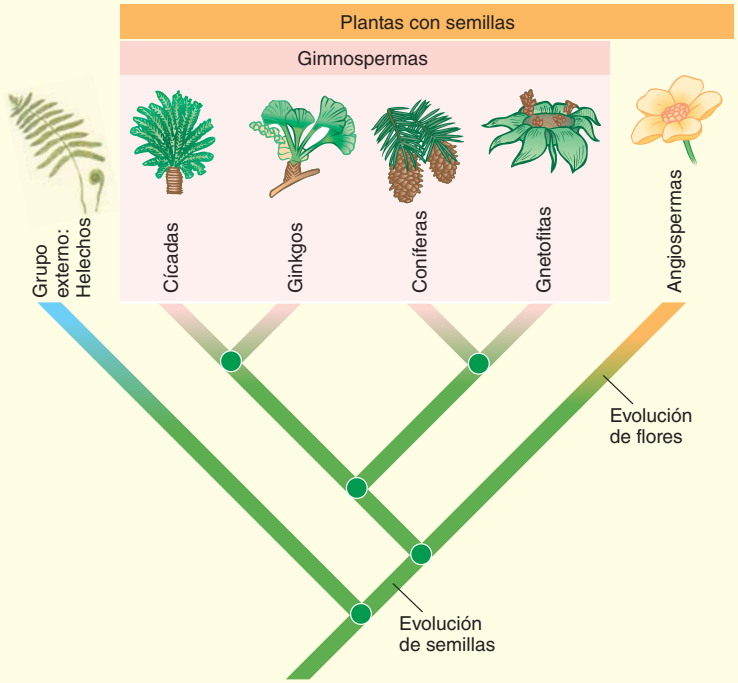


FIGURA 28-2 Evolución de gimnospermas y angiospermas
Este cladograma muestra una hipótesis actual de las relaciones filogenéticas entre plantas con semillas existentes, con base en evidencia estructural, comparaciones moleculares y fósiles. Las relaciones entre clados existentes de gimnospermas y angiospermas siguen siendo controvertidas. El orden de los filos que se muestran aquí puede cambiar conforme análisis futuros ayuden a clarificar las relaciones.

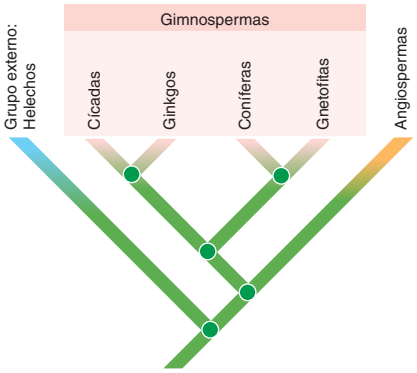
La mayoría de las coníferas son **monoicas**: tienen partes reproductoras masculina y femenina separadas, en diferentes posiciones de la misma planta. Estas partes reproductoras por lo común se llevan en *estróbilos* (comúnmente llamados *conos*), y de ahí el nombre de *conífera*, que significa "que lleva conos".

Las coníferas ocupan áreas extensas, que varían desde el Ártico hasta los trópicos, y son la vegetación dominante en las regiones boscosas de Alaska, Canadá, el norte de Europa y Siberia. Además, son importantes en el hemisferio sur, particularmente en las áreas montañosas húmedas de regiones templadas y tropicales de América del Sur, Australia, Nueva Zelanda y Malasia. El suroeste de China, con más de 60 especies de coníferas, tiene la mayor diversidad regional de especies de coníferas en el mundo. California, Nueva Caledonia (una isla al este de Australia), el sureste de China y Japón también tienen considerable diversidad de especies de coníferas. Ecológicamente, las coníferas brindan alimento y cobijo a animales y otros organismos, y sus raíces mantienen el suelo en su lugar y ayudan a evitar la erosión del suelo.

Los humanos usan las coníferas por su madera (como material para construcción y para productos de papel), valor medicinal (como el medicamento anticancerígeno Taxol, que se obtiene del tejo del Pacífico), trementina y resinas. Por su atractiva apariencia, coníferas como abetos, piceas, pinos y cedros se cultivan para el diseño de paisajes y como árboles y guirnaldas decorativas para celebraciones.

Los pinos representan un ciclo de vida conífero común

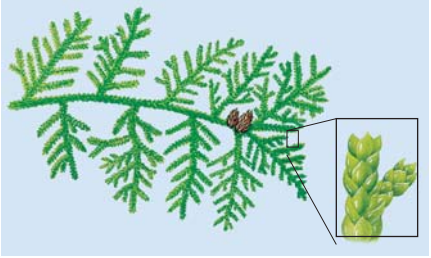
El género *Pinus*, con mucho el género más grande en las coníferas, consiste en alrededor de 100 especies. Un pino



Michael P. Gadomski/Photo Researchers, Inc.

(a) Abeto blanco (*Abies concolor*). Fotografiado en Milford, Pensilvania, en el hogar histórico de Gifford Pinchot, el primer director de guardabosques del Servicio Forestal de Estados Unidos (bajo T. R. Roosevelt).

(b) En el pino blanco (*Pinus strobus*), las hojas son largas agujas delgadas que ocurren en grupos de cinco.



(c) En la tuya occidental (*Thuja occidentalis*), las hojas son pequeñas y con forma de escama.

FIGURA 28-3 Coníferas

es una esporofita madura (**FIGURA 28-4**). El pino es heterosporo y por lo tanto produce microsporas y megasporas en conos separados. Los conos masculinos, por lo general de 1 cm o menos de longitud, son más pequeños que los conos femeninos y usualmente se producen en las ramas inferiores cada primavera (**FIGURA 28-5**). Los más familiares conos femeninos leñosos, que están en el árbol todo el año, por lo general se encuentran en las ramas superiores del árbol y tienen semillas después de la reproducción. Los conos femeninos varían considerablemente en tamaño. El pino de azúcar, *P. lambertiana* que crece en California produce los conos femeninos más grandes del mundo, que alcanzan longitudes de 60 cm.

Cada cono femenino, también llamado *cono de polen*, consiste en **esporofilos**, escamas parecidas a hojas que tienen esporangios en la parte inferior. En la base de cada esporofilo hay dos **microsporangios**, que contienen numerosos **microsporocitos**, también llamados *células madre de microsporas*. En la figura 28-4, cada microsporocito experimenta meiosis para formar cuatro microsporas haploides. Luego las **microsporas** se desarrollan en gametofitos masculinas extremadamente reducidas. Cada gametofito masculino inmaduro, también llamada **grano de polen**, consiste en cuatro células, dos de las cuales, una *célula generativa* y una *célula tubo*, están involucradas en la reproducción. Las otras dos células degeneran pronto. Dos grandes sacos de aire en cada grano de polen le brindan flotabilidad para la diseminación por el viento. Los conos masculinos sueltan granos de polen en grandes cantidades, y las corrientes de viento llevan algunas a los conos femeninos inmaduros.

Muchos botánicos consideran que los conos femeninos (también llamados *conos de semilla*) son sistemas de ramas modificados. Cada escama de cono tiene dos **óvulos**, o **megasporangios**, en su superficie superior. Dentro de cada megasporangio, la meiosis de un **megasporocito**, o *célula madre de megaspora*, produce cuatro **megasporas** haploides. Una de ellas se divide mitóticamente y crece en el gametofito femenino, que

PUNTO CLAVE Las gimnospermas, como todas las plantas con semillas, son heterosporas.

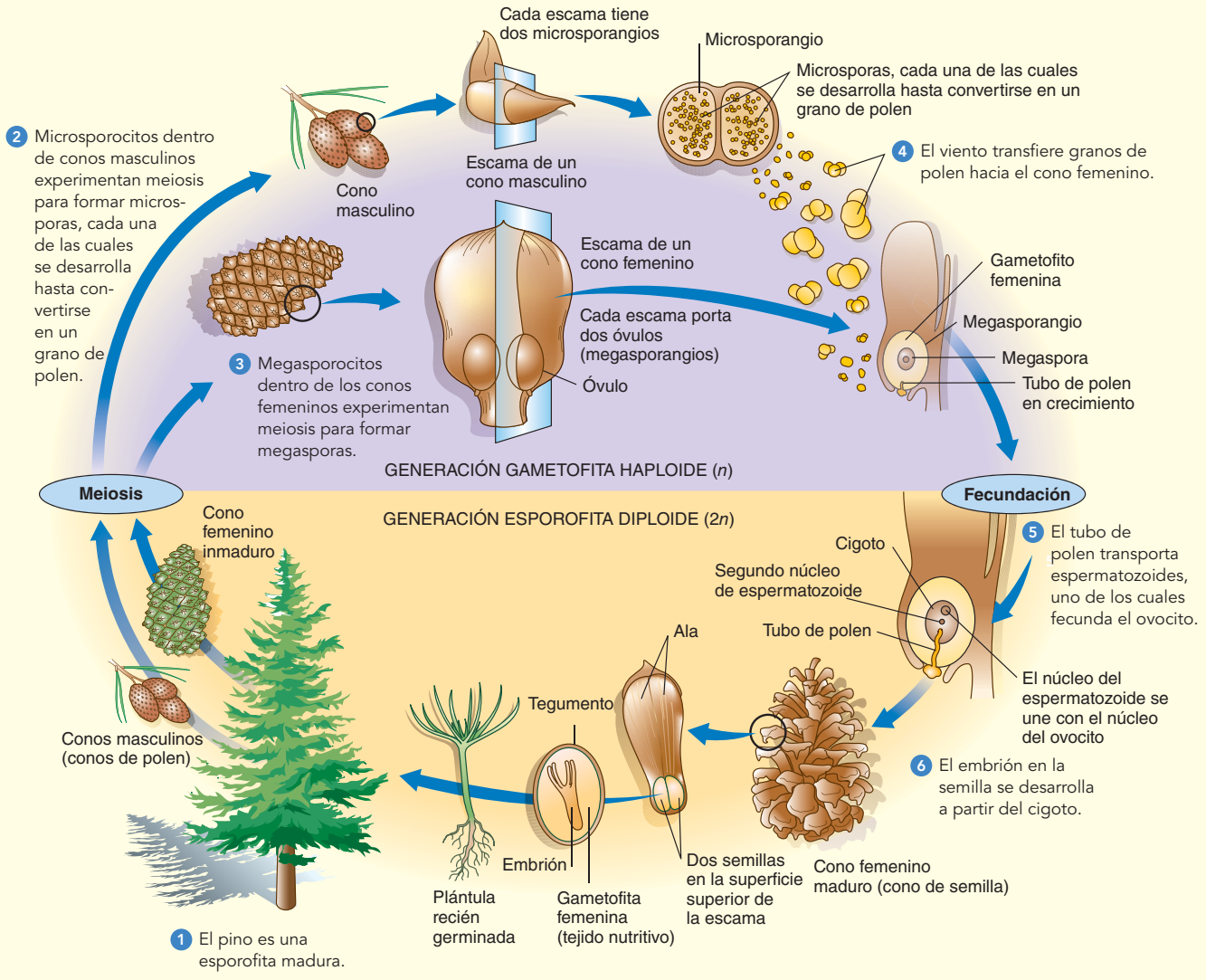


FIGURA 28-4 ***Animada*** **Ciclo de vida del pino**

Una gran ventaja de las gimnospermas sobre las plantas vasculares sin semillas es la producción de granos de polen que transporta el viento.

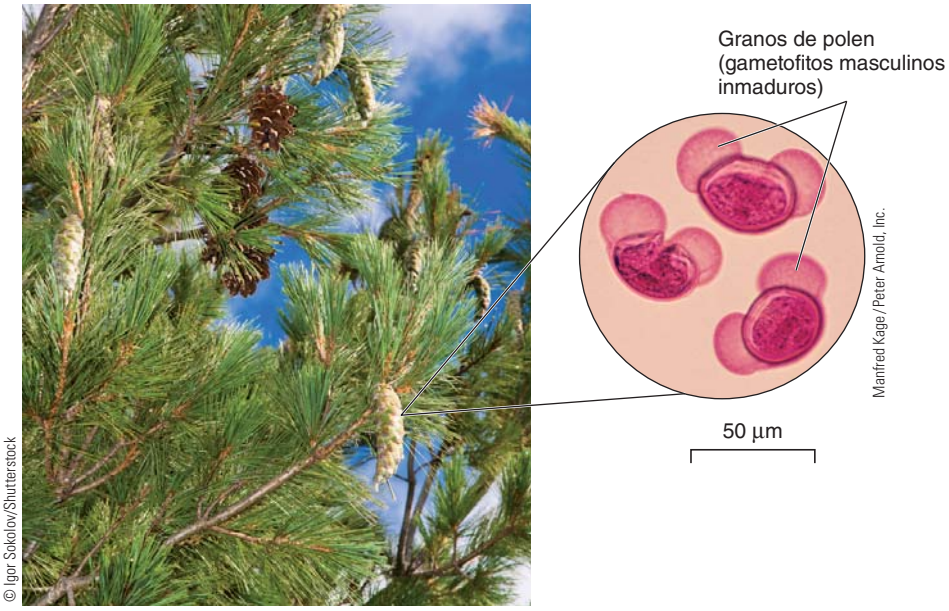


FIGURA 28-5 Conos masculino y femenino en *Pinus contorta*

Los conos femeninos leñosos maduros (*arriba*) están abiertos para soltar sus semillas. Grupos de conos masculinos (*abajo*) producen gran cantidad de granos de polen en la primavera. (*Inserto*) Cada grano de polen se desarrolla a partir de una microspora.

produce un ovocito dentro de cada uno de muchos arquegonios. Las otras tres megasporas no son funcionales y degeneran pronto.

Cuando el óvulo está listo para recibir polen, produce una gota pegajosa en la abertura donde aterriza el grano de polen. La **polinización**, la transferencia de polen a los conos femeninos, ocurre en la primavera durante una semana o 10 días, después de los cuales los conos de polen palidecen y caen del árbol. Uno de los muchos granos de polen que se adhieren al cono femenino pegajoso produce un **tubo de polen**, una excrecencia que digiere a través del megasporangio hasta el ovocito dentro del arquegonio. El grano de polen germinado con su tubo de polen es el gametofito masculino maduro.

A final de cuentas, se forman dos espermatozoides no mótiles (no flagelados) dentro del grano de polen germinado. Cuando llega al gametofito femenino, el tubo de polen descarga los dos espermatozoides cerca del ovocito. Uno de estos espermatozoides se fusiona con el ovocito, en el proceso de **fecundación**, para formar un cigoto, u ovocito fecundado, que posteriormente crece hasta un embrión de pino joven en la semilla. El otro espermatozoide degenera.

El embrión en desarrollo consiste en una raíz y un brote embrionarios con cotiledones especiales (hojas embrionarias). El tejido gametofito femenino haploide rodea al embrión y se convierte en el tejido nutritivo en la semilla de pino madura. Un duro tegumento protector derivado de los integumentos encierra al embrión y al tejido nutritivo. El tegumento forma una delgada ala como de papel en un extremo, que permite su dispersión por corrientes de aire. Algunas semillas permanecen dentro de los conos femeninos durante varios años antes de poder soltarse.

En el ciclo de vida del pino, la generación esporofita es dominante, y la generación gametofita está restringida en tamaño a estructuras microscópicas en los conos. Aunque la gametofita femenina produce arquegonios, el gametofito masculino es tan reducido que no produce anteridios. La generación gametofita en los pinos, como en todas las plantas con semilla, depende totalmente de la generación esporofita para su nutrición.

Una gran adaptación en el ciclo de vida del pino es la eliminación de la necesidad de agua externa como medio de transporte para los espermatozoides. En vez de ello, corrientes de aire transportan los granos de polen del pino hacia los conos femeninos, y los espermatozoides no flagelados se mueven a través de un tubo de polen hacia el ovocito. El pino y otras coníferas son plantas cuya reproducción está completamente adaptada para la vida en la tierra.

Las cícadas tienen conos de semillas y hojas compuestas

Las **cícadas** (filo Cycadophyta) fueron muy importantes durante el período Triásico, que comenzó hace aproximadamente 251 millones de años (ma) y en ocasiones se le conoce como la "era de las cícadas". La mayoría de las especies ahora están extintas, y las pocas cícadas sobrevivientes, alrededor de 140 especies, son plantas tropicales y subtropicales con gruesos tallos parecidos a troncos y hojas compuestas que recuerdan a las de las palmeras o helechos arbóreos (**FIGURA 28-6**). Muchas cícadas están en peligro de extinción, principalmente porque son populares como ornamentos y se recolectan de la naturaleza para su venta a coleccionistas. En Estados Unidos, las cícadas pueden encontrarse en Florida, Texas y California.

La reproducción de las cícadas es similar a la de los pinos, excepto que las cícadas son **diódicas** y por lo tanto tienen conos de semilla en las plantas femeninas y conos de polen en las plantas masculinas. La estructura de sus semillas es más parecida a la de las primeras semillas encontradas en el registro fósil. Las cícadas también conservaron espermatozoides mótiles, cada uno de los cuales tiene muchos flagelos con forma de cabellos. Los espermatozoides mótiles son un vestigio retenido de los ancestros de las cícadas, cuyos espermatozoides nadaban de los anteridios hacia los arquegonios. En las cícadas, los insectos especializados (casi exclusivamente escarabajos) transportan granos de polen hacia las plantas femeninas y sus conos. Después de la transferencia hacia el cono femenino, el grano de polen germina y produce un tubo de polen. Los espermatozoides se liberan en este tubo y nadan hacia el ovocito.

Ginkgo biloba es la única especie viva en este filo

Ginkgo (filo Ginkgophyta) está representado por una sola especie **existente** (viva), el *Ginkgo biloba* (**FIGURA 28-7**). Es nativa del este de China y crece en la naturaleza sólo en dos ubicaciones, los humanos la han cultivado durante siglos en China y Japón por sus semillas comestibles. *Ginkgo* es el género (y especie) más antiguo de los árboles existentes. Se han descubierto ginkgos fósiles de 200 millones de años de antigüedad que son sorprendentemente similares a los ginkgos modernos.

Con frecuencia, en la actualidad se plantan ginkgos en América del Norte y Europa, particularmente en parques y a lo largo de las calles de las ciudades, porque es robusto y un poco resistente a la contaminación del aire. Sus hojas son deciduas y adquieren un hermoso amarillo antes de caer en el otoño.

Como las cícadas, ginkgo es diódico, con árboles masculino y femenino separados. Tiene espermatozoides flagelados, un vestigio evolutivo que no se requiere porque ginkgo produce granos de polen que

se transportan con el viento. Las semillas de ginkgo están completamente expuestas, en lugar de contenidas dentro de conos. Los árboles masculinos son los que se plantan de manera común, porque los árboles femeninos portan semillas cuyas carnosas cubiertas exteriores desprenden un desagradable olor que huele como mantequilla rancia. En China y Japón, donde las personas comen las semillas, los árboles femeninos son más comunes.

Ginkgo ha sido una importante planta medicinal durante siglos y todavía en la actualidad es un remedio herbolario común. Extractos de las hojas pueden mejorar el funcionamiento neurológico al aumentar el flujo sanguíneo hacia el cerebro, aunque muchos estudios recientes concluyeron que ginkgo no mejora la memoria en los ancianos.

(a) Una planta femenina de arrurruz de la Florida (*Zamia integrifolia*) produce conos de semillas. Esta planta es la única cícada nativa de Estados Unidos. Como *Zamia*, la mayoría de las cícadas son plantas cortas, con menos de 2 m de alto.

Walter H. Hodge/Peter Arnold, Inc.

(b) Esta cícada femenina (*Encephalartos transvenosus*) en Sudáfrica tiene un tronco que alcanza una altura de alrededor de 9 m y parece una palmera. Observe sus inmensos conos de semilla que alcanzan hasta 0.8 m de largo.

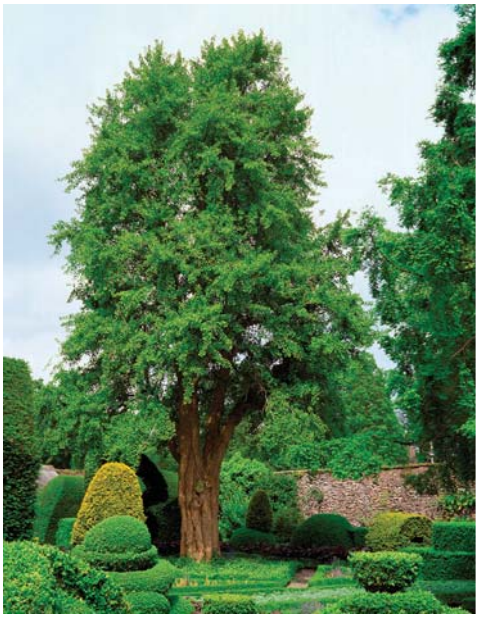
FIGURA 28-6 Cícadas

Las gnetofitas incluyen tres géneros raros

Las **gnetofitas** (filo Gnetophyta) consiste en aproximadamente 70 especies en tres géneros diversos y oscuros (*Gnetum*, *Ephedra* y *Welwitschia*). Las gnetofitas comparten ciertas características que las hacen únicas entre las gimnospermas. Por ejemplo, las gnetofitas tienen células conductoras de agua más eficiente, llamadas *elementos vasculares*, en su xilema (vea el capítulo 33). Las plantas con flores también tienen elementos vasculares en su xilema, pero en las gimnospermas sólo los tienen las gnetofitas. Además, los grupos de conos que producen algunas gnetofitas parecen grupos de flores, y ciertos detalles en su ciclo de vida recuerdan al de las plantas con flores. A pesar de estas semejanzas, la mayoría de los botánicos consideran ahora que las gnetofitas representan diversidad evolutiva en las gimnospermas y

Marion Lobstein

(a) Acercamiento de una rama de un ginkgo femenino, que muestra las semillas expuestas y las distintivas hojas con forma de abanico.


Joseph Malcolm Smith/Photo Researchers, Inc.

(b) Ginkgo (*Ginkgo biloba*) en un jardín formal en el norte de Inglaterra.

FIGURA 28-7 Ginkgo

no están en una línea directa con las plantas con flores (vea la figura 28-2).

El género *Gnetum* contiene enredaderas, arbustos y árboles tropicales con hojas anchas (**FIGURA 28-8a**). Las especies en el género *Ephedra* incluyen muchos arbustos y enredaderas que crecen en desiertos y otras regiones templadas y tropicales secas. Algunas especies de *Ephedra* parecen colas de caballo en que tienen tallos verdes articulados con hojas pequeñas (**FIGURA 28-8b**). Llamada comúnmente *abeto articulado* (*joint fir* en inglés), *Ephedra* se ha usado en medicina durante siglos. Una *Ephedra* asiática es la fuente de la efedrina, que estimula el corazón y eleva la presión arterial. En una época, la efedrina se vendía comúnmente en los mostradores como medicamento para control del peso y reforzador energético herbal; muchas muertes se reportaron por el uso crónico o la sobredosis de productos que contenían efedrina, así que su uso se restringió.

Dr. John D. Cunningham/Visuals Unlimited, Inc.

(a) Las hojas de *Gnetum gnemon* se parecen a las de las plantas con flores. Observe las semillas expuestas. La especie es nativa del sur de Asia y las Maldivas.

David Cavagnaro

(b) Un abeto articulado (*Ephedra*) masculino tiene conos de polen agrupados en los nodos. En el siglo XIX, los pioneros europeos usaban la especie nativa del suroeste estadounidense para preparar una bebida: el té mormón.

El tercer género gnetofito, *Welwitschia*, contiene una sola especie que se encuentra en desiertos del suroeste africano (**FIGURA 28-8c**). La mayor parte del cuerpo de *Welwitschia*, una raíz principal larga, crece bajo tierra. Su tallo corto y ancho, forma un disco poco profundo, de hasta 0.9 m de diámetro, a partir del cual se extienden dos hojas con forma de listón. Estas dos hojas siguen creciendo desde el tallo a lo largo de la vida de la planta, pero sus extremos usualmente se rompen y desgarran por el viento, lo que brinda la apariencia de muchas hojas. Cada hoja crece hasta más o menos 2 m de largo. Cuando *Welwitschia* se reproduce, se forman conos alrededor del borde de su tallo con forma de disco.

Robert and Linda Mitchell

(c) *Welwitschia mirabilis* es nativa de los desiertos en el suroeste africano. Sobrevive con las neblinas cargadas de humedad que derivan tierra adentro desde el océano. Fotografiada en el desierto de Namib, Namibia.

FIGURA 28-8 Gnetofitas

Repaso

- ¿Cuál es la generación dominante en el ciclo de vida del pino? ¿Cómo ocurre la polinización en gimnospermas?
- ¿Qué características distinguen las gimnospermas de otras plantas?
- ¿Cuáles son los cuatro grupos de gimnospermas?
- ¿Qué características distinguen a las cícadas de los ginkgos? ¿De las gnetofitas?

28.3 PLANTAS CON FLORES

OBJETIVOS DE APRENDIZAJE

5 Resumir las características que distinguen a las plantas con flores de otras plantas.

6 Explicar brevemente el ciclo de vida de una planta con flores y describir la fecundación doble.

7 Contrastar monocotiledóneas y eudicotiledóneas, las dos clases más grandes de plantas con flores.

8 Discutir las adaptaciones evolutivas de las plantas con flores.

Las **plantas con flores**, o angiospermas (filo Anthophyta), son las plantas más exitosas de la actualidad, e incluso sobrepasan a las gimnospermas en importancia. Se han adaptado a casi todos los hábitats y, con al menos 300,000 especies, son las plantas dominantes de la Tierra. Las plantas con flores vienen en una gran variedad de tamaños y formas, desde las violetas herbáceas hasta los grandes eucaliptos. Algunas plantas con flores (tulipanes y rosas, por ejemplo) tienen grandes flores visibles; otras, como los céspedes y robles, producen pequeñas flores poco visibles.

Las plantas con flores son plantas vasculares que se reproducen sexualmente mediante la formación de flores y, después de un proceso único de fecundación doble, semillas dentro de frutos. El fruto protege las semillas en desarrollo y con frecuencia ayuda a su dispersión (vea el capítulo 37). Las plantas con flores tienen eficientes células conductoras de agua llamadas **elementos vasculares** en su xilema y eficientes células conductoras de azúcar llamadas **elementos de tubo criboso** en su floema (vea el capítulo 33).

Las plantas con flores son extremadamente importantes para los humanos, porque la supervivencia como especie literalmente depende

de ellas. Todos los principales cultivos alimenticios son plantas con flores; los ejemplos incluyen arroz, trigo, maíz, papas, tomates, frijoles, manzanas y cítricos. Las plantas con flores leñosas, como roble, cereza y nuez, brindan valiosa madera. Las plantas con flores proporcionan fibras, como algodón y lino, y medicinas, como digitalina y codeína. Productos tan diversos como caucho, tabaco, café, chocolate, vino y aceites aromáticos para perfumes provienen de plantas con flores. La **botánica económica** es la subdisciplina de la botánica que trata con plantas de importancia económica.

TABLA 28-2 Características distintivas de monocotiledóneas y eudicotiledóneas

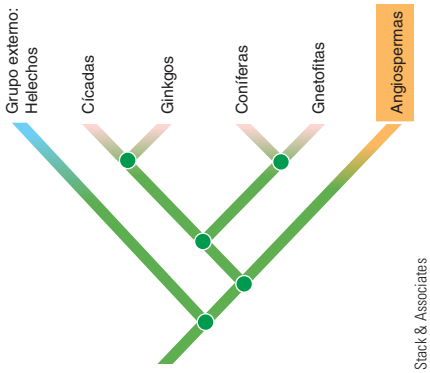
Característica	Monocotiledóneas	Eudicotiledóneas
Partes florales	Usualmente en tres	Usualmente en cuatros o cincos
Granos de polen	Un surco o poro	Tres surcos o poros
Nervadura foliar	Usualmente paralela	Usualmente en red
Grupos vasculares en sección transversal de tallo	Usualmente dispersos o arreglo más complejo	Ordenados en círculo (anillo)
Raíces	Sistema de raíz fibrosa	Sistema de raíz principal
Semillas	Embrión con un cotiledón	Embrión con dos cotiledones
Crecimiento secundario (madera y corteza)	Ausente	Con frecuencia presente

Monocotiledóneas y eudicotiledóneas son las dos clases más grandes de plantas con flores

El filo Anthophyta se divide en muchas clases, con sólo algunos miembros en cada uno, y dos clases muy grandes: las monocotiledóneas (clase Monocotyledones) y las eudicotiledóneas (clase Eudicotyledones). Las clases más pequeñas se estudiarán más adelante en este capítulo, en el contexto de su significado evolutivo. Por el momento, la discusión de las plantas con flores se restringe a las monocotiledóneas y eudicotiledóneas, que en conjunto representan alrededor del 97% de todas las especies de plantas con flores. Las eudicotiledóneas son más diversas e incluyen muchas más especies (al menos 200,000) que las monocotiledóneas (al menos 90,000). La **TABLA 28-2** presenta una comparación de algunas de las características generales de las dos clases.

Las **monocotiledóneas** incluyen palmeras, céspedes, orquídeas, irises, cebollas y lirios. Las monocotiledóneas son principalmente plantas herbáceas con largas hojas estrechas que tienen venas paralelas (los principales nervios foliares corren paralelos entre ellos). Las partes de las flores monocotiledóneas por lo general tienen tres partes (**FIGURA 28-9a**). Por ejemplo, una flor puede tener tres sépalos, tres pétalos, seis estambres y un pistilo compuesto que consiste en tres carpelos fusionados (estas partes florales se estudiarán dentro de poco). Las semillas de las monocotiledóneas tienen un solo **cotiledón**, u hoja de semilla embrionaria; en la semilla madura por lo general se presenta **endospermo**, un tejido nutritivo.

Las **eudicotiledóneas** incluyen robles, rosas, mostazas, cactus, moras y girasoles. Las eudicotiledóneas son herbáceas (como la planta de tomate) o leñosas (como los nogales). Sus hojas pueden variar en su forma pero comúnmente son más anchas que las hojas de las monocotiledóneas, con nervios en forma de red (finamente ramificados). Las partes de la flor por lo general son cuatro, cinco o múltiplos de éstos (**FIGURA 28-9b**). En las semillas eudicotiledóneas hay dos cotiledones y el endospermo por lo general está ausente en la semilla madura, que absorbieron los dos cotiledones durante el crecimiento de la semilla.



John Gerlach/Tom Stack & Associates

(a) Monocotiledónea. *Trillium erectum*, como la mayoría de las monocotiledóneas, tiene partes florales en tres. Observe los tres sépalos verdes, tres pétalos rojos, seis estambres y tres estigmas (el pistilo compuesto consiste en tres carpelos fusionados).

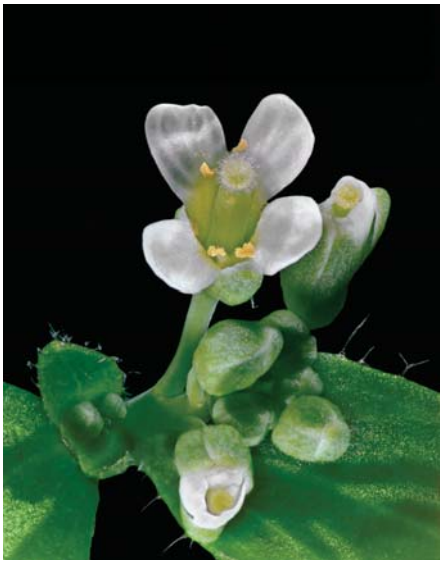
© Vgumenuk/Dreamstime

(b) Eudicotiledónea. La mayoría de las eudicotiledóneas, como esta *Tacitus*, tiene partes florales en cuatros o cincos. Observe los cinco pétalos, 10 estambres y cinco pistilos separados. También están presentes cinco sépalos, pero apenas son visibles contra el fondo.

FIGURA 28-9 Plantas con flores

La reproducción sexual tiene lugar en las flores

Las flores son brotes reproductores comúnmente compuestos de cuatro partes (sépalos, pétalos, estambres y carpelos) ordenados en espirales (círculos) en el extremo del tallo de una flor, o **pedúnculo** (**FIGURA 28-10**). El pedúnculo puede terminar en una sola flor o un grupo de flores conocido como **inflorescencia**. La punta del tallo de la flor que porta las partes de la flor se conoce como **receptáculo**.



Darwin Dale/Photo Researchers, Inc.

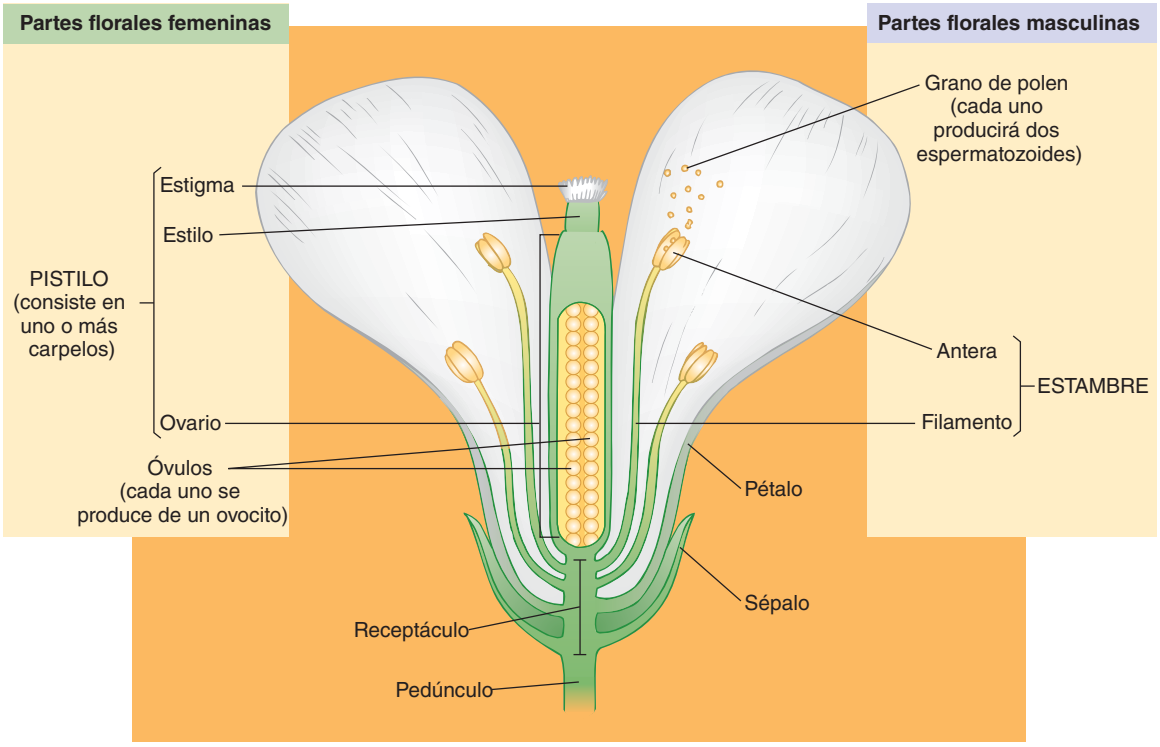
(a) Flor de *Arabidopsis thaliana*.

Las cuatro partes florales son importantes en el proceso reproductivo, pero sólo los estambres (los órganos "masculinos") y los carpelos (los órganos "femeninos") producen gametos. Una flor que tiene cuatro partes está **completa**, mientras que una flor **incompleta** carece de una o más de estas cuatro partes. Una flor con estambres y carpelos es **perfecta,** mientras que una flor **imperfecta** tiene estambres o carpelos pero no ambos.

Los **sépalos**, que constituyen los círculos más bajo y más exterior en un brote floral, tienen apariencia de hoja y siempre son verdes (**FIGURA 28-11a**). Los sépalos cubren y protegen las otras partes florales cuando la flor es un capullo. Conforme la flor abre, los sépalos se pliegan para revelar los pétalos más visibles. El término colectivo para todos los sépalos de una flor es **cáliz**.

El círculo justo arriba de los sépalos consiste en **pétalos**, que son anchos, planos y delgados (como sépalos y hojas) pero varían en forma y frecuentemente tienen brillantes colores. Los pétalos atraen polinizadores animales hacia la flor (vea el capítulo 37). En ocasiones los pétalos se fusionan para formar un tubo (como en las flores la madreselva trompeta) u otra forma floral (como en las *Antirrhinum* "boca de dragón", cuyos pétalos forman dos labios). Los pétalos de una flor se conocen de manera colectiva como **corola**.

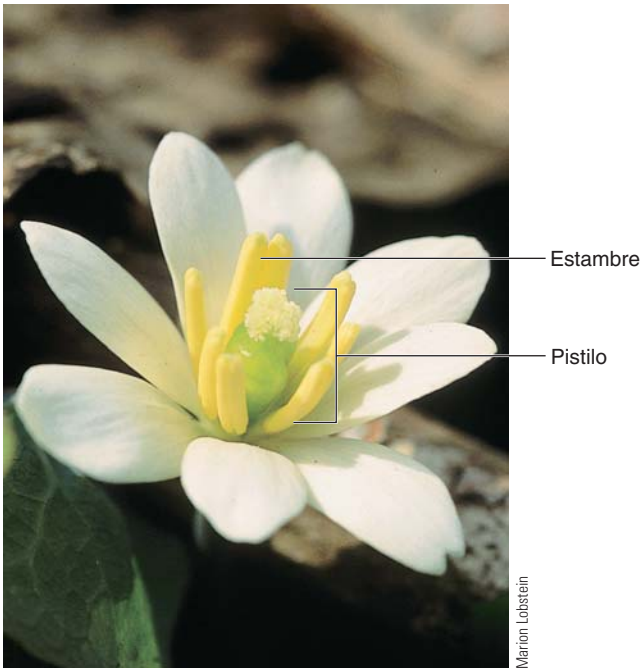
Justo adentro de los pétalos hay un círculo de **estambres** (**FIGURA 28-11b**). Cada estambre está compuesto de un tallo delgado, llamado **filamento**, y una **antera** con forma de saco donde ocurre la meiosis para formar microsporas que se transforman en granos de polen. Cada grano de polen produce dos células rodeadas por una gruesa pared exterior. Con el tiempo, una célula se divide para formar dos gametos masculinos,



(b) Este corte de una flor de *Arabidopsis* muestra los detalles de las estructuras florales básicas. Cada flor tiene cuatro sépalos (se muestran dos), cuatro pétalos (se muestran dos), seis estambres y un largo pistilo. Cuatro de los estambres son largos, y dos son cortos (se muestran dos largos y dos cortos). Los granos de polen se desarrollan dentro de sacos en las anteras. En *Arabidopsis*, el pistilo compuesto consiste en dos carpelos que contienen cada uno numerosos óvulos.

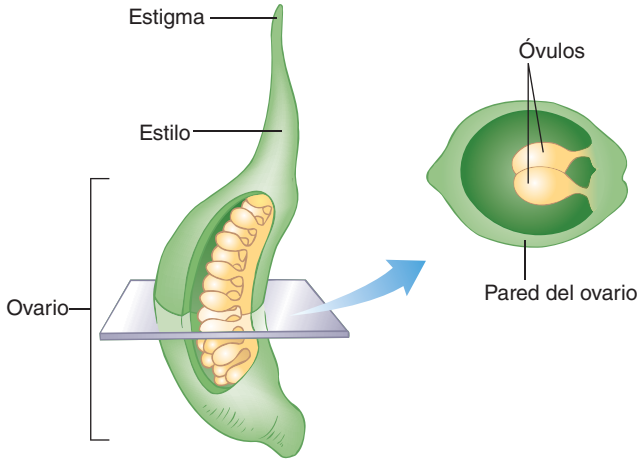
FIGURA 28-10 ***Animada*** **Estructura floral**

(a) Los sépalos con forma de hoja de una rosa (*Rosa*) encierran y protegen las partes internas de la flor.

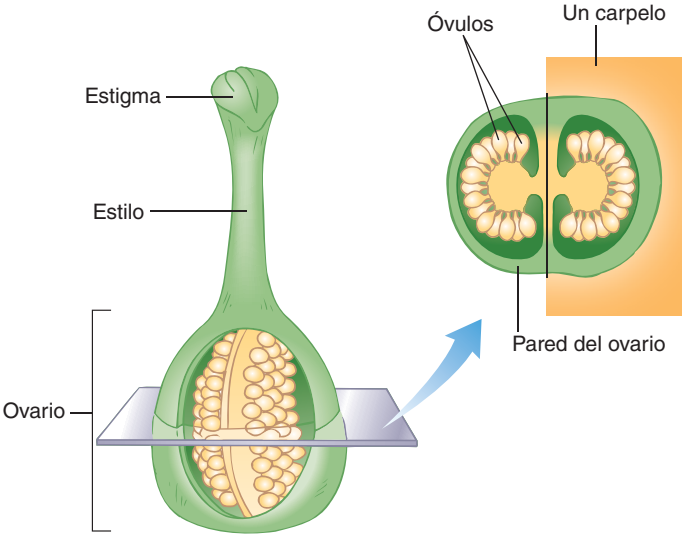


(b) La flor de *Jeffersonia diphylla* tiene ocho estambres amarillos. Observe el pistilo simple con su ovario verde en el centro de la flor.

FIGURA 28-11 Partes de una flor



(a) Pistilo simple. Este pistilo simple consiste en un solo carpelo.



(b) Pistilo compuesto. Este pistilo compuesto tiene dos carpelos unidos. En la mayoría de las flores con pistil os individuales, los pistilos son compuestos y consisten en dos o más carpelos fusionados.

FIGURA 28-12 Pistilos simple y compuesto

o espermatozoides, y la otra produce un tubo de polen a través del cual viajan los espermatozoides para llegar al óvulo.

En el centro de la mayoría de las flores hay uno o más **carpelos** cerrados, los órganos reproductores "femeninos". Los carpelos tienen óvulos, que, como recuerda el lector, son estructuras con el potencial de convertirse en semillas. Los carpelos de una flor están separados o fusionados en una sola estructura. La parte femenina de la flor también se llama **pistilo** (vea la figura 28-11b). Un pistilo puede consistir en un solo carpelo (un pistilo simple) o un grupo de carpelos fusionados (un pistilo compuesto) (**FIGURA 28-12**). Por lo general, cada pistilo tiene tres secciones: un **estigma**, sobre el cual aterriza el grano de polen; un **estilo**, una estructura con forma de cuello a través de la cual crece el tubo de polen; y un **ovario**, una estructura alargada que contiene uno o más óvulos. Cada óvulo joven contiene un gametofito femenino que forma un gameto femenino (un ovocito), dos *núcleos polares*, y muchas otras células haploides. Después de la fecundación, el óvulo evoluciona hasta convertirse en una semilla; y el ovario, en un fruto.

El ciclo de vida de las plantas con flores incluye fecundación doble

Las plantas con flores experimentan alternancia de generaciones en las que la generación esporofita es más grande y nutricionalmente independiente (**FIGURA 28-13**). La generación gametofita en las plantas con flores es microscópica y nutricionalmente dependiente de la esporofita. Las plantas con flores, como las gimnospermas y algunas otras plantas vasculares, son heterosporas y producen dos tipos de esporas: microsporas y megasporas. La reproducción sexual ocurre en la flor.

Cada óvulo joven dentro de un ovario contiene un megasporocito (célula madre de megaspora) que experimenta meiosis para producir cuatro megasporas haploides. Tres de éstas comúnmente se desintegran, y una se divide en forma mitótica y crece hasta convertirse en un gametofito femenino maduro, también llamado **saco embrionario**.

PUNTO CLAVE **Una característica significativa del ciclo de vida de las plantas con flores es la fecundación doble, en la que un espermatozoide se une con el ovocito y forma un cigoto; el otro espermatozoide se une con los dos núcleos polares y forma una célula triploide que da origen al endospermo.**

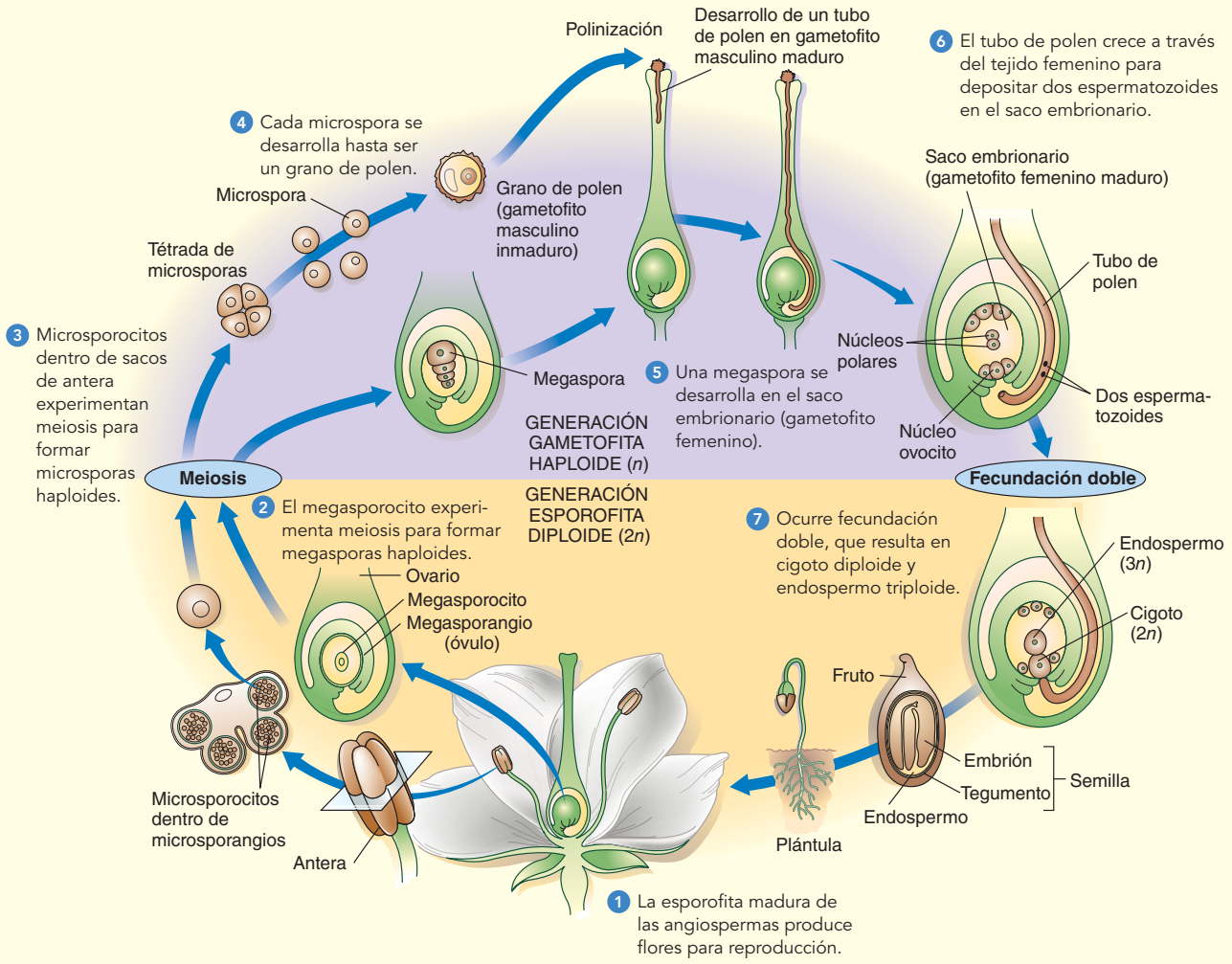


FIGURA 28-13 ***Animada*** **Ciclo de vida de las plantas con flores**

Los sacos embrionarios en la gran mayoría de las angiospermas contienen siete células con ocho núcleos haploides. Seis de estas células, incluido el ovocito, contienen un solo núcleo cada una, y una célula central tiene dos núcleos, llamados **núcleos polares**. El ovocito y la pared central con dos núcleos polares están directamente involucrados en la fecundación; las otras cinco células en el saco embrionario en apariencia no tienen papel directo en el proceso de fecundación y se desintegran. Sin embargo, conforme se desintegran las *sinérgidas* (las dos células que flanquean al ovocito), liberan químicos que pueden afectar la dirección de crecimiento del tubo de polen.

Cada saco de polen, o microsporangio, de la antera contiene numerosos microsporocitos (células madre de microspora), cada una de las cuales experimenta meiosis para formar cuatro microsporas haploides. Toda microspora se desarrolla en un gametofito masculino maduro, también llamado *grano de polen*. Los granos de polen son pequeños; cada uno consiste en dos células, la *célula tubo* y la *célula generativa*.

Las anteras se abren y comienzan a lanzar polen. Varios agentes (incluidos viento, agua, insectos y otros animales polinizadores) transfieren granos de polen al estigma (vea el capítulo 37). Si es compatible con el estigma, el grano de polen germina, y un tubo de polen crece en el estilo y hacia el ovario. El grano de polen germinado, con su tubo de polen, es el gametofito masculino maduro. A continuación, la célula generativa se divide para formar dos espermatozoides no flagelados. Los espermatozoides se mueven dentro del tubo de polen y se descargan en el saco embrionario. Ambos espermatozoides están involucrados en la fecundación.

Cuando los dos espermatozoides entran al saco embrionario, *ambos* participan en la fecundación. Un espermatozoide se fusiona con el ovocito y forma un cigoto que crece por mitosis y se transforma hasta ser un embrión multicelular en la semilla. El segundo espermatozoide se fusiona con los dos núcleos polares haploides de la célula central para formar una célula triploide ($3n$) que se divide por mitosis y se desarrolla para ser **endospermo**, un tejido nutritivo rico en lípidos, proteínas y carbohidratos que alimenta al embrión durante su crecimiento. Este proceso de fecundación, que involucra dos fusiones nucleares separadas, se llama **fecundación doble** y es, con dos excepciones, único para las plantas con

© PicstudioDreamstime.

FIGURA 28-14 **Fruto de guayaba y semillas**
Los animales comen los frutos carnosos como las guayabas. Con frecuencia, las semillas se tragan enteras y pasan sin daño a través del sistema digestivo de los animales.

flores. (En las gimnospermas *Ephedra nevadensis* y *Gnetum gnemon* se ha reportado fecundación doble. Este proceso difiere de la fecundación doble en las plantas con flores en la que se produce un cigoto adicional, en lugar de endospermo. El segundo cigoto se desintegra más tarde).

Después de la fecundación se desarrollan semillas y frutos

Como resultado de la fecundación doble, y de los posteriores crecimiento y desarrollo, cada semilla contiene un embrión de planta joven y tejido nutritivo (el endospermo), que están rodeados por un tegumento protector. En las monocotiledóneas el endospermo persiste y es la principal fuente de alimento en la semilla madura. En la mayoría de las eudicotiledóneas el endospermo nutre al embrión en desarrollo, que posteriormente almacena alimento en sus cotiledones.

Conforme una semilla se desarrolla a partir de un óvulo después de la fecundación, la pared del ovario que lo rodea se alarga de manera impresionante y se convierte en un **fruto**. En algunos casos, otros tejidos asociados con el ovario también se agrandan para formar el fruto (vea la discusión de los frutos en el capítulo 37). Los frutos tienen dos propósitos: proteger las semillas en desarrollo de la deshidratación conforme crecen y maduran, y ayudar en la dispersión de las semillas. Por ejemplo, los frutos de los dientes de león tienen penachos que las corrientes de aire levantan y transportan. Con frecuencia, los animales ayudan a dispersar las semillas que se encuentran en los frutos comestibles (**FIGURA 28-14**). Una vez que una semilla aterriza en un lugar adecuado, puede germinar y desarrollarse hasta convertirse en una esporofita madura que produce flores, y el ciclo de vida continúa según lo descrito.

Las plantas con flores tienen muchas adaptaciones que explican su éxito

Las adaptaciones evolutivas de las plantas con flores explican su éxito en términos de su dominio ecológico y su gran número de especies. La producción de semillas como el principal medio de reproducción y dispersión, una adaptación compartida con las gimnospermas, es claramente significativa y brinda una ventaja definitiva sobre las plantas vasculares sin semillas. Los carpelos cerrados, que dan lugar a frutos que rodean las semillas, y el proceso de fecundación doble con su endospermo resultante, aumentan la probabilidad del éxito reproductivo. La evolución de varias interdependencias con muchos tipos de insectos, aves y murciélagos, que dispersan polen de una flor a otra de la misma especie, es otra razón del éxito de las angiospermas. La transferencia de polen resulta en hibridación, que mezcla el material genético y promueve la variación genética entre la descendencia.

Muchas características distintivas han contribuido al éxito de las plantas con flores, además de su reproducción enormemente exitosa que involucra flores, frutos y semillas. Recuerde que la mayoría de las plantas con flores tienen elementos vasculares en su xilema, así como traqueidos. En contraste, el xilema de casi todas las plantas vasculares sin semillas y gimnospermas consiste exclusivamente en traqueidos. La mayoría de las plantas con flores también tienen en su floema eficientes elementos de tubo criboso conductores de carbohidratos. Las plantas vasculares distintas a las plantas con flores y gnetofitas carecen de elementos vasculares y de tubo criboso.

Las hojas de las plantas con flores, con sus anchas láminas expandidas son muy eficientes al absorber la luz para la fotosíntesis. La abscisión (muda) de estas hojas durante los períodos fríos o secos reduce la pérdida de agua permitiendo que las plantas con flores se extendieran hacia hábitats que de otro modo serían muy difíciles para sobrevivir. Los tallos y raíces de las plantas con flores con frecuencia están modificados para almacenamiento de alimento o de agua, otra característica que ayuda a las plantas con flores a sobrevivir en varios ambientes.

Sin embargo, probablemente lo más importante para el éxito evolutivo de las plantas con flores es la adaptabilidad global de la generación esporofita. Como grupo, las plantas con flores se adaptan fácilmente a nuevos hábitats y ambientes desafiantes. Esta adaptabilidad es evidente en la gran diversidad de formas de crecimiento que muestran las distintas especies de plantas con flores. Por ejemplo, el cactus está notablemente bien adaptado a ambientes desérticos. Su tallo almacena agua; sus hojas (espinas) tienen un área superficial reducida disponible para la transpiración (pérdida de vapor de agua; vea el capítulo 34) y también pueden protegerlos contra los animales herbívoros sedientos; y su gruesa cutícula cerosa reduce la pérdida de agua. En contraste, el lirio acuático está bien adaptado para ambientes húmedos, en parte porque tiene canales de aire que proporcionan oxígeno adecuado a los tallos y raíces que viven en agua y fango deficiente en oxígeno.

La estructura floral ofrece comprensión acerca del proceso evolutivo

En la evolución, nuevas estructuras u órganos con frecuencia se originan mediante modificación de estructuras u órganos anteriormente existentes. (Vea la discusión del capítulo 20 acerca de las preadaptaciones). Mucha evidencia apoya la interpretación clásica de que los cuatro órganos de una flor (sépalos, pétalos, estambres y carpelos) surgieron a partir de hojas enormemente modificadas. Esta evidencia incluye comparaciones del arreglo de los tejidos vasculares tanto en flores como en tallos frondosos y de las etapas de desarrollo de las partes florales y las hojas.

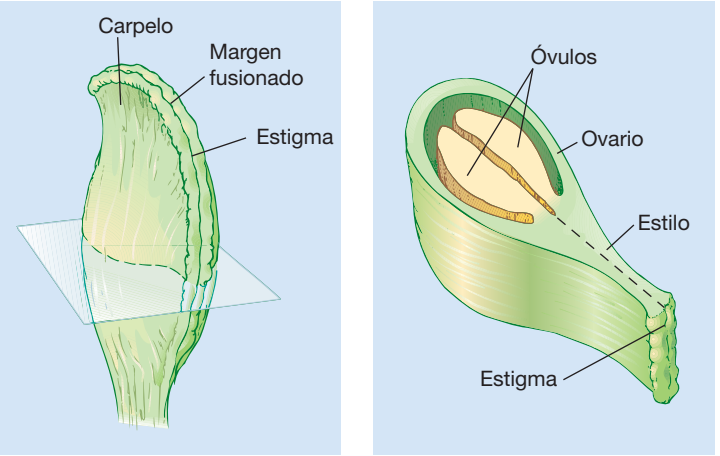
Los sépalos son los más parecidos a una hoja de los cuatro órganos florales, y por lo general los botánicos están de acuerdo en que los sépalos son hojas especializadas. Aunque los pétalos de muchas especies de plantas con flores parecen hojas, los botánicos usualmente ven los pétalos como estambres modificados que más tarde se volvieron estériles y parecidos a hojas. Las rosas y camelias cultivadas brindan evidencia

que apoya esta hipótesis; en algunas variedades los estambres se transformaron en pétalos y formaron flores vistosas con gran número de pétalos.

Los estambres y carpelos notablemente parecidos a hojas de ciertos árboles tropicales y otras especies apoyan el origen de los estambres y los carpelos a partir de hojas u órganos parecidos a hojas. Considere, por ejemplo, el carpelo de *Drimys*, un género de árboles y arbustos con flores nativo del sureste asiático, Australia y América del Sur. Este carpelo parece una hoja plegada hacia adentro a lo largo de la nervadura central, lo que por lo tanto encierra los óvulos y se une a lo largo de toda la longitud del margen de la hoja (**FIGURA 28-15**).

La pregunta fundamental es si estos estambres y carpelos parecidos a hojas son caracteres ancestrales compartidos que se conservaron (retuvieron) durante el curso de la evolución o son órganos enormemente especializados (esto es, caracteres derivados compartidos) que no recuerdan a los estambres y carpelos primitivos. Muchos botánicos que estudiaron esta pregunta concluyeron que estambres y carpelos quizás son derivados de hojas. No obstante, no todos los botánicos aceptan el origen de estambres y carpelos a partir de hojas enormemente modificadas. Como observó en el capítulo 1, la incertidumbre y el debate son parte del proceso científico, y los científicos nunca pueden afirmar el conocimiento de una respuesta final.

Durante el curso de más de 130 millones de años de evolución de angiospermas, las estructuras florales se diversificaron como órganos florales fusionados o reducidos en tamaño o número. Estos cambios conducen a mayor complejidad en estructura floral en algunas especies y en mayor simplicidad en otras especies. En ocasiones es difícil interpretar las estructuras florales de tantas especies diferentes de angiospermas, pero es importante porque las interpretaciones correctas son esenciales para vislumbrar un esquema de clasificación filogenético.



(a) El carpelo recuerda una hoja plegada en la que están encerrados los óvulos que lleva en su superficie superior.

(b) Sección transversal del carpelo, cortada a lo largo de la línea rayada en **(a)**.

FIGURA 28-15 Carpelo de *Drimys piperita*

Repaso

- ¿Cómo difieren las adaptaciones no reproductoras entre gimnospermas y las plantas con flores?
- ¿Cómo difiere el ciclo de vida entre las plantas con flores y las gimnospermas?
- ¿Cuáles son las dos principales clases de plantas con flores y cómo puede uno distinguir entre ellas?
- ¿Cómo difiere la fecundación entre gimnospermas y plantas con flores?

28.4 LA EVOLUCIÓN DE LAS PLANTAS CON SEMILLAS

OBJETIVO DE APRENDIZAJE

9 Resumir la evolución de las gimnospermas a partir de las plantas vasculares sin semillas y rastrear la evolución de las plantas con flores a partir de las gimnospermas.

Un grupo que descendió de plantas vasculares sin semillas ancestrales fue el de las **progimnospermas**, las cuales ahora están extintas. Las progimnospermas tenían dos características derivadas: hojas con venas ramificadas (*megafilos*) y tejido leñoso (*xilema secundario*) similares a los de las gimnospermas modernas. Sin embargo, las progimnospermas se reproducían mediante esporas, no por semillas. *Archaeopteris*, una progimnosperma que vivió hace aproximadamente 370 ma, es uno de los árboles conocidos más antiguos con tejido leñoso "moderno" (**FIGURA 28-16a**).

Se han descubierto fósiles de muchas progimnospermas con estructuras reproductoras intermedias entre las de las plantas con esporas y las plantas con semillas. Por ejemplo, la evolución de microsporas en granos de polen y de megasporangios en óvulos (estructuras productoras de semillas) puede rastrearse en progimnospermas fósiles. Las plantas que producen semillas aparecieron durante el período Devónico tardío, hace más de 359 ma. El registro fósil indica que diferentes grupos de plantas con semillas aparentemente surgieron de manera independiente varias veces.

Como se mencionó previamente, restos fosilizados de ginkgo se descubrieron en rocas de 200 millones de años de antigüedad, y otros grupos de gimnospermas estaban bien establecidos hacia 160 ma a 100 ma. Aunque las gimnospermas son un grupo antiguo, persisten algunas preguntas acerca de las rutas exactas de su evolución. El registro fósil indica que las progimnospermas probablemente originaron las coníferas y otro grupo de plantas extintas llamadas **helechos con semillas**, que eran plantas leñosas portadoras de semillas con hojas parecidas a helechos (**FIGURA 28-16b**). Los helechos con semillas, a su vez, probablemente dieron origen a cícadas y ginkgos, así como a muchos grupos de gimnospermas ahora extintos. El origen de los gnetofitos aún no es claro, aunque datos moleculares indican que están cercanamente emparentados con las coníferas.

En años recientes se han realizado grandes avances en la comprensión de la evolución de las plantas con flores

Las plantas con flores son el clado de plantas de más reciente evolución. El registro fósil, aunque incompleto, sugiere que las plantas con flores descendieron de gimnospermas. Hacia mediados del período Jurásico, hace aproximadamente 180 ma, existían muchas líneas de gimnospermas con algunas características parecidas a las de las plantas con flores. Entre otros caracteres, estas gimnospermas derivadas poseían hojas con anchas láminas expandidas y las primeras hojas modificadas portadoras de semillas, que casi encierran los óvulos. Evidentemente, los escarabajos visitaban estas plantas, y los biólogos sugieren que esta relación fue el

comienzo de la **coevolución**, una adaptación mutua entre las plantas y sus polinizadores animales (vea el capítulo 37).

Una importante labor que enfrentan los paleobotánicos (biólogos que estudian plantas fósiles) es determinar cuáles de las gimnospermas primitivas están en la línea de evolución directa que conduce a las plantas con flores. Dados los datos estructurales, la mayoría de los botánicos plantea la hipótesis de que las plantas con flores surgieron sólo una vez; esto es: sólo hay una línea de evolución desde las gimnospermas hacia las plantas con flores.

Con base sobre todo en datos estructurales, muchos botánicos evolutivos consideraron que las gnetofitas era el clado gimnosperma más cercanamente emparentado con las plantas con flores. Sin embargo, en años recientes se han propuesto nuevas hipótesis acerca del origen de las angiospermas, con los avances en comparaciones moleculares, estudios genéticos (en particular cómo la función génica se relaciona con el desarrollo reproductivo) y descubrimientos fósiles adicionales. En la actualidad, muchos botánicos consideran que las gimnospermas vivientes más cercanamente emparentadas con las plantas con flores quizás son las coníferas. Pero esta hipótesis está lejos de ser cierta, y el origen y evolución temprana de las plantas con flores sigue desafiando a los botánicos.

El rastro definitivo más antiguo de las plantas con flores en el registro fósil consiste en óvulos encerrados en pequeños frutos parecidos a vainas interpretados como carpelos en rocas del Jurásico y del Cretácico inferior,

(a) Progimnosperma. *Archaeopteris*, que existió hace alrededor de 370 ma, tenía algunas características en común con las plantas con semillas modernas, mas no producía semillas.

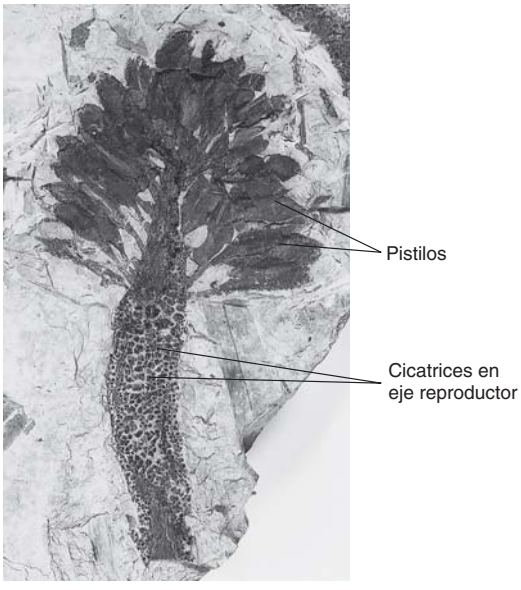
(b) Helecho con semillas. *Emplectopteris* producía semillas en hojas parecidas a helecho. Los helechos con semillas existieron desde hace aproximadamente 360 ma hasta 250 ma.

FIGURA 28-16 Evolución de las plantas con semillas

(**a,** Dibujo con base en Beck, C. B., "Reconstructions of *Archaeopteris* and Further Consideration of Its Phylogenetic Position", *American Journal of Botany*, Vol. 49, 1962. **b,** Redibujado con base en H. N., *Ancient Plants and the World They Lived In*, Comstock, Nueva York, 1947).

David Dilcher and Ge Sun

(a) La angiosperma fósil más antigua conocida. Este fósil de *Archaefructus* muestra un tallo que tiene carpelo. Descubierta en el noreste de China, tiene más o menos 125 millones de años de antigüedad.



Cortesía de David Dilcher

(b) Flor fósil. La flor fosilizada de la planta extinta *Archaeanthus linnenbergeri*, que vivió hace aproximadamente 100 ma. Las cicatrices en el eje reproductor (receptáculo) pueden mostrar dónde estaban unidos originalmente estambres, pétalos y sépalos, pero se desprendieron. Muchos pistilos en arreglo espiral todavía estaban unidos en el momento en que esta flor se fosilizó.

FIGURA 28-17 Angiospermas fósiles

con una antigüedad entre unos 125 millones a 145 millones de años (**FIGURA 28-17a**). Las flores fosilizadas más antiguas tienen entre 118 millones y 120 millones de años.

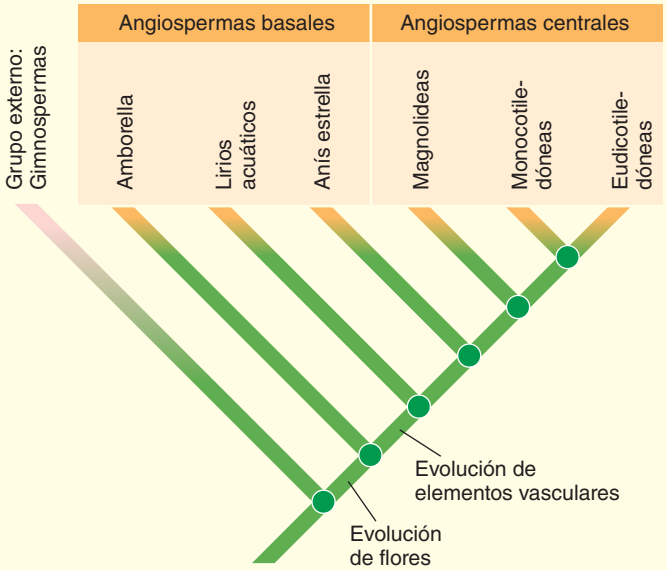
Hace 90 ma, durante el período Cretácico, las plantas con flores se diversificaron y comenzaron a sustituir a las gimnospermas como las plantas dominantes de la Tierra. Los fósiles de hojas, tallos, flores, frutos y semillas de plantas con flores son numerosos y diversos. Superan en número a los fósiles de gimnospermas y helechos en depósitos del Cretácico tardío, lo que indica el rápido éxito de las plantas con flores una vez que aparecieron (**FIGURA 28-17b**). Muchas especies de angiospermas aparentemente surgieron a partir de cambios en el número de cromosomas. (Vea la discusión de la alopoliploidia y la evolución simpátrica en el capítulo 20).

Las angiospermas basales comprenden tres clados

A principios de 1999, una serie de análisis cladísticos de características estructurales y de comparaciones moleculares ayudaron a clarificar las relaciones entre las clases de angiospermas. En el proceso se descartaron muchas suposiciones sostenidas hace mucho tiempo acerca de los primeros linajes de las angiospermas. La evidencia indica que muchos clados de angiospermas basales (de diversificación temprana) evolucionaron antes de la divergencia de las angiospermas centrales (**FIGURA 28-18a**). Las 170 especies de **angiospermas basales** representan grupos que se consideran son ancestrales a todas las demás plantas con flores.

El clado superviviente más antiguo de angiospermas basales se representa mediante una sola especie viviente, *Amborella trichopoda* (**FI-**

PUNTO CLAVE **Las plantas con flores evolucionaron a partir de gimnospermas antiguas. Las angiospermas basales son clados de diversificación temprana que todavía sobreviven en la actualidad.**



(a) Una hipótesis de las relaciones entre las plantas con flores, con base en evidencia fósil y molecular. *Amborella*, lirios acuáticos y anís estrella son plantas vivientes cuyos ancestros aparentemente se ramificaron temprano del árbol familiar angiosperma. Estos clados tempranos fueron seguidos por magnolideas, monocotiledóneas y eudicotiledóneas.

Stephen McCabe, Arboretum University of California Santa Cruz

(b) *Amborella trichopoda*, una angiosperma basal.

Rod Planck/Photo Researchers, Inc.

(c) Lirio acuático (*Nymphaea*), una angiosperma basal.

Robert and Ann Simpson/Visuals Unlimited, Inc.

(d) Anís estrella (*Illicium verum*), una angiosperma basal.

Sinclair Stammers/Photo Researchers, Inc.

(e) *Magnolia grandiflora*, una angiosperma central.

FIGURA 28-18 Evolución de las plantas con flores

GURA 28-18b). Un arbusto nativo de Nueva Caledonia, una isla en el Pacífico Sur, *Amborella* puede ser el pariente viviente más cercano del ancestro de todas las plantas con flores. Los lirios acuáticos y familias relacionadas componen el segundo clado de las angiospermas basales (**FIGURA 28-18c** y **FIGURA 28-19**). Este clado, que contiene alrededor de 70 especies de hierbas acuáticas o de humedal, puede ser el segundo linaje superviviente más antiguo. El anís estrella y sus parientes, el tercer clado de angiospermas basales, consiste en más o menos 100 especies de enredaderas, árboles y arbustos que se encuentran principalmente en climas más cálidos. El anís estrellado tiene importancia económica porque es una fuente de especias que se emplean en confitería y aceite de anís (**FIGURA 28-18d**). El anís estrellado también se utiliza para elaborar Tamiflu, uno de los tratamientos contra la influenza.

Las angiospermas centrales abarcan magnolideas, monocotiledóneas y eudicotiledóneas

La mayoría de especies angiospermas pertenecen a un clado de **angiospermas centrales**, que se dividen en tres subclados: magnolideas, monocotiledóneas y eudicotiledóneas. Las **magnolideas** incluyen especies en las familias magnolia, laurel y pimienta negra, así como muchas familias relacionadas (**FIGURA 28-18e**). Aunque las magnolideas tradicionalmente se clasificaron con las eudicotiledóneas como "dicotiledóneas", evidencia molecular como comparaciones de secuencias de ADN indican que las magnolideas ni son eudicotiledóneas ni monocotiledóneas. Nativas de regiones tropicales o templadas, las magnolideas incluyen muchas plantas con importancia económica, como aguacate, pimienta negra, nuez moscada y laurel.

Repaso

- ¿Qué características distinguen las progimnospermas de los helechos con semillas?
- Describa las características significativas de la angiosperma fósil más antigua conocida.
- ¿Las monocotiledóneas se consideran angiospermas basales o centrales? Explique su respuesta.

EXPERIMENTO CLAVE

PREGUNTA: *Hydatella* sp. se clasificó de manera incorrecta como un césped hasta que evidencia molecular reciente indicó que era una angiosperma basal cercanamente emparentada con los lirios acuáticos. ¿*Hydatella* tiene alguna característica reproductiva que pueda indicar que se trata de uno de los más antiguos linajes sobrevivientes de angiospermas?

EXPERIMENTO: *Hydatella inconspicua*, una pequeña planta acuática, se recolectó en un lago en Northland, Nueva Zelanda, y sus sacos embrionarios se analizaron cuidadosamente.

© Justin Goh, School of Biological Sciences, University of Auckland, Auckland, New Zealand

RESULTADOS Y CONCLUSIONES: Como en las gimnospermas, la planta madre deriva nutrientes a la semilla *antes* de que ocurra la fecundación. Esta característica reproductiva parecida a gimnosperma puede representar un carácter ancestral compartido que se retuvo durante la transición de gimnospermas a plantas con flores, lo que en consecuencia apoya la visión de que *Hydatella* es una representante de un antiguo linaje angiosperma. Alternativamente, esta característica puede representar un carácter derivado compartido que no se encuentra en los más primitivos ancestros de *Hydatella*.

Fuente: Friedman, W. E. "Hydatellaceae are Water Lilies with Gymnospermous Tendencies". *Nature,* Vol. 453, 1 de mayo de 2008.

FIGURA 28-19 La angiosperma basal *Hydatella*

Hydatella inconspicua pertenece a un antiguo clado que consiste en aproximadamente 10 especies nativas de Australia, Nueva Zelanda e India.

RESUMEN: ENFOQUE EN LOS OBJETIVOS DE APRENDIZAJE

28.1 *(página 583)*

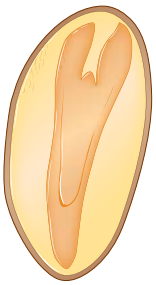
1 Comparar las características de gimnospermas y angiospermas.

- Los dos grupos de plantas con semillas son las **gimnospermas** y las **angiospermas**. Las gimnospermas producen semillas que están totalmente expuestas o llevadas en las escamas de conos; en las gimnospermas los óvulos no están rodeados por una pared ovárica. Las angiospermas son plantas con flores que producen sus semillas dentro de un fruto (un ovario maduro).

28.2 *(página 584)*

2 Seguir los pasos en el ciclo de vida de un pino y comparar sus generaciones esporofita y gametofita.

- Un pino es una esporofita madura; los pinos gametofitas son extremadamente pequeños y nutricionalmente dependientes de la generación esporofita. El pino es heterosporo y produce microsporas y megasporas en conos separados.
- Los conos masculinos producen **microsporas** que se desarrollan en **granos de polen** (gametofitas masculinas inmaduras) que son transportados por corrientes de aire hacia los conos femeninos.
- Los conos femeninos producen **megasporas**. Una de cada cuatro megasporas producida por meiosis se desarrolla hasta convertirse en una gametofita femenina dentro de un **óvulo (megasporangio)**.
- Después de la **polinización**, la transferencia de polen hacia los conos femeninos, un **tubo de polen** crece a través del megasporangio hacia el ovocito dentro del arquegonio. Después de la **fecundación**, el cigoto se desarrolla hasta ser un embrión encapsulado en el interior de una semilla adaptada para su dispersión con el viento.



3 Resumir las características que distinguen las gimnospermas de briofitas y helechos.

- A diferencia de las briofitas, las gimnospermas son plantas vasculares. A diferencias de briofitas y helechos, las gimnospermas producen semillas. Las gimnospermas también producen granos de polen que transporta el viento, una característica ausente en helechos y otras plantas vasculares sin semillas.

4 Mencionar y describir brevemente los cuatro filos de gimnospermas.

- Las **coníferas** (filo Coniferophyta), el filo más grande de gimnospermas, son plantas leñosas que tienen **agujas** (hojas que por lo general son siempre verdes) y producen semillas en conos. La mayoría de las coníferas son **monoicas** y tienen partes reproductivas masculina y femenina en conos separados en la misma planta.
- Las **cícadas** (filo Cycadophyta) tienen apariencia de palmera o de helecho. Son **dioicas** (tienen estructuras reproductivas masculina y femenina en plantas separadas) pero se reproducen con polen y semillas en estructuras parecidas a conos.
- *Ginkgo biloba*, la única especie superviviente en el filo Ginkgophyta, es un árbol deciduo dioico. El **ginkgo** femenino produce semillas carnosas directamente en ramas.
- Las **gnetofitas** (filo Gnetophyta) son un clado oscuro de las gimnospermas que tienen algunos rasgos asociados con las angiospermas.

28.3 *(página 589)*

5 Resumir las características que distinguen a las plantas con flores de otras plantas.

- Las **plantas con flores**, o angiospermas (filo Anthophyta), constituyen el filo de plantas vasculares que producen flores y semillas encerradas dentro de un **fruto**. Son el grupo de plantas más diverso y más exitoso.
- La flor, que puede contener **sépalos, pétalos, estambres** y **carpelos**, funciona en la reproducción sexual. A diferencia de las gimnospermas, los óvulos de las plantas con flores están encerrados dentro de un **ovario**. Después de la fecundación, los óvulos se convierten en semillas, y el ovario crece hasta convertirse en fruto.

6 Explicar brevemente el ciclo de vida de una planta con flores y describir la fecundación doble.

- La generación esporofita es dominante en las plantas con flores; las gametofitas son en extremo reducidas en tamaño y dependen nutricionalmente de la generación esporofita. Las plantas con flores son heterosporas y producen microsporas y megasporas dentro de la flor.
- Cada microspora se desarrolla hasta ser un grano de polen (gametofito masculino inmaduro). Uno de cada cuatro megasporas producidas por meiosis crece hasta ser un **saco embrionario** (gametofito femenino). Dentro del saco embrionario, el ovocito y la célula central con dos **núcleos polares** participan en la fecundación.
- La **fecundación doble**, que resulta en la formación de un cigoto diploide y un **endospermo** triploide, es característica de las plantas con flores.

CENGAGENOW™ **Explore los ciclos de vida de las plantas al hacer clic sobre las figuras en CengageNOW.**

7 Contrastar monocotiledóneas y eudicotiledóneas, las dos clases más grandes de plantas con flores.

- La mayoría de las **monocotiledóneas** (clase Monocotyledones) tiene partes florales en tres, y sus semillas contienen cada una un **cotiledón**. El tejido nutritivo en sus semillas maduras es endospermo.
- Las **eudicotiledóneas** (clase Eudicotyledones) por lo general tienen partes florales en cuatros o cincos o múltiplos de ellos, y sus semillas contienen cada una dos cotiledones. Los órganos nutritivos en sus semillas maduras por lo general son los cotiledones, que absorben los nutrientes en el endospermo.

8 Discutir las adaptaciones evolutivas de las plantas con flores.

- Las plantas con flores se reproducen sexualmente al formar flores. Después de la fecundación doble, dentro de los frutos se forman las semillas. Las plantas con flores tienen en su xilema eficientes **elementos vasculares** que conducen agua y en su floema tienen eficientes **elementos de tubo criboso** que conducen carbohidratos. El viento, el agua, los insectos u otros animales transfieren granos de polen en varias plantas con flores.

CENGAGENOW™ **Aprenda más acerca de la estructura floral al hacer clic sobre la figura en CengageNOW.**

28.4 *(página 595)*

9 Resumir la evolución de las gimnospermas a partir de las plantas vasculares sin semillas y rastrear la evolución de las plantas con flores a partir de las gimnospermas.

- Las plantas con semilla surgieron a partir de plantas vasculares sin semillas. Las **progimnospermas** eran plantas vasculares sin semillas que tenían megafilos y tejido leñoso "moderno". Las progimnospermas quizás dieron lugar a las coníferas, así como a los **helechos con semillas**, que a su vez probablemente dieron origen a cícadas y gingkos.
- La evolución de las gametofitas no es clara, aunque datos moleculares indican que están cercanamente emparentadas con las coníferas.
- Las plantas con flores probablemente descendieron de antiguas gimnospermas que tenían características especializadas, como hojas con anchas láminas expandidas y carpelos cerrados. Las plantas con flores quizás surgieron sólo una vez; esto es: sólo hay una línea de evolución desde las gimnospermas hasta las plantas con flores.

EVALÚE SU COMPRENSIÓN

1. ¿Las plantas con semillas *carecen* de la(s) siguiente(s) estructura(s)? (a) óvulos rodeados por integumentos (b) microsporas y megasporas (c) tejidos vasculares (d) una gran esporofita nutricionalmente independiente (e) una gran gametofita nutricionalmente independiente
2. Coníferas, cícadas, gingko y gnetofitas se llaman colectivamente (a) licopodios (b) gimnospermas (c) angiospermas (d) eudicotiledóneas (e) plantas vasculares sin semillas
3. Los gametofitos masculinos inmaduros del pino se llaman (a) óvulos (b) estambres (c) conos de semilla (d) granos de polen (e) núcleos polares
4. La transferencia de granos de polen de la estructura reproductiva masculina a la femenina se conoce como (a) polinización (b) fecundación (c) desarrollo de saco embrionario (d) desarrollo de semillas (e) desarrollo de frutos
5. Los espermatozoides mótiles se encuentran como vestigios en estos dos grupos de gimnospermas: (a) monocotiledóneas, eudicotiledóneas (b) gnetofitas, coníferas (c) gnetofitas, plantas con flores (d) cícadas, coníferas (e) cícadas, ginkgo
6. Existen al menos _____ especies de plantas con flores en el mundo. (a) 235 (b) 3000 (c) 30,000 (d) 300,000 (e) 3,000,000
7. Un pistilo simple consiste en un solo (a) cáliz (b) carpelo (c) óvulo (d) filamento (e) pétalo

8. Una flor que carece de estambres es tanto _____como _____. (a) completa; imperfecta (b) incompleta; perfecta (c) completa; perfecta (d) incompleta; imperfecta

9. Después de la fecundación, el _____ se desarrolla en un fruto y el _____ se desarrolla en una semilla. (a) ovario; óvulo (b) núcleos polares; óvulo (c) ovario; endospermo (d) óvulo; ovario (e) óvulo; núcleos polares

10. El gametofito femenino en las plantas con flores también se llama (a) núcleos polares (b) antera (c) saco embrionario (d) endospermo (e) esporofilo

11. Esta planta con flores puede ser el pariente viviente más cercano del ancestro de todas las plantas con flores. (a) *Amborella* (b) *Archaeopteris* (c) *Gnetum* (d) lirio acuático (e) *Archaeanthus*

12. Esta sección transversal a través de un ovario revela que el pistilo es (a) simple, con un carpelo (b) compuesto, con dos carpelos fusionados (c) compuesto, con tres carpelos fusionados (d) compuesto, con seis carpelos separados (e) compuesto, con seis carpelos fusionados

PENSAMIENTO CRÍTICO

1. ¿En qué se parecen conos y flores? ¿En qué son diferentes? (*Sugerencia:* Su respuesta debe considerar microsporas/megasporas y semillas).

2. ¿Cómo difieren los ciclos de vida de las plantas sin semillas (vea el capítulo 27) y de las plantas con semillas? ¿En qué forma fundamental son parecidos?

3. **VÍNCULO CON LA EVOLUCIÓN.** La mayoría de las flores contienen estructuras reproductivas tanto masculinas como femeninas, en contraste con los conos de las gimnospermas, que son o masculinos o femeninos. Explique cómo las flores bisexuales pueden ser una ventajosa adaptación evolutiva para las plantas con flores que las poseen.

4. **VÍNCULO CON LA EVOLUCIÓN.** Contraste algas, musgos, helechos, gimnospermas y angiospermas con respecto a su dependencia del agua como medio de transporte para las células reproductoras. Sugiera una hipótesis para explicar cómo las diferencias pueden ser adaptativas para vivir en tierra.

5. **VÍNCULO CON LA EVOLUCIÓN.** ¿Dónde colocaría las progimenospermas en la figura 28-2? Explique su razonamiento.

6. Al lector se le muestra una planta que nunca ha visto antes (vea la figura). ¿Es gimnosperma o angiosperma? ¿Monocotiledónea o eudicotiledónea? ¿Cuáles son las características que le ayudaron a tomar estas determinaciones?

Carlyn Iverson

CENGAGENOW™ **Preguntas adicionales están disponibles en CengageNOW en www.cengage.com/login.**

29 Los hongos

Jeff Lepore/Photo Researchers, Inc.

Esporas fúngicas. La estrella de tierra (*Geastrum saccatum*) libera una bocanada de esporas microscópicas después de que el saco, que mide alrededor de 1.3 cm de ancho, es golpeado por una gota de lluvia. Este hongo es común en desechos de hojarasca bajo los árboles a lo largo de toda América del Norte.

CONCEPTOS CLAVE

29.1 Los hongos son heterótrofos eucariotas que absorben nutrientes de sus alrededores; la mayoría crece como filamentos multicelulares llamados hifas que forman una masa enmarañada llamada micelio.

29.2 La mayoría de los hongos tienen ciclos de vida complejos y se reproducen tanto sexual como asexualmente mediante esporas.

29.3 De acuerdo con hipótesis actuales, los hongos evolucionaron a partir de protistas flagelados unicelulares y divergieron en varios grupos.

29.4 Los hongos son de gran importancia ecológica; son descomponedores y forman relaciones simbióticas con otros organismos.

29.5 Los hongos son de gran importancia económica, biológica y médica.

Setas, colmenillas y trufas, delicias culinarias, comparten un ancestro común reciente con las levaduras del panadero, el moho negro que se forma en el pan rancio y el moho que se acumula en las cortinas de la ducha. Todas estas formas de vida se clasifican como hongos, un grupo diverso de alrededor de 100,000 especies descritas, cuya mayoría son terrestres. Algunos **micólogos**, biólogos que estudian hongos, estiman que puede haber hasta 1.5 millones de especies de hongos. Los biólogos que usan el reino como taxón agrupan estos organismos en el reino Fungi, uno de los reinos eucariotas.

Los hongos crecen mejor en hábitats húmedos, pero se encuentran de manera universal siempre que está disponible material orgánico. Requieren humedad para crecer y pueden obtener agua de una atmósfera húmeda así como del medio sobre el que viven. Cuando el ambiente se vuelve seco, los hongos sobreviven al entrar en una etapa de reposo o mediante la producción de esporas (vea la fotografía) que resisten la desecación.

Algunos hongos crecen a tamaños enormes. En el estado de Washington se identificó que un clon fúngico (*Armillaria ostoyae*) cubre más de 1500 acres. Este hongo gigante, que principalmente es subterráneo, se desarrolló a partir de una sola espora que germinó hace más de mil años. El hongo está fragmentado y ya no es más un cuerpo continuo.

Como los procariotas, la mayoría de los hongos son descomponedores que obtienen nutrientes y energía a partir de materia orgánica muerta. Son miembros vitales de los ecosistemas porque descomponen los compuestos orgánicos que se encuentran en organismos muertos, hojas, basura, aguas negras y otros desechos. Cuando descomponen compuestos orgánicos, liberan al ambiente carbono y otros elementos, donde se reciclan.

Muchos hongos forman asociaciones simbióticas vitales. Por ejemplo, la mayoría de las plantas terrestres tienen compañeros fúngicos que viven en estrecha asociación con sus raíces. Los hongos ayudan a las plantas a obtener del suelo iones fosfato y otros minerales necesarios. A cambio, las plantas brindan a los hongos nutrientes orgánicos. Algunos hongos viven simbióticamente con algas y cianobacterias como líquenes. Otros son parásitos y patógenos que causan enfermedades en animales o plantas.

29.1 CARACTERÍSTICAS DE LOS HONGOS

OBJETIVOS DE APRENDIZAJE

1 Describir las características distintivas de los hongos.
2 Describir el plan corporal de un hongo.

Todos los hongos son eucariotas; sus células contienen núcleos encerrados en membrana, mitocondrias y otros organelos membranosos. Aunque varían notablemente en tamaño y forma, los hongos comparten ciertos caracteres clave, incluida su forma de obtener nutrición.

El pH óptimo para la mayoría de las especies de hongos es de más o menos 5.6, pero varios de ellos pueden tolerar y crecer en ambientes donde el pH varía de 2 a 9. Muchos hongos son menos sensibles a altas presiones osmóticas que las bacterias. Como resultado, pueden crecer en soluciones salinas concentradas o en soluciones azucaradas como mermelada, que desalienta o evita el crecimiento bacterial. Los hongos también proliferan en un amplio rango de temperaturas. Los hongos incluso pueden invadir comida refrigerada.

Los hongos absorben alimento del ambiente

Como los animales, los hongos son heterótrofos. Para sus necesidades nutricionales y de energía, dependen de moléculas de carbono preformadas producidas por otros organismos. Sin embargo, los hongos no ingieren alimento y luego lo digieren en el cuerpo como los animales. En vez de ello, infiltran una fuente alimenticia y segregan enzimas digestivas en ella. La digestión tiene lugar afuera del cuerpo. Cuando moléculas complejas se descomponen en compuestos más pequeños, los hongos absorben el alimento predigerido en su cuerpo.

El hongo es muy eficiente al absorber nutrientes y crecer. Rápidamente convierte los nutrientes en nuevo material celular. Si están disponibles cantidades excesivas de nutrientes, los almacenan, por lo general como gotas de lípido o glucógeno.

Los hongos tienen paredes celulares que contienen quitina

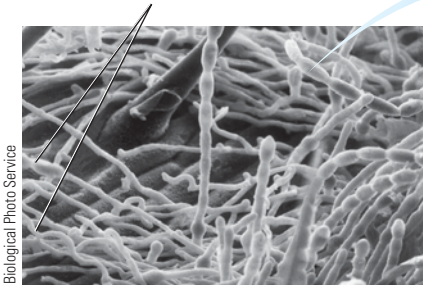
Como las células de las bacterias, ciertos protistas y plantas, las células fúngicas están encerradas por paredes celulares durante al menos alguna etapa en su ciclo de vida. No obstante, las paredes celulares fúngicas tienen una composición química diferente de las paredes celulares de otros organismos. En la mayoría de los hongos, la pared celular consiste en carbohidratos complejos, incluida **quitina**, un polímero que consiste en subunidades de un azúcar que contiene nitrógeno (vea la figura 3-11). La quitina también es un componente de los esqueletos externos de insectos y otros artrópodos. Además es resistente a la descomposición por parte de la mayoría de los microorganismos.

La mayoría de los hongos consisten en una red de filamentos

Los hongos más simples son las **levaduras**, que son unicelulares, con una forma redonda u oval. Las levaduras están ampliamente distribuidas en el suelo; en hojas, frutos y carnes curtidas; y sobre y en los cuerpos humanos. Más adelante en este capítulo se estudia la importancia de algunas levaduras en medicina, investigación biológica y en la industria alimenticia.

© Sidney Moulds/Photo Researchers, Inc.

(a) Un micelio. Una masa de hifas forma un micelio (área blanca). Los cuerpos fructíferos, llamados esporangios, son visibles como áreas grises.



G. T. Cole/University of Texas/Biological Photo Service

(b) MEB de un micelio. El hongo *Blumeria graminis* crece en una hoja (área más oscura abajo del micelio).

(c) Una hifa dividida en células por septos. Cada célula es monocariota (tiene un núcleo). En algunos taxones los septos están perforados, como se muestra.

(d) Una hifa septada. En esta hifa, cada célula es dicariota (tiene dos núcleos).

(e) Una hifa cenocítica.

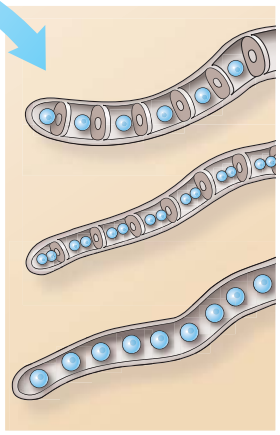


FIGURA 29-1 Plan corporal del hongo
Las esporas transportadas por el aire se asientan en el alimento. Germinan y producen una masa de filamentos con formas filosas llamados hifas. Las hifas penetran el alimento para obtener nutrición, y producen una masa de hifas llamada micelio. Con el tiempo, a partir del micelio crecen hifas especializadas que dan lugar a tallos erectos con cuerpos fructíferos (esporangios) en su parte superior. Cuando las paredes de los esporangios se rompen, nuevas esporas se liberan en el aire.

La mayoría de los hongos son multicelulares. El cuerpo consiste en largos filamentos ramificados con forma de hilo llamadas **hifas** (**FIGURAS 29-1a** y **b**). Las hifas consisten en paredes celulares tubulares que rodean las membranas plasmáticas de las células fúngicas. Las hifas son una adaptación al modo de nutrición fúngico. El crecimiento ocurre en las puntas de las hifas; conforme las hifas se alargan, el hongo crece e infiltra las fuentes de alimentos. El hongo absorbe nutrientes a través de su muy grande área superficial.

Conforme las hifas crecen, forman una masa enmarañada o red con forma de tejido llamada **micelio**. Los hongos que forman micelios se llaman **mohos**. El moho con forma de telaraña que en ocasiones se observa sobre el pan es el micelio de un hongo. Lo que no se ve es el extenso micelio que crece dentro del pan. Dependiendo de las condiciones ambientales, algunos hongos pueden alternar entre una fase de levadura y una fase en la que producen hifas.

En la mayoría de los hongos, las hifas se dividen mediante paredes celulares, llamadas **septos**, en células individuales que contienen uno o más núcleos (**FIGURAS 29-1c** y **d**). Como se estudiará más adelante, la presencia de septos es una característica importante en los dos filos fúngicos más grandes (que incluyen los hongos más complejos). Los septos de muchos hongos están perforados por un poro que puede ser suficientemente grande para permitir que los organelos fluyan de célula a célula. Algunos hongos, llamados **cenocíticos**, carecen de septos. En estas especies, la división nuclear no es seguida por división citoplásmica. Como resultado, un hongo cenocítico es una célula gigante, alargada y multinucleada (**FIGURA 29-1e**).

Repaso

- ¿Qué características distinguen a los hongos de otros organismos?
- ¿Cómo difieren los cuerpos de una levadura y de un moho?

29.2 REPRODUCCIÓN FÚNGICA

OBJETIVO DE APRENDIZAJE

3 Describir el ciclo de vida de un hongo típico, incluidas las reproducciones sexual y asexual.

La mayoría de los hongos se reproducen mediante **esporas** microscópicas, células reproductivas que pueden desarrollarse hasta ser nuevos organismos. En la mayoría de los grupos, las esporas no son mótiles, y se dispersan mediante viento, agua o animales. El aire está lleno con cientos de miles de esporas fúngicas. Cuando una espora germina, origina una hifa, que luego se desarrolla en un micelio (**FIGURA 29-2**).

Los hongos producen esporas o sexual o asexualmente. Con la reproducción asexual se producen rápidamente nuevos individuos, pero hay poca variabilidad genética. La reproducción sexual involucra meiosis y genera nuevos genotipos.

Las esporas generalmente se producen en hifas aéreas especializadas o en estructuras fructíferas. Cuando están arriba del suelo, las esporas pueden dispersarse con facilidad. Las estructuras donde se producen esporas se llaman **esporangios**. Las hifas aéreas de algunos hongos producen esporas en grandes estructuras reproductoras complejas conocidas como **cuerpos fructíferos**. La parte familiar de una seta es un gran cuerpo fructífero. Usualmente las personas no ven la parte voluminosa del hongo, un micelio casi invisible enterrado fuera de la vista en el material en putrefacción o en el suelo sobre el que crece.

Muchos hongos se reproducen asexualmente

Las levaduras se reproducen de manera asexual, principalmente mediante la formación de yemas que se proyectan desde la célula progeni-

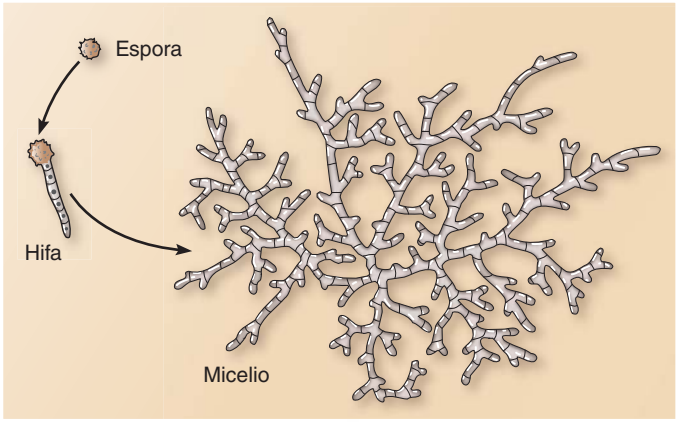
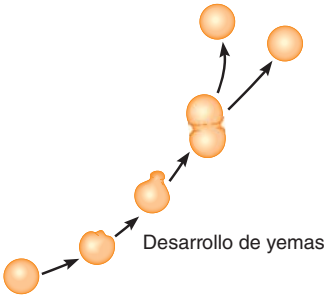


FIGURA 29-2 Germinación de una espora para formar un micelio



(a) Las levaduras pueden reproducirse asexualmente por gemación.

SciMat/Photo Researchers, Inc.

(b) MEB (falso color) de *Saccharomyces cerevisiae*. También conocida como levadura de panadero o cervecero, este hongo puede fermentar azúcares y producir dióxido de carbono y alcohol en el proceso. Se utiliza en la fabricación de cerveza, en la producción de vino y en la elaboración de pan. Observe que varias células de levadura están en gemación, una forma de reproducción asexual.

FIGURA 29-3 Las levaduras son hongos unicelulares

tora (**FIGURA 29-3**). Muchas especies de hongos multicelulares también se reproducen asexualmente. Las esporas se producen por mitosis y luego se liberan en el aire o agua. Los **conidióforos** (del griego para "portadores de polvo") son hifas especializadas que producen esporas asexuales llamadas **conidias**. El arreglo de conidias en los conidióforos varía entre las especies.

La mayoría de los hongos se reproduce sexualmente

Los hongos son un grupo diverso con muchas variaciones en sus ciclos de vida. La mayoría de los hongos (mas no todos) se reproducen tanto asexual como sexualmente. La **FIGURA 29-4** ilustra un ciclo de vida generalizado. Muchas especies fúngicas se reproducen sexualmente cuando

PUNTO CLAVE **La mayoría de los hongos pueden reproducirse de manera tanto asexual (que permite proliferación rápida) como sexual (que produce nuevos genotipos).**

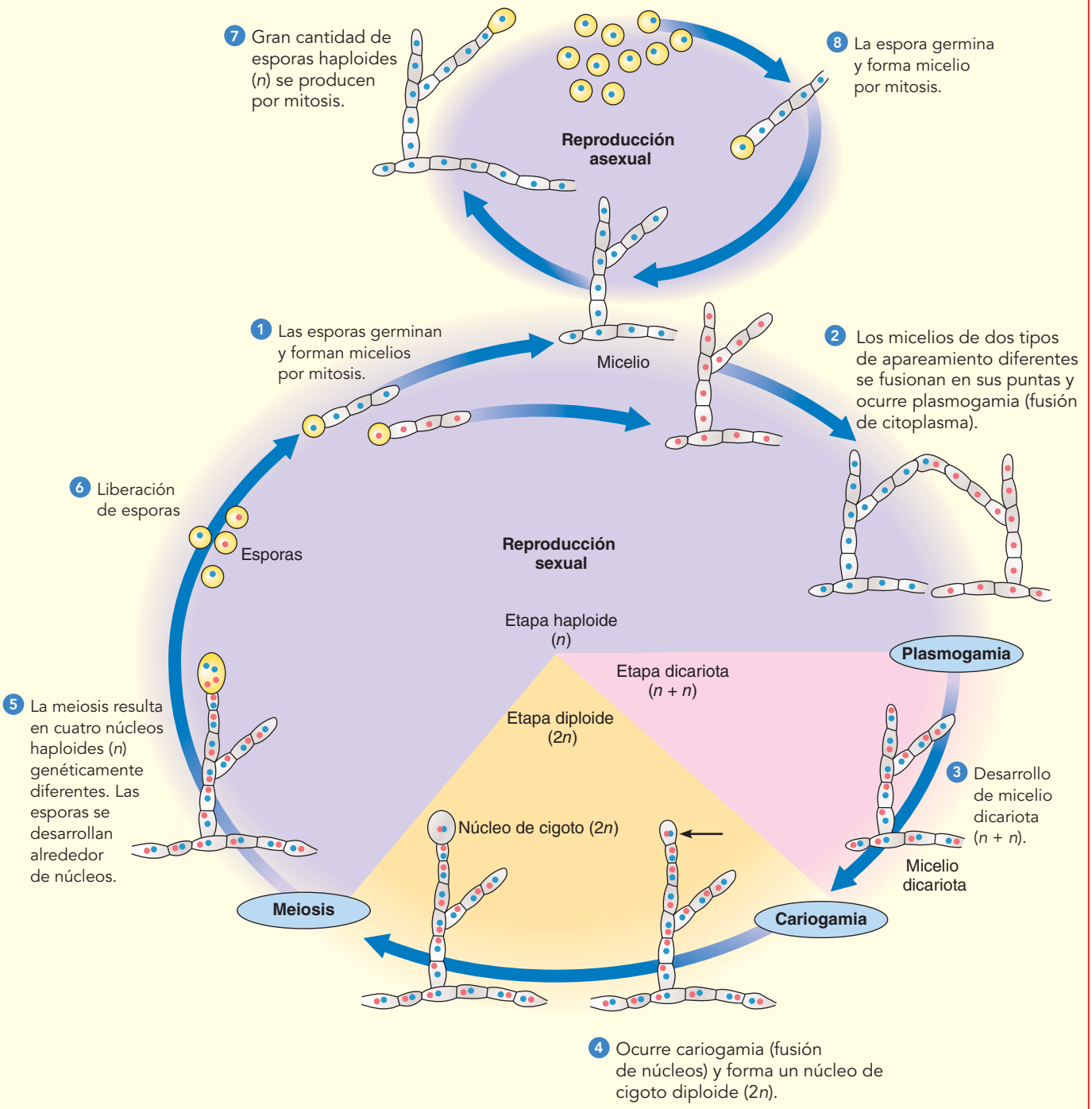


FIGURA 29-4 Secuencia básica de eventos en la mayoría de los ciclos de vida fúngicos

entran en contacto con otros tipos de apareamiento. En contraste con la mayoría de las células animales y vegetales, la mayoría de las células fúngicas contienen núcleos haploides. En la reproducción sexual, se reúnen las hifas de dos tipos de apareamiento genéticamente compatibles, y se fusionan sus citoplasmas, un proceso llamado **plasmogamia**. La célula resultante tiene dos núcleos haploides, uno de cada hongo. Esta célula origina por mitosis otras células con dos núcleos. En algún punto se fusionan los dos núcleos haploides. Este proceso, llamado **cariogamia**, resulta en una célula que contiene un núcleo diploide conocido como **núcleo de cigoto**. En algunos grupos, el núcleo de cigoto es el único núcleo diploide.

En los dos filos fúngicos más grandes, los ascomicetos y los basidiomicetos (que se estudian más adelante en este capítulo), ocurre plasmogamia (fusión de hifas), pero la cariogamia (fusión de los dos núcleos diferentes) no sigue inmediatamente. Durante un tiempo el núcleo permanece separado dentro del citoplasma fúngico. Las hifas que contienen dos núcleos genéticamente distintos pero sexualmente compatibles dentro de cada célula se describen como **dicariotas** (vea la figura 29-1d). A esta condición se le refiere como $n + n$ en lugar de $2n$, porque existen dos núcleos haploides separados. Las hifas que sólo contienen un núcleo por célula se describen como **monocariotas**. La presencia de una etapa dicariota es una importante característica definitoria de ascomicetos y basidiomicetos.

Los hongos se comunican químicamente al segregar moléculas de señalización llamadas **feromonas**. Al menos una feromona se ha identificado en cada uno de los principales grupos fúngicos. La feromona se enlaza con un receptor compatible en un tipo de apareamiento diferente. Por ejemplo, en los cigomicetos, una feromona induce la formación de hifas aéreas especializadas. Otra feromona hace que las puntas de hifas aéreas de tipos de apareamiento opuesto crezcan una hacia la otra y se fusionen antes de la reproducción sexual.

Repaso

- ¿En qué se diferencian el núcleo monocariota del núcleo dicariota?
- Dibuje un ciclo de vida generalizado de un hongo.

29.3 DIVERSIDAD FÚNGICA

OBJETIVOS DE APRENDIZAJE

4 Ofrecer argumentos para apoyar la hipótesis de que los hongos son opistocontos, más cercanamente emparentados a los animales que a las plantas.

5 Ofrecer argumentos para apoyar la hipótesis de que los quitridiomicetos pudieron ser el grupo fúngico más primitivo en evolucionar a partir del ancestro común más reciente de los hongos.

6 Mencionar características distintivas, describir un ciclo de vida típico y dar ejemplos de cada uno de los siguientes grupos fúngicos: quitridiomicetos, cigomicetos, glomeromicetos, ascomicetos y basidiomicetos.

Durante siglos, los biólogos clasificaron los hongos en el reino vegetal. Como las planas, los hongos tienen paredes celulares y vacuolas y son sésiles (esto es: no pueden moverse de un lugar a otro). Además, como las plantas, muchos tipos de hongos habitan el suelo. Sin embargo, los sistemáticos comenzaron a cuestionar esta clasificación y, en 1969, R. H. Whittaker propuso que los hongos fueran asignados a un reino separado: Fungi.

A diferencia de las plantas, las paredes celulares fúngicas no contienen celulosa. En vez de ello, contienen quitina, un polisacárido que se encuentra en los esqueletos de los insectos. El modo fúngico de nutrición también es muy diferente al de las plantas. A diferencia de las plantas, los hongos no pueden producir sus propios materiales orgánicos a partir de una fuente simple de carbono (dióxido de carbono). Como los animales, los hongos son heterótrofos.

Como ocurre con la sistemática de otros reinos, la sistemática fúngica es un proceso desafiante y en cambio continuo. Por ejemplo, los mohos mucilaginosos y los oomicetos anteriormente se clasificaron como hongos pero ahora se asignan al reino protista (vea el capítulo 26).

Los hongos se asignan al clado opistoconto

Los sistemáticos plantean la hipótesis de que el ancestro común de todas las plantas, hongos y animales fue una protista flagelada primitiva. Como estudió en el capítulo 26, amebozoos (un grupo de amebas), hongos, animales y algunas protistas, incluidos los coanoflagelados (un grupo de protistas flagelados), forman un "supergrupo" monofilético, los **unicontos**. Dentro de este supergrupo, el clado **opistocontos** incluye coanoflagelados, animales y hongos. Semejanzas tanto genéticas como estructurales apoyan este agrupamiento. Como los animales, los hongos tienen crestas parecidas a placas en sus mitocondrias. Otra característica clave compartida por los miembros de este clado es que las células flageladas se impulsan ellas mismas con un solo flagelo posterior. En otros grupos eucariotas, las células flageladas se mueven mediante uno o más flagelos anteriores. Con base en características estructurales y en datos moleculares, los sistemáticos ahora ven a los hongos como más cercanamente emparentados a los animales que a las plantas.

Diversos grupos de hongos han evolucionado

La evidencia fósil no ha sido muy útil para los sistemáticos que estudian las relaciones evolutivas entre grupos fúngicos. La mayoría de los hongos fosilizados recuperados a la fecha son microscópicos. Por ejemplo, esporas fúngicas fosilizadas se han encontrado en ámbar con más de 225 millones de años de antigüedad, y fósiles de hifas asociadas con cianobacterias o algas se dataron en más de 550 millones de años de antigüedad. Se han encontrado algunos fósiles fúngicos grandes, como setas.

Históricamente, los hongos se clasifican sobre todo con base en las características de sus esporas sexuales y cuerpos fructíferos. Más recientemente, datos moleculares, como secuencias comparativas de ADN y ARN, ayudaron a clarificar las relaciones entre grupos fúngicos. En la actualidad, muchos micólogos asignan los hongos a cinco grupos principales: Chitridiomycota, Zigomycota, Glomeromycota, Ascomycota y Basidiomycota (**FIGURA 29-5** y **TABLA 29-1**). Algunos biólogos consideran cada uno de estos grupos como un filo. Sin embargo, algunos de estos grupos no son monofiléticos (vea el capítulo 23) y los micólogos están en el proceso de asignar hongos a clados adicionales.

En esta edición de *Biología* se estudiarán hongos en los cinco filos que se muestran en la figura 29-5 y se mencionan en la tabla 29-1. Los microsporidios, un grupo de parásitos intracelulares, se clasifican en este texto con los cigomicetos, aunque en el futuro pudieran asignarse a su propio taxón. Alrededor del 95% de todos los hongos nombrados se asignan a los filos Ascomycota y Basidiomycota. Estos filos se consideran *taxones hermanos* porque comparten un ancestro común más reciente entre ellos que con cualquier otro grupo. Los hongos de los filos Ascomycota y Basidiomycota tienen hifas septadas y una etapa dicariota durante la parte sexual de su ciclo de vida.

Hasta recientemente, los micólogos asignaron aproximadamente 25,000 especies de hongos que no encajaban en los grupos principales a un grupo llamado deuteromicetos (filo Deuteromycota). Éste era un grupo polifilético (los miembros no comparten ancestro común re-

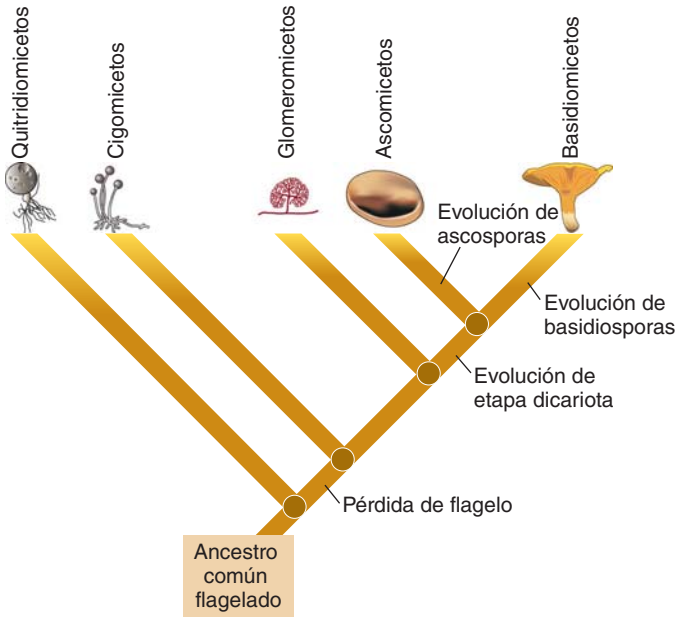


FIGURA 29-5 Cladograma de grupos de hongos actualmente reconocidos

Este cladograma muestra relaciones filogenéticas entre hongos vivientes, con base en comparaciones de datos de secuencias genéticas ribosómicas y nucleares para muchas especies. Los quitridiomicetos fueron el linaje que se ramificó primero durante la evolución fúngica. Observe que ascomicetos y basidiomicetos son clados hermanos. Recuerde que la filogenia de los hongos es una obra en proceso.

ciente) conjuntado simplemente por cuestión de conveniencia. Los micólogos clasificaron los hongos como deuteromicetos si no observaban en estas etapas sexuales en algún punto durante su ciclo de vida. Algunos de estos hongos perdieron la habilidad para reproducirse sexualmente, mientras que otros se reproducían asexualmente sólo rara vez. La mayoría de los hongos clasificados como deuteromicetos sólo se reproducen mediante conidias, como lo hacen los ascomicetos. Los micólogos identificaron relaciones entre deuteromicetos y sus parientes que se reproducen sexualmente, con base en comparaciones de ADN entre varias especies. La mayoría de los deuteromicetos se reasignaron al filo Ascomycota, y algunos se reasignaron al filo Basidiomycota. (Por convención, la etapa asexual todavía se identifica como un deuteromiceto).

Los quitridiomicetos tienen esporas flageladas

En una época, los biólogos consideraron a los **quitridiomicetos**, también conocidos como **quitridios** (filo Chytridiomycta), como protistas parecidos a hongos, similares en muchos aspectos a los oomicetos. Sin embargo, características estructurales y moleculares indican que las aproximadamente 1000 especies de quitridiomicetos son miembros del reino Fungi. Como los hongos, sus paredes celulares contienen quitina, y comparaciones moleculares, en particular de secuencias de ADN y ARN, proporcionan evidencia convincente de que los quitridiomicetos de hecho son hongos. Sin embargo, recientes comparaciones de secuencias de ARNr sugieren que los quitridiomicetos no son un grupo monofilético y pudiera dividirse en cuatro clados.

Los quitridiomicetos son hongos pequeños relativamente simples que habitan estanques y suelo húmedo. Algunas especies se encuentran en agua salada. La mayoría de los quitridiomicetos son descomponedores que degradan materia orgánica. Sin embargo, algunas especies causan enfermedades en plantas y animales. Un quitridiomiceto parásito es en parte responsable del declive en poblaciones de anfibios. En muchas partes del mundo se han identificado ranas infectadas (vea *Preguntas acerca de: Declive en poblaciones de anfibios*, en el capítulo 57).

La mayoría de los quitridiomicetos son unicelulares o están compuestos de algunas células que forman un cuerpo simple, llamado **talo**. El término *talo* describe el plan corporal simple de ciertas algas, hongos y plantas. El talo puede tener extensiones delgadas, llamadas **rizoides**, que lo sujetan a una fuente de alimento y absorben el alimento (**FIGURA 29-6**). Los quitridiomicetos son los únicos hongos que tienen células flageladas. Sus esporas tienen un solo flagelo posterior. En la mayoría de los quitridiomicetos no se ha identificado reproducción sexual. Las especies que se reproducen sexualmente tienen gametos flagelados.

TABLA 29-1 Características de los filos de hongos actualmente reconocidos

	Filo y tipos comunes	Reproducción asexual	Reproducción sexual	Otras características clave
	Chytridiomycota (quitridiomicetos) *Allomyces*	Zoosporas flageladas diploides producidas por mitosis en zoosporangios	Gametos flagelados haploides en algunas especies	Zoosporas haploides producidas en esporangios latentes; forman talo haploide
	Zygomycota (cigomicetos) Moho negro del pan. Los microsporidios se clasifican con los cigomicetos	Esporas haploides producidas en esporangios	Cigosporas desarrolladas en cigosporangios	Importantes descomponedores; algunos son parásitos de insectos. Los microsporidios son patógenos oportunistas que infectan animales
	Glomeromycota (glomeromicetos)	Grandes blastosporas multinucleadas	No se ha observado	Forman micorrizas arbusculares con raíces de plantas
	Ascomycota (ascomicetos) Levaduras, mildiú polvoriento, mohos, colmenillas, trufas	Conidias estranguladas de los conidióforos	Ascosporas desarrolladas en ascos	Tienen una etapa dicariota; forman importantes relaciones simbióticas como líquenes y micorrizas.
	Basidiomycota (basidiomicetos u hongos clava) Setas, hongos de repisa, bejines, royas, tizones	Rara	Basidiosporas desarrolladas en basidios con forma de clava	Tienen una etapa dicariota; muchas forman micorrizas con raíces de árboles

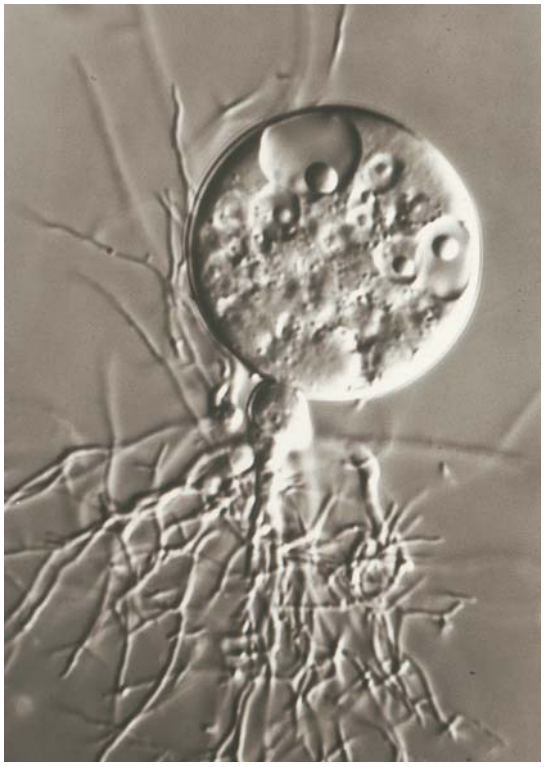


FIGURA 29-6 Quitridiomiceto
Micrografía de interferencia diferencial de Nomarski de un quitridiomiceto común (*Chytridium convervae*). Muchos quitridiomicetos tienen una forma corporal microscópica que consiste en un talo cenocítico redondeado y rizoide ramificado que superficialmente parecen raíces. Los rizoides pueden fijar el talo del quitridiomiceto y absorber alimento predigerido.

Algunos quitridiomicetos producen micelios cenocíticos ramificados *Allomyces*, un gran quitridiomiceto común, tiene un ciclo de vida inusual comparado con el de la mayoría de los hongos. Experimenta **alternancia de generaciones** (común en plantas, mas rara en hongos), y pasa parte de su vida como talo haploide (n) multicelular y parte como talo diploide ($2n$) multicelular (**FIGURA 29-7**). Los talos haploide y diploide son similares en apariencia. En las puntas de sus ramas, el talo haploide tiene dos tipos de esporangios, estructuras donde se forman gametos por mitosis. Cada esporangio produce un tipo diferente de gameto flagelado.

Cada tipo de gameto segrega una feromona que atrae al otro tipo. Los dos gametos se fusionan y ocurren plasmogamia y cariogamia, lo que resulta en un cigoto mótil. Cada cigoto puede desarrollarse hasta convertirse en un talo diploide. El talo porta dos tipos de estuches de esporas, zoosporangios y esporangios latentes. Los zoosporangios producen **zoosporas** flageladas diploides que se desarrollan hasta ser nuevos talos diploides. Dentro de los esporangios latentes ocurre meiosis, lo que produce zoosporas haploides. Cada zoospora tiene el potencial de desarrollarse hasta llegar a ser un talo haploide.

La evidencia molecular sugiere que los quitridiomicetos probablemente fueron el grupo fúngico más primitivo en evolucionar. Los quitridiomicetos producen células flageladas en alguna etapa de su historia de vida, una característica que los sistemáticos rastrean hasta la protista que fue el ancestro común de todos los opistocontos. Ningún otro grupo fúngico tiene células flageladas. En algún punto de su historia evolutiva, otros grupos fúngicos aparentemente perdieron la capacidad para producir células mótiles, acaso durante la transición de los hábitats acuáticos a los terrestres.

Los cigomicetos se reproducen sexualmente al formar cigosporas

Los micólogos han nombrado más de 1100 especies de **cigomicetos** (filo Zygomycota). De todos los hongos, los miembros de este taxón parecen más cercanamente emparentados con los quitridiomicetos. Sin embargo, los cigomicetos no son un grupo monofilético, y conforme los micólogos aprenden más acerca de las relaciones fúngicas, pueden dividir este filo en varios taxones o reasignar sus miembros a los otros filos existentes.

La mayoría de los cigomicetos son descomponedores que viven en el suelo sobre materia vegetal o animal en descomposición (**FIGURA 29-8**). Algunos cigomicetos forman un tipo de asociación simbiótica (relación micorrizal) con las raíces de las plantas. (Recuerde que una asociación simbiótica es una relación íntima entre organismos de diferentes especies). Algunas especies causan enfermedades en plantas y animales, incluidos humanos.

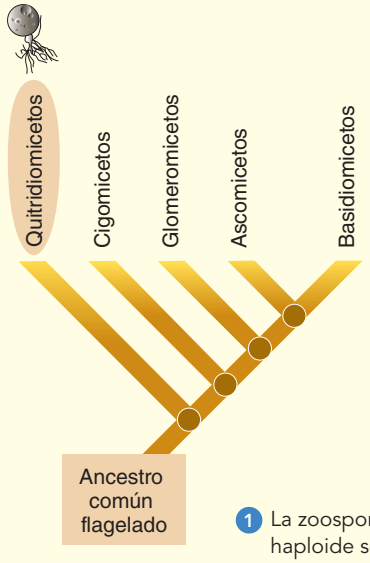
Durante la reproducción sexual, los cigomicetos producen esporas sexuales, llamadas **cigosporas**. Las cigosporas usualmente se producen en sacos de esporas llamados **cigosporangios**. Las hifas en los cigomicetos son cenocíticas; esto es: carecen de septos espaciados regularmente. Sin embargo, los septos se forman para separar las hifas de las estructuras reproductivas.

El cigomiceto más familiar es el moho negro del pan, *Rhizopus stolonifer*, un descomponedor que descompone el pan y otros alimentos. Si no se agregan conservadores, el pan que se deja a temperatura ambiente durante algunos días con frecuencia se cubre con una capa negra vellosa. El pan enmohece cuando una espora cae en él y luego germina y crece en un micelio (**FIGURA 29-9** en la página 610). Las hifas penetran el pan y absorben nutrientes. A la larga, ciertas hifas crecen hacia arriba y desarrollan esporangios en sus puntas. Dentro de cada esporangio pueden crecer grupos de más de 50,000 esporas asexuales negras. Las esporas se liberan cuando se rompe el delicado esporangio. Las esporas otorgan al moho negro del pan su olor característico.

La reproducción sexual en el moho negro del pan ocurre cuando las hifas de dos diferentes tipos de apareamiento, designadas más (+) y menos (−), crecen en contacto mutuo. El moho de pan es **heterotálico**, lo que significa que una hifa fúngica individual sólo se aparea con una hifa de un tipo de apareamiento diferente. Esto es: la reproducción sexual sólo ocurre entre un miembro de una cepa (+) y una de una cepa (−), no entre miembros de dos cepas (+) o miembros de dos cepas (−). Puesto que no existen diferencias físicas entre los dos tipos de apareamiento, no es adecuado referirse a ellos como "masculino" y "femenino".

Cuando hifas de tipos de apareamiento opuestos crecen en estrecha proximidad, se señalan mutuamente con feromonas. En respuesta a estas señales químicas, las puntas de las hifas se acercan y forman **gametangios**, que funcionan como gametos. La plasmogamia ocurre conforme se fusionan los gametangios. Luego ocurre cariogamia conforme los núcleos (+) y (−) se fusionan para formar el núcleo cigoto diploide. El cigoto se desarrolla hasta ser una cigospora. Las cigosporas están encerradas en un grueso cigosporangio protector. La cigospora puede quedar latente durante varios meses. Puede sobrevivir la desecación y temperaturas extremas. La meiosis probablemente ocurre en o justo antes de la germinación de la cigospora.

PUNTO CLAVE Los quitridiomicetos tienen células reproductoras flageladas.



Talo haploide maduro

Esporangio

2 El talo haploide produce dos tipos de gametos por mitosis.

Gameto tipo A

1 La zoospora haploide se convierte en talo haploide.

Zoospora haploide

Gameto tipo B

6 Zoosporas haploides se producen por meiosis.

Esporangio latente

REPRODUCCIÓN SEXUAL

GENERACIÓN HAPLOIDE (*n*)

GENERACIÓN DIPLOIDE (2*n*)

3 Los gametos se fusionan y sus núcleos se fusionan, lo que produce cigoto flagelado.

Meiosis

Plasmogamia y cariogamia

5 En los esporangios latentes ocurre meiosis.

Cigoto mótil

Esporangio latente

Zoosporangio

4 El cigoto germina y se desarrolla hasta ser un talo diploide.

REPRODUCCIÓN ASEXUAL (por mitosis)

7 Los zoosporangios producen zoosporas diploides flageladas por mitosis. Las zoosporas originan nuevos talos diploides.

Zoospora diploide

FIGURA 29-7 Ciclo de vida del quitridiomiceto *Allomyces arbuscula*

Allomyces alterna entre etapas haploide y diploide, que son similares en apariencia.

Cabisco/Visuals Unlimited

FIGURA 29-8 ***Pilobolus*, un cigomiceto que crece en excremento animal**

Esporangios con tallo de *Pilobolus* se proyectan desde una pila de estiércol, que contiene un extenso micelio del hongo. Los esporangios con tallo, que miden de 5 a 10 mm de alto, actúan como escopetas y descargan con fuerza esporangios (las puntas negras), alejándolos del estiércol hacia el césped cercano. Cuando animales como reses o caballos comen el césped, las esporas pasan sin daño a través del sistema digestivo del animal y se depositan en una pila fresca de estiércol.

Cuando la cigospora germina, una hifa aérea se desarrolla con un esporangio en la punta. La mitosis dentro del esporangio produce esporas haploides. Estas esporas pueden ser todas (+), todas (−) o una mezcla de (+) y (−). Cuando se liberan, las esporas germinan para formar nuevas hifas. Sólo el cigoto y la cigospora de un moho negro del pan son diploides; todas las hifas y las esporas asexuales son haploides.

Los microsporidios son un misterio taxonómico

Los **microsporidios** son pequeños parásitos unicelulares que infectan células eucariotas. Son patógenos oportunistas que infectan animales. Por ejemplo, los microsporidios infectan personas con sistemas inmunológicos comprometidos, como quienes tienen SIDA. Los microsporidios causan varias enfermedades que involucran muchos sistemas orgánicos, y algunas especies causan infecciones mortales. Algunas especies de microsporidios parecen ser específicas de huésped.

Los microsporidios tienen dos etapas de desarrollo dentro de su huésped: una etapa de alimentación y una etapa reproductiva. Algunas especies de microsporidios se dividen en dos células mediante fisión binaria, y otras se dividen en varias células. Algunas especies experimentan fusión nuclear y meiosis antes de producir esporas. Las esporas, que tienen gruesas paredes protectoras, pueden pasar de célula a célula dentro del huésped o pueden excretarse en la orina o a través de la piel. Las esporas, la única etapa con características distintivas, se usan para identificar grupos.

Cada espora está equipada con una estructura única, un largo **tubo polar** con forma de hilo. Cuando la espora entra al intestino de un nuevo huésped, descarga su tubo polar y penetra el recubrimiento del intestino. Al actuar como aguja hipodérmica, el tubo polar inyecta el contenido de la espora en la célula huésped (**FIGURA 29-10**).

Los microbiólogos estiman que puede haber más de un millón de especies de microsporidios, pero sólo se han nombrado alrededor de 1500 especies. Los microsporidios originalmente se clasificaron con las levaduras y bacterias. En 1976, se asignaron a los protozoarios. En la década de 1980, los biólogos vieron a los microsporidios como el ejemplo más primitivo de un eucariota. Eran los eucariotas más pequeños y más simples conocidos, y los genomas de algunas especies son más pequeños que la mayoría de los genomas bacteriales. Los microsporidios carecen de mitocondrias, flagelos y complejos de Golgi. Sus ribosomas se parecen a los de los procariotas.

En 1998, el biólogo británico Thomas Cavalier-Smith reasignó los microsporidios al reino Fungi. Estudios moleculares demuestran que los microsporidios tienen secuencias genéticas que indican que originalmente tenían mitocondrias. Los microbiólogos ahora acuerdan de manera general que estos organismos se han vuelto más simples conforme se adaptan a su estilo parásito de vida. Otros estudios moleculares proporcionan evidencia adicional para su relación taxonómica con los hongos. Establecer que están cercanamente emparentados con los hongos es importante para crear medicamentos que serán efectivos en el tratamiento de infecciones por microsporidios. Estudios genómicos recientes sugieren que los microsporidios descendieron de un ancestro cigomiceto. Por ahora, los microsporidios se clasifican con los cigomicetos, pero en el futuro pueden asignarse a un taxón separado.

Los glomeromicetos son simbiontes con raíces de plantas

Los **glomeromicetos** (filo Glomeromycota) tienen hifas cenocíticas (no septos). Se reproducen asexualmente con grandes esporas multinucleadas llamadas *blastosporas*. No se ha documentado reproducción sexual. Sólo se ha descrito alrededor de 200 especies de glomeromicetos. Los glomeromicetos anteriormente se consideraron cigomicetos, pero en 2002 taxonomistas determinaron que formaban un grupo monofilético separado. Esta filogenia se basa en datos moleculares.

Los glomeromicetos son simbiontes que forman asociaciones intracelulares con las raíces de la mayoría de los árboles y plantas herbáceas. Estas asociaciones simbiontes entre las hifas de ciertos hongos y las raíces de plantas se llaman **micorrizas** (del griego para "raíces de hongo") (**FIGURA 29-11**). Los glomeromicetos extienden sus hifas a través de las paredes celulares de las células de la raíz, pero frecuentemente no pueden penetrar la membrana plasmática. Conforme cada hifa presiona hacia adelante, la membrana plasmática de la célula de la raíz la rodea. Por ende, la hifa puede considerarse como dedos que empujan hacia un guante formado por la membrana plasmática. Puesto que penetran la pared celular, estos hongos se conocen como **hongos endomicorrizos**.

Los endomicorrizos más difundidos se llaman **micorrizas arbusculares** porque las hifas dentro de las células de raíz forman estructuras ramificadas con forma de árbol conocidas como **arbúsculos** (vea las figuras 29-11 y 36-11b). Los arbúsculos son los sitios de intercambio de nutrientes entre la planta y el hongo. Las micorrizas arbusculares viven totalmente bajo tierra.

En las relaciones micorrizas, las raíces brindan al hongo azúcares, aminoácidos y otras sustancias orgánicas. Los hongos micorrizos descomponen material orgánico en el suelo y también benefician a la planta al extender el alcance de sus raíces. Los micelios delgados son mucho más delgados que las raíces y pueden extenderse hacia espacios estrechos, y absorben nutrientes que las plantas no podrían capturar por cuenta propia. En consecuencia, con la ayuda del hongo micorrizo, la planta también puede tomar más minerales nutrientes como fósforo y nitrógeno.

Lo que acaba de describirse es una asociación simbiótica mutualista: ambos participantes se benefician. Los estudios muestran que, si una planta crece en suelo con deficiencia de fosfato o si tiene un sistema de raíces limitado, su crecimiento mejora si tiene un compañero fúngico.

PUNTO CLAVE Como la mayoría de los hongos, la mayoría de los cigomicetos se reproducen tanto asexual como sexualmente.

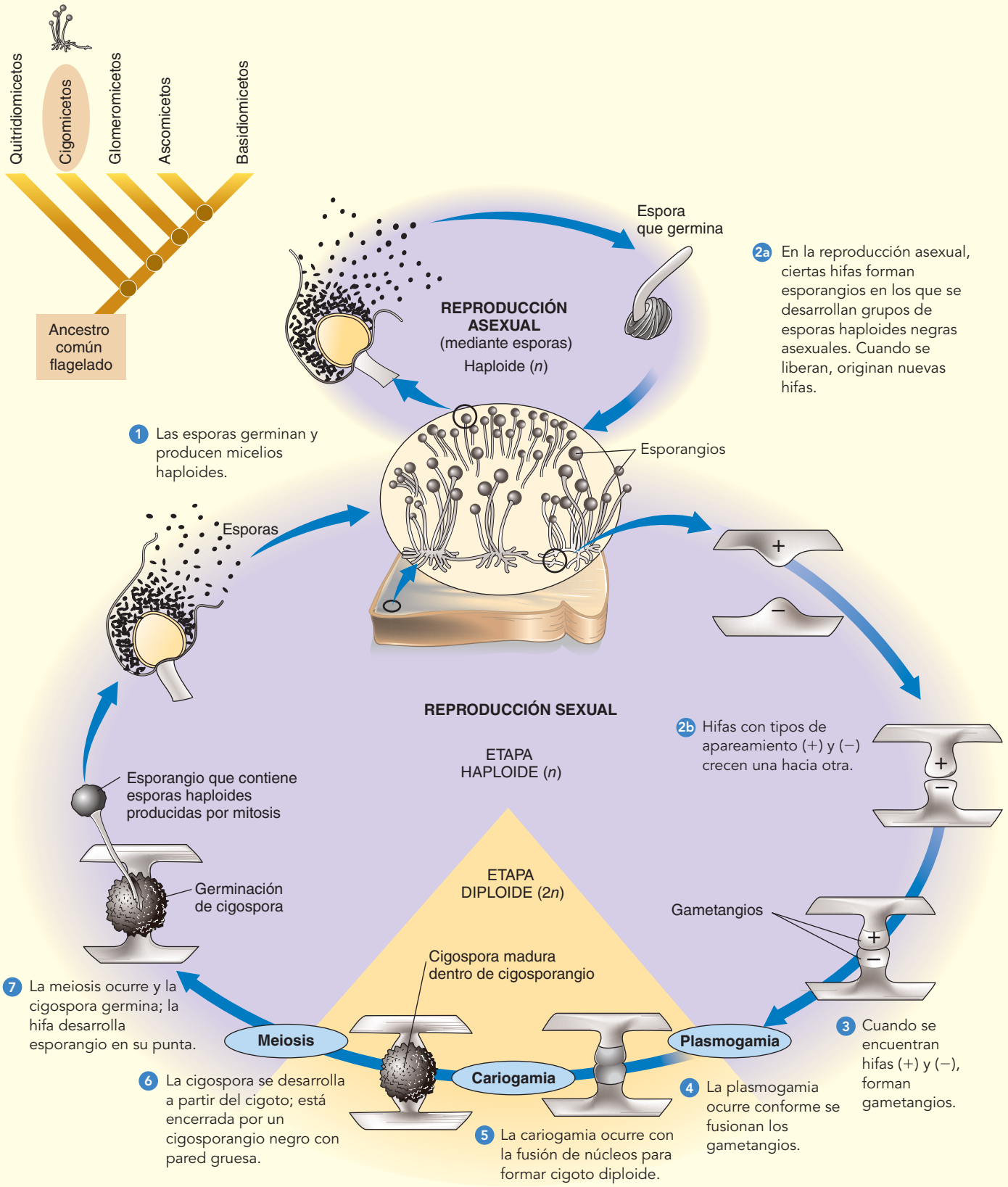


FIGURA 29-9 *Animada* Ciclo de vida de un cigomiceto, el moho negro del pan (*Rhizopus stolonifer*)

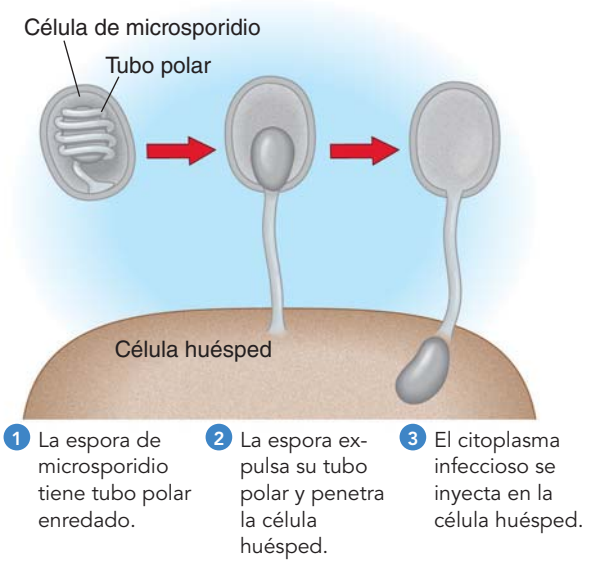


FIGURA 29-10 Infección por microsporidio

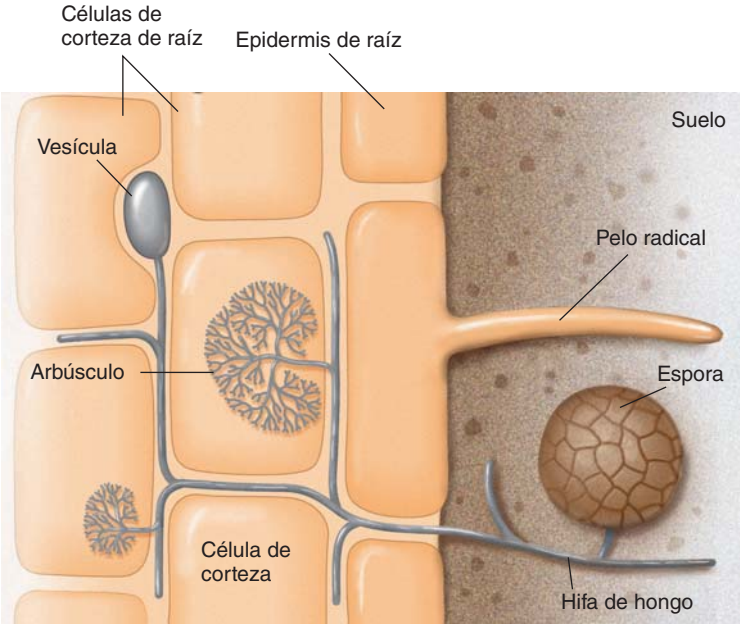


FIGURA 29-11 Micorriza arbuscular

Este micelio creció en una raíz de planta. Su hifa se ramifica entre las células de la raíz. Las hifas penetraron las paredes celulares de dos células de raíz y se ramificaron ampliamente para formar arbúsculos. La punta de una hifa entre las células de raíz se alargó y sirve como vesícula que almacena alimento. La punta de una hifa en el suelo se alargó y formó una espora. Los espacios entre las células de raíz se amplificaron para dar claridad.

Sin embargo, una planta en suelo rico en fosfato con un sistema de raíces bien desarrollado quizá no necesite compañeros fúngicos. Para estas plantas los hongos pueden ser un parásito.

Queda mucho por aprender acerca de las asociaciones micorrizas. Otros beneficios de la simbiosis, todavía desconocidos, pueden definir la asociación como mutualista. Por ejemplo, algunos hongos liberan alcaloides que protegen las plantas de herbívoros y patógenos. Las plantas también intercambian nutrientes entre ellas a través de hongos que las conectan.

Los científicos descubrieron hongos micorrizos dentro de fósiles de plantas primitivas en rocas que tienen una antigüedad aproximada de 400 millones de años. Estos hallazgos sugieren que, cuando las plantas se mudaron a tierra, sus compañeros fúngicos se mudaron con ellos. De hecho, los compañeros fúngicos pudieron ser críticos para que las primeras plantas vasculares colonizaran la tierra, porque las hifas fúngicas pudieron brindar a las plantas agua y minerales antes de que evolucionaran sus propios sistemas de raíces.

Los ascomicetos se reproducen asexualmente al formar ascosporas

Los **ascomicetos** (filo Ascomycota) comprenden un gran grupo de hongos que consisten en más de 32,000 especies descritas. Los diversos ascomicetos incluyen a la mayoría de las levaduras; mildiús; la mayoría de los mohos azul-verdoso, rosas y pardos que causan la putrefacción de los alimentos; hongos taza descomponedores; y las colmenillas y trufas comestibles.

Los ascomicetos, más que cualquier otro grupo de hongos, tienen repercusión en los humanos. Como se estudiará en una sección posterior, los ascomicetos se usan para dar sabor a los quesos, para elaborar pan (levadura) y para fermentar alcohol. Algunos se disfrutan como alimentos (colmenillas y trufas). Los ascomicetos se usan para producir antibióticos. También han servido como valiosos organismos modelo para que los biólogos estudien procesos celulares, incluida la síntesis de proteínas. Muchos hongos en este grupo forman micorrizas con las raíces de los árboles, y alrededor del 40% se unen con algas verdes o cianobacterias para formar líquenes. Por el lado negativo, los ascomicetos causan la mayoría de las enfermedades fúngicas de plantas y animales, incluidos los humanos. Por ejemplo, los ascomicetos causan serias enfermedades en las plantas, como la enfermedad holandesa del olmo, el cornezuelo del centeno, el mildiú en frutos y plantas de ornato, y el chancro del castaño.

En ocasiones, a los ascomicetos se les conoce como *hongos saco*, porque sus esporas sexuales se producen en sacos microscópicos llamados **ascos**. Sus hifas comúnmente tienen septos, pero estas paredes transversales tienen poros de modo que el citoplasma es continuo de un compartimiento celular al siguiente.

En la mayoría de los ascomicetos, la reproducción asexual involucra producción de esporas llamadas **conidias**, que se forman en las puntas de ciertas hifas especializadas conocidas como *conidióforos* (**FIGURA 29-12**). La producción de estas esporas es una forma de rápida propagación de nuevos micelios cuando las condiciones ambientales son favorables. Las conidias se presentan en varias formas, tamaños y colores en diferentes especies. El color de las conidias produce los característicos tintes azul-verdoso, rosa, pardo u otros en muchos de estos mohos.

Algunas especies de ascomicetos son heterotálicas. (Recuerde que heterotálico significa que una hifa fúngica individual sólo se aparea con una hifa de un tipo de apareamiento diferente). Otras son **homotálicas**, lo que significa que se autofecundan y tienen la capacidad de aparearse consigo mismas. En los ascomicetos heterotálicos y homotálicos, la reproducción sexual tiene lugar después de que dos gametangios se reúnen y su citoplasma se entremezcla.

Ahora examine el ciclo de vida de un ascomiceto típico (**FIGURA 29-13**). En el ejemplo, la plasmogamia tiene lugar conforme las hifas de dos diferentes tipos de apareamiento se reúnen y fusionan. Dentro de esta estructura fusionada, pares de núcleos haploides, uno de cada hifa progenitora, se asocia mas no se fusiona. Nuevas hifas, con células

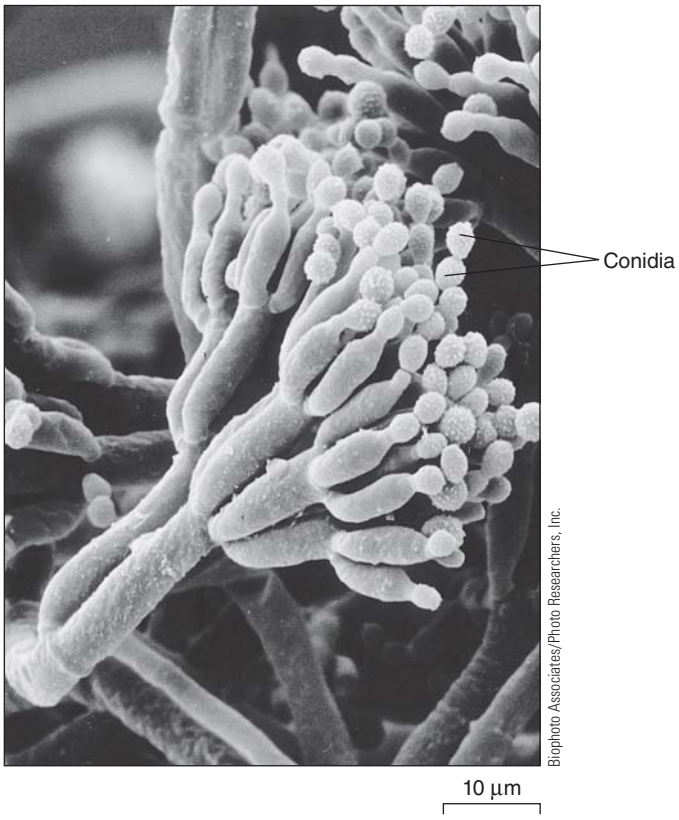


FIGURA 29-12 Conidia

MEB de conidióforos de *Penicillium*, que parecen brochas. Observe las conidias que se estrangulan en las puntas de las "brochas". Las conidias son células reproductoras asexuales producidas por ascomicetos y algunos basidiomicetos. Los biólogos usan el arreglo de conidias en los conidióforos para identificar especies de estos hongos.

dicariotas, se desarrollan a partir de la estructura fusionada. Las hifas se ramifican repetidamente hasta que sus puntas llegan al sitio donde se producirán los ascos. Conforme los muchos ascos con forma de saco se desarrollan, y cada uno contiene dos núcleos distintos (uno de cada progenitor), son rodeados por hifas haploides (monocariotas) entreveradas. Estas hifas ayudan a la elaboración de un cuerpo fructífero conocido como **ascocarpo** (**FIGURA 29-14a**).

En cada asco ocurre cariogamia. Los dos núcleos se fusionan y forman un núcleo de cigoto diploide. El núcleo de cigoto experimenta entonces meiosis para formar cuatro núcleos haploides con diferentes genotipos. Por lo general a continuación se presenta una división mitótica de cada uno de los cuatro núcleos, lo que resulta en ocho núcleos haploides. Cada núcleo haploide se incorpora en una **ascospora** de pared gruesa; en consecuencia, usualmente existen ocho ascosporas haploides dentro del asco (**FIGURA 29-14b**). Generalmente las ascosporas se liberan a través de un poro, rendija o tapa articulada en la punta del asco. Las corrientes de aire transportan ascosporas individuales, con frecuencia a través de largas distancias. Si una aterriza en una ubicación adecuada, germina y forma un nuevo micelio. El hongo puede reproducirse asexualmente al producir conidias que pueden transformarse en nuevos micelios.

El filo Ascomycota incluye más de 300 especies de levaduras unicelulares. La reproducción asexual de las levaduras principalmente es por **gemación**; en este proceso crece una pequeña protuberancia (yema) y finalmente se separa de la célula progenitora (vea la figura 29-3). Cada yema puede crecer hasta convertirse en una nueva célula de levadura.

Las levaduras se reproducen sexualmente mediante la formación de ascosporas. Durante la reproducción sexual se fusionan dos levaduras haploides y forman un cigoto diploide. El cigoto experimenta meiosis y los núcleos haploides resultantes se incorporan en ascosporas. Estas esporas permanecen encerradas durante un tiempo dentro de la pared celular original, que corresponde a un asco.

Los basidiomicetos se reproducen sexualmente mediante la formación de basidiosporas

La mayoría de las 30,000 especies de **basidiomicetos** (filo Basidiomycota) que existen incluyen los más grandes y los hongos más familiarizados: las setas, los hongos de repisa y los bejines (**FIGURA 29-15**). Muchos basidiomicetos son descomponedores que obtienen nutrientes al descomponer materia orgánica. Algunas especies causan grandes pérdidas económicas debido a que producen resquebrajamiento en los edificios. Ciertos basidiomicetos forman micorrizas. Otros, como la roya del trigo y el carbón del maíz (huitlacoche), infectan cultivos importantes. Algunos basidiomicetos causan enfermedades humanas.

En ocasiones llamados *hongos clava*, los basidiomicetos derivan su nombre de sus microscópicos **basidios** con forma de clava. Los basidios son comparables, en función, con los ascos de los ascomicetos. Cada basidio es una célula hifal alargada que experimenta meiosis para formar cuatro **basidiosporas** (**FIGURA 29-16**). Observe que las basidiosporas crecen en el *exterior* de un basidio, mientras que las ascosporas lo hacen *dentro* de un asco.

Cada hongo individual produce millones de basidiosporas, y cada basidiospora tiene el potencial de originar un nuevo **micelio primario**. Las hifas de un micelio primario consisten en células monocariotas. El micelio de un basidiomiceto, como la seta *Agaricus brunnescens* cultivada comúnmente, consiste en una masa de hifas blancas ramificadas con forma de hilo que viven principalmente bajo tierra. Los septos dividen las hifas en células, pero como en los ascomicetos, los septos están perforados y permiten el flujo citoplásmico entre las células.

A continuación hay que examinar el ciclo de vida de un basidiomiceto típico. La reproducción asexual es menos común en basidiomicetos que en otros grupos, de modo que aquí el enfoque estará sobre la reproducción sexual. Comienza con dos micelios primarios compatibles (**FIGURA 29-17** en la página 616). Cuando en el curso de su crecimiento una hifa de un micelio primario encuentra una hifa monocariota compatible, por lo general de un tipo de apareamiento diferente, las dos hifas se fusionan (plasmogamia). Como en los ascomicetos, los dos núcleos haploides permanecen separados dentro de cada célula. De esta forma se produce un **micelio secundario** con hifas dicariotas, en el que cada célula contiene dos núcleos haploides. Las hifas $n + n$ del micelio secundario crecen rápida y extensamente.

Cuando las condiciones ambientales son favorables, las hifas forman masas compactas, llamadas *botones*, a lo largo del micelio. Cada botón crece hasta ser un cuerpo fructífero que se conoce como seta. Una seta se conoce de manera más formal como **basidiocarpo**. Cada basidiocarpo consiste en hifas apareadas entremezcladas, y tiene un pie y un sombrero. La superficie inferior del sombrero generalmente consiste en muchas delgadas placas perpendiculares llamadas **láminas** que radian desde el pie hasta el borde del sombrero.

La cariogamia tiene lugar dentro de basidios jóvenes en las láminas de la seta. Los núcleos haploides se fusionan en las células dicariotas y

PUNTO CLAVE Los ascomicetos producen esporas asexuales llamadas conidias y esporas sexuales llamadas ascosporas.

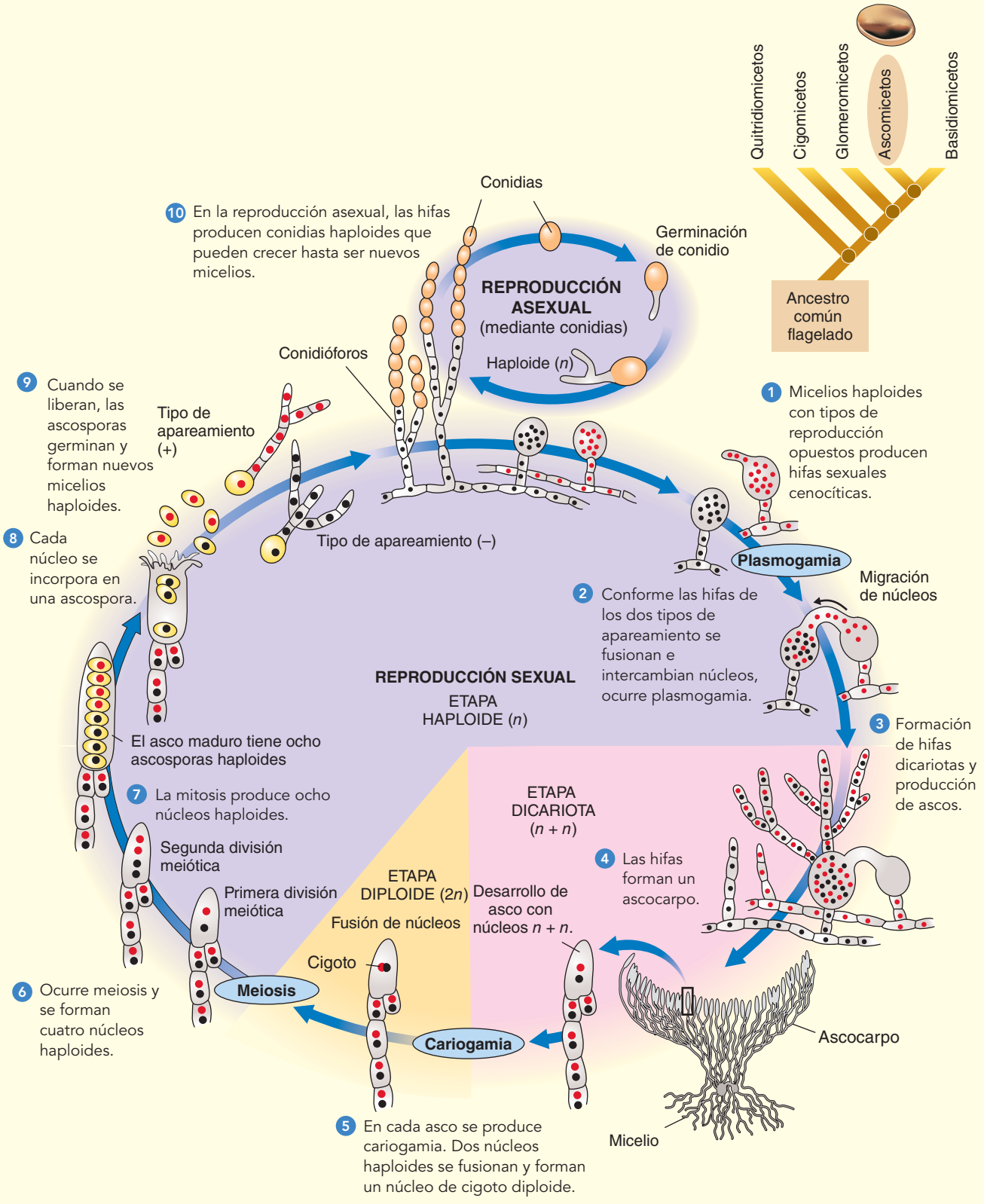
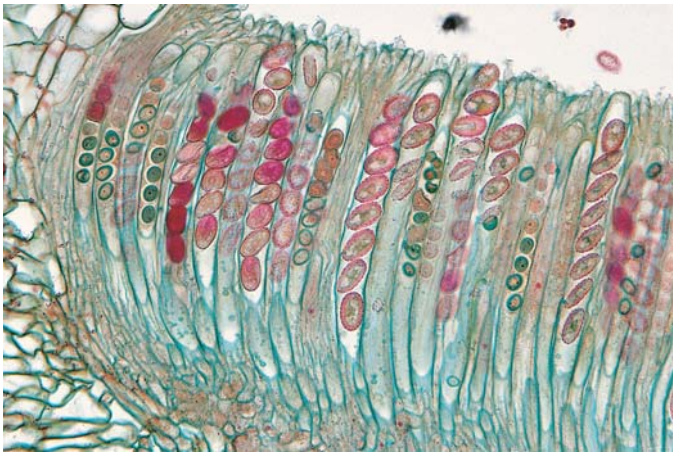


FIGURA 29-13 Ciclo de vida de un ascomiceto heterotálico típico

La reproducción sexual requiere micelios haploides de diferentes tipos de apareamiento. Observe la etapa dicariota y la separación de plasmogamia y cariogamia. Los pasos del 5 al 8 tienen lugar dentro de un asco y en el ascocarpo.

© Ed Reschke

(a) El ascocarpo (cuerpo fructífero) de la cazoleta común (*Peziza badioconfusa*). Esta ascocarpo tiene forma de tazón y mide de 3 a 10 cm de ancho. Se encuentra en suelo húmedo en bosques a lo largo de América del Norte. Fotografiado en Muskegon, Michigan.



© Robert and Linda Mitchell

100 µm

(b) Ascos. Cada asco contiene ocho ascosporas. Los ascos recubren la porción interior del ascocarpo.

FIGURA 29-14 ***Animada*** **Reproducción sexual en los ascomicetos**

forman núcleos de cigoto diploides. Éstas son las únicas células diploides que se forman durante el ciclo de vida de un basidiomiceto. Luego ocurre meiosis y forma cuatro núcleos haploides con diferentes genotipos. Estos núcleos se mueven hacia el borde exterior del basidio. Se desarrollan extensiones del basidio con forma de dedos, hacia los cuales se mueven los núcleos y algo de citoplasma; cada una de estas extensiones se convierte en una basidiospora. Para separar la basidiospora del resto del basidio se forma un septo mediante un delicado pie que se rompe cuando la basidiospora se descarga con fuerza. Cada basidiospora puede germinar y dar lugar a un micelio primario.

Muchos basidiomicetos producen "anillos de hada" en prados y bosques (**FIGURA 29-18** de la página 617). Un anillo de hada puede aparecer primero como un anillo verde oscuro rodeando un círculo interior pardusco. El tamaño del anillo varía de algunos centímetros a más de 15 m de diámetro. El anillo verde consiste en césped, bien nutrido por los nutrientes liberados conforme los hongos descomponen material orgánico. El césped muere y produce el círculo interior pardo, porque la masa de micelios disminuye el movimiento de agua en el área. Conforme los hongos crecen hacia afuera, el círculo se ensancha. Los anillos crecen de algunos centímetros a más de un metro por año. Después de las lluvias

FIGURA 29-15 ▶
Cuerpos fructíferos de basidiomicetos

Cengage

(a) Basidios recubren las láminas de la seta del olivo (*Omphalotus olearius*). Las láminas de esta especie venenosa producen un brillo verdoso en la oscuridad. Cada sombrero mide aproximadamente 15 cm de ancho. Fotografiado en la base de un roble en Maryland, la seta del olivo ocurre a lo largo del este de América del Norte y California.

o irrigación, puede aparecer un anillo de setas justo afuera del círculo verde. El nombre "anillo de hada" proviene de una leyenda de que un anillo de setas aparece donde las hadas bailaron en círculo la noche anterior.

Repaso

- ¿Qué evidencia apoya la hipótesis de que los quitridiomicetos fueron el grupo fúngico más primitivo en evolucionar a partir del ancestro común de los hongos?
- ¿Cuáles son las características distintivas de cada uno de los siguientes grupos fúngicos: (1) cigomicetos, (2) glomeromicetos, (3) ascomicetos y (4) basidiomicetos?
- ¿Cómo difieren el ciclo de vida de un basidiomiceto típico y el de un ascomiceto típico? (Dibuje diagramas para apoyar su respuesta).
- Distinga entre (1) ascocarpo, asco y ascospora, y entre (2) basidiocarpo, basidio y basidiospora.

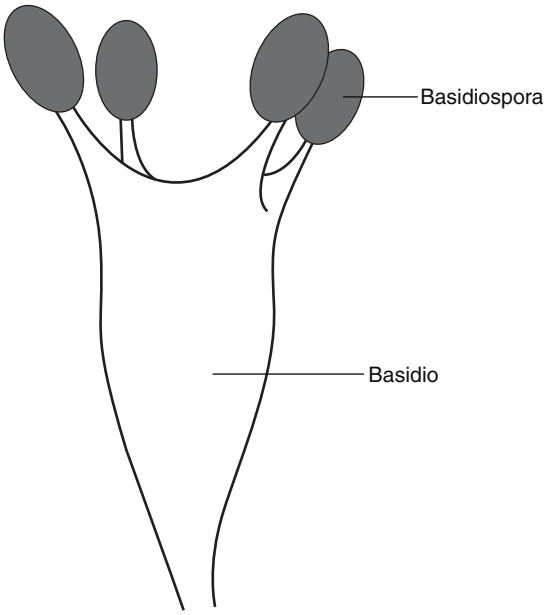


FIGURA 29-16 Dibujo de un basidio
Cada basidio produce cuatro basidiosporas.

29.4 IMPORTANCIA ECOLÓGICA DE LOS HONGOS

OBJETIVOS DE APRENDIZAJE

7 Resumir la importancia ecológica de los hongos como descomponedores.
8 Describir el importante papel ecológico de las micorrizas.
9 Caracterizar la naturaleza única de un liquen.

Los hongos realizan aportaciones vitales al equilibrio ecológico del planeta. Como las bacterias, la mayoría de los hongos son descomponedores de vida libre, quimioheterótrofos que absorben nutrientes de desechos orgánicos y organismos muertos. Por ejemplo, muchos descomponedores fúngicos degradan celulosa y lignina, los principales componentes de las paredes celulares de las plantas. Cuando los hongos degradan desechos y organismos muertos, liberan agua, carbono (como CO_2) y componentes minerales de compuestos orgánicos, y estos elementos se reciclan (vea los ciclos biogeoquímicos en el capítulo 55). Sin esta descomposición continua, los nutrientes esenciales permanecerían encerrados en enormes cúmulos de esqueletos animales, heces, ramas, troncos y hojas. Dichos nutrientes no estarían disponibles para su uso por las nuevas generaciones de organismos, y la vida finalmente cesaría.

Los hongos forman importantes relaciones simbióticas con animales, plantas, bacterias y protistas. Recientemente se reportó una relación simbiótica de tres vías que involucra un hongo, un huésped y un virus. En los manantiales geotérmicos del Parque Nacional Yellowstone, un hongo infecta las raíces del césped huésped. Cuando se infecta con un virus específico, el hongo es tolerante al calor y confiere tolerancia al calor al césped. Cuando no se infecta por el virus, el hongo no confiere tolerancia al calor. Las relaciones simbióticas de los hongos con otros organismos tienen importantes efectos sobre los ecosistemas.

Richard D. Poe/Visuals Unlimited

(b) El elegante *Phallus ravenelii* tiene un olor desagradable que atrae a las moscas. Las moscas ayudan a dispersar la masa mucilaginosa de basidiosporas. Los cuerpos fructíferos de los *Phallus ravenelii* crecen hasta 18 cm de alto. Fotografiado en Pensilvania.

J. L. Lepore/Photo Researchers, Inc.

(c) Cola de pavo (*Trametes versicolor*) es un hongo de repisa común. Los hongos de repisa crecen tanto en árboles muertos como vivos, y producen cuerpos fructíferos en forma de repisas. Las basidiosporas se producen en poros ubicados abajo de cada repisa.

Los hongos forman relaciones simbióticas con algunos animales

Puesto que los animales no tienen las enzimas necesarias para digerir celulosa y lignina, el ganado vacuno y otros animales de pastoreo no pueden, por ellos mismos, obtener los nutrientes necesarios del material vegetal que comen. Su

PUNTO CLAVE Los basidiomicetos producen basidiosporas sexuales en las láminas de basidiocarpos (cuerpos fructíferos).

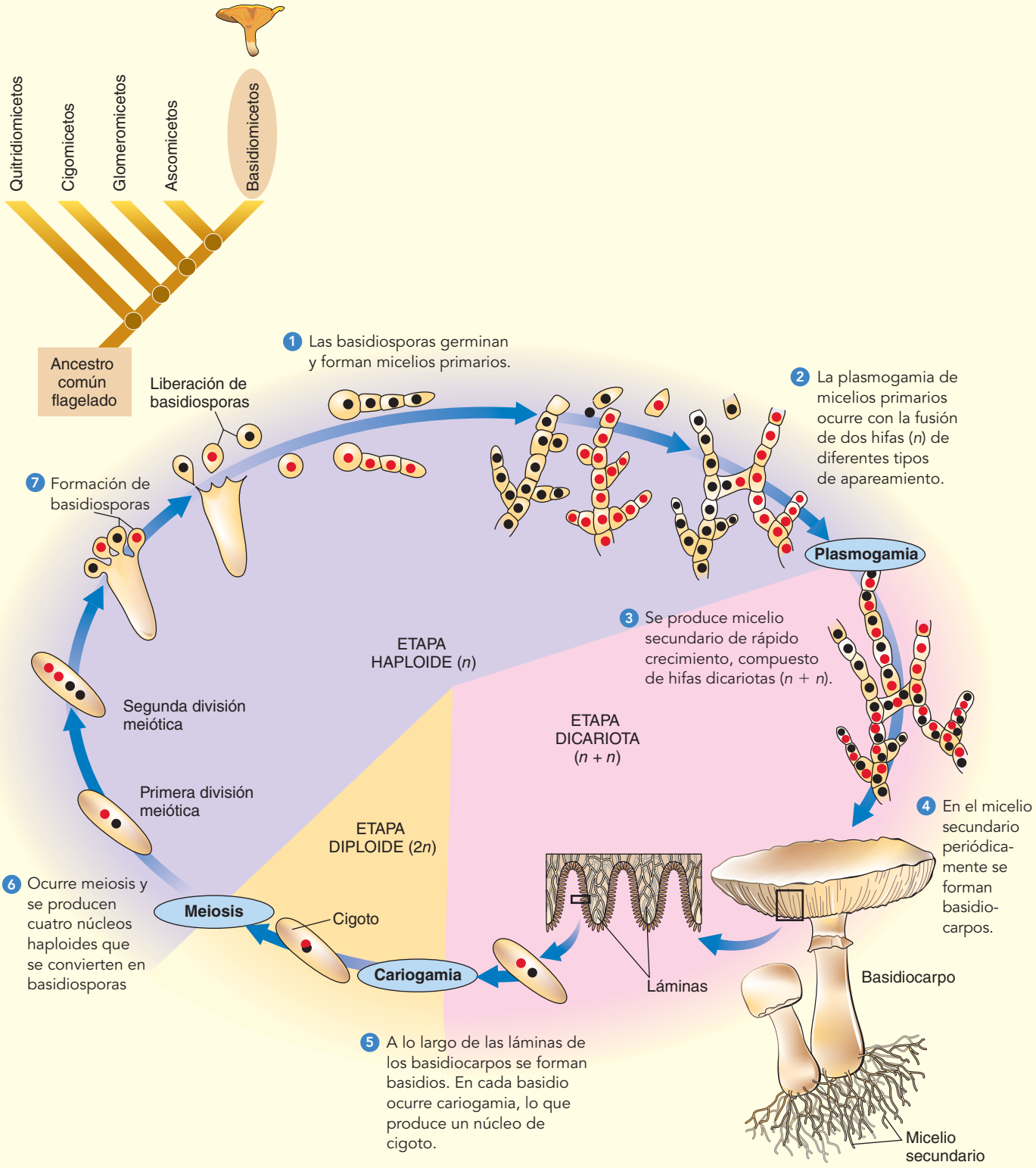


FIGURA 29-17 *Animada* **Ciclo de vida de un basidiomiceto típico**

Observe la etapa dicariota y la separación de plasmogamia y cariogamia. Los pasos 5 y 6 tienen lugar dentro de los basidios del basidiocarpo. La reproducción asexual es rara en este grupo.

Wally Eberhart/Visuals Unlimited, Inc.

FIGURA 29-18 Un anillo de hada

supervivencia depende de los hongos que habitan sus intestinos porque los hongos, como muchos otros microorganismos, tienen las enzimas que descomponen estos compuestos orgánicos. Los hongos se benefician al vivir en un ambiente rico en nutrientes.

Los hongos también forman asociaciones simbióticas con hormigas y termitas. Más de 200 especies de hormigas cultivan hongos. Las hormigas cortadoras de hojas llevan hojas a sus hongos y los protegen de competidores y depredadores. Las hormigas también dispersan los hongos hacia nuevas ubicaciones. A cambio de esto, los hongos digieren las hojas y proporcionan nutrientes a las hormigas. Esta simbiosis puede involucrar a otros organismos. Los hongos cultivados pueden infectarse con parásitos fúngicos. En respuesta, las hormigas cultivan bacterias (actinomicetos) que producen antibióticos para controlar estos parásitos. Estas relaciones simbióticas, las más complejas conocidas, son el producto de 50 millones de años de coevolución.

Las micorrizas son asociaciones simbióticas entre hongos y raíces de las plantas

Las micorrizas ocurren aproximadamente en el 80% de las plantas (y más del 90% de todas las familias de plantas). Como se estudió en la sección acerca de los glomeromicetos, los hongos micorrizos descomponen material orgánico en el suelo y aumentan el área superficial de las raíces de una planta, de modo que ésta puede absorber más agua y nutrientes minerales. A cambio, las raíces brindan a los hongos nutrientes orgánicos.

Para establecer y mantener una relación simbiótica, las células de los hongos y las células de las raíces de la planta deben comunicarse. Por ejemplo, moléculas señalizadoras de las células de la raíz de la planta estimulan las células fúngicas para cambiar a una fase de crecimiento presimbiótico en la que su metabolismo energético aumenta y sus hifas se ramifican. Entonces las células fúngicas señalan a las células radicales, y activan una ruta de señalización que activa la expresión génica en las células de la raíz.

La importancia de las micorrizas se volvió aparente por primera vez cuando los horticultores observaron que las orquídeas no crecen a menos que un hongo adecuado viva con ellas. De igual modo, muchos árboles del bosque, como los pinos, declinan y a la larga mueren por deficiencias de minerales cuando se trasplantan a suelos de pastizal ricos en minerales que carecen de los hongos micorrizos adecuados. Cuando el suelo del bosque que contiene los hongos adecuados o sus esporas se agrega al suelo alrededor de estos árboles, rápidamente reanudan su crecimiento normal. Estudios realizados con varios tipos de plantas, incluido el cedro, confirman el papel de las micorrizas en el crecimiento de las plantas (**FIGURA 29-19**).

Como se estudió, los glomeromicetos forman conexiones *endomicorrizas*; infiltran las células de las raíces de las plantas. Al menos 5000 especies de ascomicetos y basidiomicetos también forman conexiones micorrizas, pero sus hifas recubren la raíz de la planta en lugar de penetrar sus células. A ellas se les conoce como **ectomicorrizas**. De manera interesante, investigadores han demostrado que algunos hongos micorrizos albergan bacterias en su citoplasma. Aunque el papel de la bacteria todavía no es claro, su presencia sugiere que pueden ser miembros de una asociación tripartita: hongo, planta y bacteria.

Los hongos micorrizos conectan plantas, lo que permite la transferencia de nutrientes entre ellas. Científicos han medido el movimiento de materiales orgánicos de una especie de árbol hacia otra a través de conexiones micorrizas compartidas. Los hongos micorrizos también liberan químicos que protegen la planta contra herbívoros y patógenos.

Las micorrizas mejoran el suelo al reducir la pérdida de agua y la erosión. Los ecólogos estudian el papel de los hongos micorrizos en la recuperación de suelos dañados por contaminación. Por ejemplo, las micorrizas pueden modificar metales pesados tóxicos, como el cadmio, de modo que las plantas no puedan absorberlos.

Un liquen consta de dos componentes: un hongo y un fotoautótrofo

Aunque un **liquen** parece un organismo simple, en realidad es un organismo dual, una combinación de un hongo y un *fotoautótrofo* (**FIGURA 29-20a**). Casi un quinto de todas las especies de hongos conocidas forman estas relaciones simbióticas. Se han descrito aproximadamente 14,000 tipos de líquenes. Los fósiles sugieren que los hongos desarrollaron asociaciones simbióticas con fotoautótrofos antes de la evolución de las plantas vasculares.

El componente fotoautotrófico de un liquen es o una alga verde, o una cianobacteria o ambos. El hongo es más frecuentemente un ascomiceto, aunque en algunos líquenes tropicales el participante fúngico es un basidiomiceto. La mayoría de los organismos fotoautotróficos que se encuentran en los líquenes también ocurren como especies de vida libre en la naturaleza, pero los componentes fúngicos por lo general sólo se encuentran como parte del liquen. Usualmente, el hongo forma la mayor parte del talo (cuerpo) del liquen. El hongo rodea cientos de participantes fotosintéticos y los mantiene en su lugar. Los líquenes se nombran por el componente fúngico.

En el laboratorio, los investigadores pueden aislar los componentes fúngico y fotoautótrofo de algunos líquenes y cultivarlos por separado en medios de cultivo adecuados. El fotoautótrofo crece más rápido cuando se separa, mientras que el hongo crece más lentamente y requiere muchos carbohidratos complejos. Ningún organismo tiene apariencia de liquen cuando crece por separado. El fotoautótrofo y el hongo pueden reunirse como un talo de liquen, pero sólo si se colocan en un medio de cultivo bajo condiciones que no pueden sostener a alguno de ellos de manera independiente.

¿Cuál es la naturaleza de esta asociación? El liquen originalmente se consideró un ejemplo definitivo de mutualismo. El fotoautótrofo realiza fotosíntesis y produce compuestos de carbono ricos en energía para ambos miembros del liquen. No es claro cómo el fotoautótrofo se beneficia de la relación. Algunos biólogos sugieren que el fotoautótrofo obtiene agua y minerales nutrientes del hongo, así como protección contra la desecación. Más recientemente, investigadores sugirieron que la

EXPERIMENTO CLAVE

PREGUNTA: ¿El crecimiento de la planta es afectado por hongos en el suelo?

HIPÓTESIS: En suelos bajos en fósforo, las plantas que forman asociaciones micorrizas con hongos muestran mejora en el crecimiento.

EXPERIMENTO: Para este estudio se seleccionó la tuya gigante (*Thuja plicata*). Se criaron plántulas de control en suelo bajo en fósforo en ausencia del hongo. Plántulas experimentales de la misma edad que las plantas de control se cultivaron bajo las mismas condiciones que los controles, excepto que sus raíces formaron asociaciones micorrizas.

Courtesy of Randy Molina, U.S. Forest Service

(a) Sin asociaciones micorrizas. Plántulas de control crecieron en suelo bajo en fósforo en ausencia del hongo.

Courtesy of Randy Molina, U.S. Forest Service

(b) Asociaciones micorrizas. Plántulas experimentales crecieron bajo las mismas condiciones que los controles, excepto que el hongo estuvo presente. Las plántulas formaron asociaciones micorrizas con el hongo.

RESULTADOS Y CONCLUSIONES: El crecimiento de las plantas que formaron asociaciones micorrizas mejoró significativamente. Las asociaciones micorrizas mejoran el crecimiento de la tuya gigante. Muchos estudios similares con otros tipos de plantas y otros tipos de suelo confirmaron la importancia de la asociación micorriza con el crecimiento de la planta.

FIGURA 29-19 El efecto de las micorrizas en plántulas de tuya gigante (*Thuja plicata*)

asociación del liquen en realidad no es un caso de mutualismo, sino de parasitismo controlado del fotoautótrofo por parte del hongo.

Los líquenes usualmente muestran una de tres formas diferentes de crecimiento mostrados en la **FIGURA 29-20b**. Los *Crustose lichens* son planos y crecen apretados contra su sustrato (la superficie sobre la que crecen). *Foliose lichens* también son planos, pero tienen lóbulos con forma de hoja y no se oprimen tanto al sustrato. *Fructicose lichens* crecen erguidos y tienen muchas ramas.

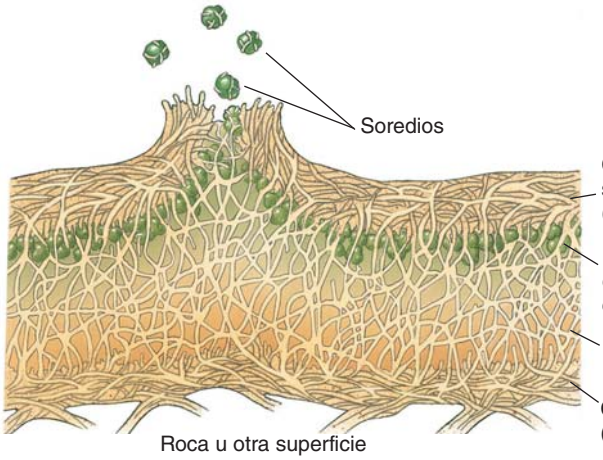
Capaces de tolerar extremos de temperatura y humedad, los líquenes crecen en casi todos los ambientes terrestres excepto en ciudades contaminadas. Existen mucho más al norte que cualquier planta de la región ártica y están igualmente como en casa en la vaporosa pluviselva ecuatorial. Crecen sobre corteza de árbol, hojas y superficies rocosas expuestas, desde lava solidificada hasta lápidas. De hecho, los líquenes con frecuencia son los primeros organismos en habitar áreas rocosas. Segregan ácido que gradualmente labra pequeñas hendiduras en la roca, lo que libera minerales. Este proceso monta el escenario para mayor desintegración de la roca por el viento y la lluvia. Cuando los líquenes mueren y se descomponen, se vuelven parte del suelo.

El musgo caribú o musgo asta de ciervo (*Cladonia rangiferina*) de la región ártica, que sirve como la principal fuente alimenticia para las manadas migratorias de caribúes, en realidad son líquenes, no musgos. Algunos líquenes producen pigmentos coloridos. Uno de ellos, la orceína, se usa para dar color a la lana, y otro, el tornasol, se usa ampliamente en laboratorios de química como indicador ácido-base (pH).

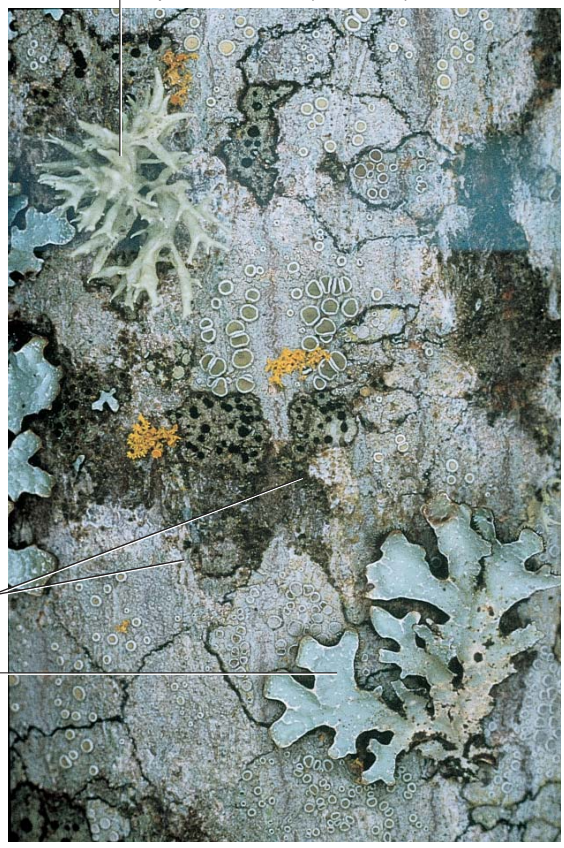
Los líquenes varían enormemente en tamaño. Algunos son casi invisibles, mientras que otros, como el musgo caribú, pueden abarcar muchos kilómetros cuadrados de terreno con un crecimiento hasta los tobillos. El crecimiento procede lentamente; el radio de un liquen puede aumentar en menos de 1 mm cada año. Se considera que algunos líquenes maduros tienen cientos de años de edad.

Los líquenes absorben minerales del aire, agua de lluvia y la superficie sobre la que crecen. No pueden excretar los elementos que absorben, y tal vez por esta razón son extremadamente sensibles a los compuestos tóxicos. Esta sensibilidad se reportó por primera vez en 1866, por parte de un biólogo finés quien observó que los líquenes que crecían en París tenían un desarrollo malo o eran estériles. Dedujo que los líquenes podían usarse para medir la pureza del aire. En la actualidad, la reducción en el crecimiento de líquenes se utiliza como un indicador sensible de la contaminación del aire, en particular por dióxido de azufre. En un estudio, investigadores demostraron una relación entre cáncer de pulmón y contaminación del aire al comparar las ubicaciones de baja biodiversidad de líquenes (y por tanto de contaminación de aire) con las ubicaciones de las muertes por cáncer de pulmón en varones jóvenes. El regreso de los líquenes a un área indica una mejora en la calidad del aire.

Los líquenes se reproducen principalmente por medios asexuales, por lo general mediante fragmentación, un proceso en el que unidades especiales de dispersión del liquen, llamadas **soredios**, se separan y, si aterrizan en una superficie adecuada, se establecen como nuevos líquenes. Los soredios contienen células de ambos progenitores. En algunos líquenes, el hongo produce ascosporas, que pueden dispersarse con el viento y encontrar un compañero alga adecuado sólo por azar.



(a) Esta sección transversal de un liquen típico muestra distintas capas. Los soredios, una estructura reproductora asexual, consisten en grupos de células de algas o cianobacterias encerradas por hifas fúngicas.



Fred M. Rhoades

(b) Los líquenes varían en color, forma y apariencia global. Se muestran tres formas de crecimiento (crustácea, foliosa y fruticulosa).

FIGURA 29-20 ***Animada*** **Líquenes**
Estos organismos son una combinación de hongo y alga o cianobacteria.

Repaso

- ¿Cuál es la importancia ecológica de los descomponedores fúngicos?
- ¿Cuál es la importancia de las micorrizas?
- ¿Qué es un liquen?

29.5 REPERCUSIÓN ECONÓMICA, BIOLÓGICA Y MÉDICA DE LOS HONGOS

OBJETIVOS DE APRENDIZAJE

10 Resumir algunas formas específicas en que los hongos repercuten económicamente en los humanos.

11 Resumir la importancia de los hongos para la biología y la medicina; describir cómo los hongos infectan plantas y humanos, y describir al menos una enfermedad animal fúngica y una enfermedad vegetal fúngica.

Las mismas poderosas enzimas digestivas que usan los hongos para descomponer desechos y organismos muertos también pueden usarse con gran eficiencia para reducir madera, fibra y alimentos a sus componentes básicos. Muchas especies de basidiomicetos tienen enzimas que descomponen la lignina de la madera. (La lignina es el segundo compuesto orgánico más abundante sobre la Tierra, sólo después de la celulosa). Desde la perspectiva humana, varios hongos causan cada año daños incalculables a los bienes almacenados y materiales de construcción. Los hongos de repisa, por ejemplo, causan enormes pérdidas al descomponer madera, tanto de árboles vivos como de madera almacenada.

Algunos hongos causan serias enfermedades en animales y plantas. Sin embargo, los hongos también afectan la calidad de vida de los humanos, pues son responsables tanto de ganancias como de pérdidas económicas. Las personas se alimentan con ellos y los cultivan para elaborar varios medicamentos, como la penicilina. Se los usa para fabricar ciertos químicos industriales y para biorremediación. Las compañías de combustibles renovables buscan en forma activa hongos y otros microbios que puedan producir combustible. Recientemente, se descubrió un hongo que sintetiza 55 hidrocarburos, al inhibir el crecimiento de otros organismos. Los investigadores pueden usar los genes de este hongo para modificar otros microorganismos y hacerlos más eficientes en la producción de combustible.

Los hongos proporcionan bebidas y alimentos

Los humanos explotan la capacidad de las levaduras para producir pan y bebidas alcohólicas. Las levaduras producen alcohol etílico y dióxido de carbono a partir de la glucosa y otros azúcares mediante fermentación (vea el capítulo 8).

Especies de levaduras del género *Saccharomyces* (ascomicetos) se usan para producir vino, cerveza y otras bebidas fermentadas. El vino se produce cuando las levaduras fermentan fructosa, y la cerveza resulta

cuando las levaduras fermentan azúcar derivada del almidón en los granos (por lo general cebada).

Saccharomyces cerevisiae, conocida como levadura del panadero, se usa para preparar pan, pizza y otros productos de trigo. Durante el proceso de elaboración del pan, el dióxido de carbono producido por la levadura queda atrapado en la masa como burbujas, lo que hace que la masa "suba"; esto otorga al pan con levadura su calidad ligera. Tanto el dióxido de carbono como el alcohol producidos por la levadura escapan durante la cocción.

El sabor único de quesos como Roquefort, Brie, Gorgonzola y Camembert se produce por especies de *Penicillium*. Por ejemplo, *P. roquefortii*, que se encuentra en cuevas cerca de la villa francesa de Roquefort, se usa para elaborar queso Roquefort. Por ley francesa, sólo los quesos producidos en esta área pueden llamarse queso Roquefort. (Las manchas azules en el Roquefort y otros quesos son masas de conidias).

Aspergillus tamarii y otros hongos se usan para producir salsa de soya al fermentar frijol de soya con los hongos durante por lo menos tres meses. (En Estados Unidos la salsa de soya usualmente se elabora al agregar saborizante a agua salada, en lugar de remojar el frijol de soya fermentado). La salsa de soya enriquece otros alimentos con algo más que sólo su sabor especial. También agrega aminoácidos vitales tanto de los frijoles de soya como de los mismos hongos lo que, en algunas partes del mundo, complementa una dieta de arroz baja en proteínas.

Entre los basidiomicetos, existen unos 200 tipos de setas comestibles y alrededor de 70 especies de setas venenosas. Muchas setas comestibles se cultivan de manera comercial. La seta *Agaricus brunnescens* es la principal especie fúngica que se cultiva ampliamente para alimento. Alrededor de otras 30 especies de setas, como el champiñón ostra, el shiitake, el portobello y el hongo de la paja, están disponibles en supermercados. Las colmenillas, que superficialmente parecen setas, y las trufas, que producen cuerpos fructíferos subterráneos, son ascomicetos (**FIGURA 29-21**). Las trufas ahora se cultivan como hongos micorriza en las raíces de plántulas de árboles.

Las setas comestibles y las venenosas pueden ser muy parecidas, e incluso muchas pertenecen al mismo género. No hay una forma sencilla de decir cuál es cuál; debe identificarlas un experto. Algunas de las setas más venenosas pertenecen al género *Amanita* (**FIGURA 29-22**). Especies tóxicas de este género han recibido nombres adecuados como "ángel destructor" (*A. virosa*) y "sombrero de la muerte" (*A. phalloides*). Comer una sola seta de alguna de estas especies puede ser mortal.

Ciertas especies de setas causan intoxicación y alucinaciones. Las setas sagradas de los aztecas, *Conocybe* y *Psilocybe*, todavía se usan en ceremonias religiosas de poblaciones nativas de América Central por sus propiedades alucinógenas. El ingrediente químico *psilocibina* es responsable de los trances y visiones experimentados por quienes comen estas setas. La ingestión de setas psicoactivas es peligrosa pues las reacciones negativas varían considerablemente, desde indigestión leve, sudoración y palpitaciones, hasta la muerte. Además, la posesión y uso de estas setas es ilegal en Estados Unidos y otros países.

Los hongos son importantes para la biología y la medicina modernas

La levadura *Saccharomyces cerevisiae* ha servido como célula eucariota modelo (vea la figura 17-6a). Fue la primera eucariota cuyo genoma se secuenció y, con sus 6000 genes, tiene el genoma más pequeño de cualquier organismo eucariota modelo. Los biólogos moleculares están en el proceso de determinar las funciones de las proteínas codificadas por sus genes. Los biólogos usan *S. cerevisiae* para estudiar genética molecular, incluida la forma en cómo los genes regulan la división celular. Los investigadores siguen usando esta levadura para estudiar problemas como la recombinación genética, y la correlación entre edad celular y cáncer. *Saccharomyces cerevisiae* también se usa para estudiar el mecanismo de acción de los medicamentos antimicóticos y la resistencia a dichos medicamentos.

Los biólogos han usado el ascomiceto *Aspergillus nidulans*, un patógeno oportunista de los humanos, para estudiar mitosis y otros procesos celulares. Este hongo brinda valioso conocimiento acerca de la genética de los microtúbulos. Los biólogos utilizan técnicas de ADN recombinante para manipular levaduras y ciertos hongos filamentosos para producir importantes moléculas biológicas, como las hormonas. Entre los muchos genes clonados en la levadura están los de la insulina, la hormona de crecimiento humano y moléculas importantes en la función inmunológica. Estos procedimientos permiten a los investigadores pro-

Richard Shiell/Dembinsky Photo Associates

(a) Colmenilla amarilla (*Morchella esculenta*). Esta colmenilla crece de 6 a 10 cm de alto. Se encuentra a lo largo de América del Norte. Fotografiada en Michigan.

John D. Cunningham/Visuals Unlimited

(b) Trufa blanca de Oregon (*Tuber gibbosum*). La trufa, que se encuentra bajo tierra cerca de abetos de Douglas y posiblemente robles en Columbia Británica y al norte de California, mide de 1 a 5 cm de ancho. Las personas encuentran estos ascocarpos subterráneos con la ayuda de perros o cerdos entrenados. Aquí, las trufas se muestran enteras y seccionadas para mostrar el destacado tejido blanco marmoleado.

FIGURA 29-21 **Ascomicetos comestibles**

James W. Richardson/CBR Images

FIGURA 29-22 Setas venenosas

El ángel destructor (*Amanita virosa*) es una seta extremadamente venenosa que se distingue, como otras amanitas, por el anillo de tejido alrededor de su pie y por la taza subterránea de la que sobresale el pie. Aproximadamente 50 g de esta seta pueden matar a un hombre adulto. El ángel destructor, que mide de 7.5 a 20 cm de alto, se encuentra en céspedes o cerca de árboles a lo largo de América del Norte.

ducir cantidades ilimitadas de estos compuestos para estudio y eventual uso médico.

Los hongos producen medicamentos y químicos útiles. Alexander Fleming, bacteriólogo británico, descubrió en 1928 la penicilina, producida por el moho *Penicillium notatum*, y que todavía se encuentra entre los antibióticos más efectivos y de mayor uso (vea el capítulo 1). Otros medicamentos derivados de los hongos incluyen los antibióticos cefalosporinas (producidas por *Cephalosporium*), estatinas (que se usan para bajar los niveles del colesterol sanguíneo) y las ciclosporinas (utilizadas para suprimir respuestas inmunológicas en pacientes que reciben trasplantes de órganos). La fumagilina, un químico producido por el ascomiceto *Aspergillus fumigatus*, inhibe la formación de nuevos vasos sanguíneos. Puesto que los tumores sólidos necesitan un suministro rico en sangre, la fumagilina resulta prometedora como agente anticancerígeno. La fumagilina también se usa para tratar enfermedades causadas por microsporidios. Los investigadores han identificado muchos otros compuestos prometedores producidos por hongos que son antivirales o que destruyen células cancerosas.

El ascomiceto *Claviceps purpurea* infecta las flores de plantas de centeno y otros cereales. Produce una estructura llamada *cornezuelo* donde usualmente se formaría una semilla en la cabeza del grano. Cuando el ganado come este grano o cuando los humanos comen pan elaborado con harina de centeno contaminada con cornezuelo, pueden envenenarse por las sustancias extremadamente tóxicas en el cornezuelo. Sin embargo, algunos compuestos del cornezuelo se usan ahora clínicamente en pequeñas cantidades como medicamentos para inducir partos, para detener el sangrado uterino, tratar la presión arterial alta y aliviar un tipo de migraña.

Los hongos se usan en biorremediación y para el control biológico de plagas

Algunos hongos pueden biodegradar pesticidas, herbicidas, alquitrán de hulla y petróleo. Los hongos convierten estos productos en dióxido de carbono y los elementos básicos de los que están compuestos. Estos hongos pueden usarse junto con ciertas bacterias para descontaminar tierras de cultivo y para limpiar derrames de petróleo.

Los investigadores estudian hongos (por ejemplo, ciertas especies de microsporidios) para el control biológico de patógenos y plagas de insectos. Algunas de estas especies ya se usan para parasitar plagas de insectos. En algunos casos interfieren con la reproducción en su huésped insecto. Otros microsporidios controlan por completo el metabolismo y reproducción del huésped. Los investigadores estudian el uso de microsporidios en el control de la dispersión de la malaria. Un estudio reciente demostró que, cuando la hembra de los mosquitos *Anopheles* se infectan con microsporidios, disminuye su alimentación con sangre. La infección fúngica del mosquito también interfiere con el desarrollo de *Plasmodium*, el protista que causa malaria.

Algunos hongos causan enfermedades en humanos y otros animales

Ciertos ascomicetos causan infecciones superficiales en las que sólo se infectan piel, cabello o uñas. Las tiñas y el pie de atleta son ejemplos de infecciones micóticas superficiales. Puesto que estos hongos infectan capas muertas de piel que no se alimentan por capilares, el sistema inmunológico no puede lanzar una respuesta efectiva.

Muchos hongos patógenos son oportunistas que causan infecciones sólo cuando el sistema inmunológico del cuerpo está comprometido, por ejemplo, en pacientes con VIH. Los pacientes cancerosos y los receptores de trasplante de órgano a quienes les administran medicamentos para suprimir sus sistemas inmunológicos también están en riesgo. *Candida* es un ascomiceto que habita la boca y vagina humanas. El sistema inmunológico y las bacterias normales de estas regiones por lo general evitan que esta levadura cause infección. Sin embargo, cuando el sistema inmunológico está comprometido, *Candida* se multiplica y causa candidiasis, una dolorosa infección por levaduras en boca, garganta y vagina.

El ascomiceto *Aspergillus fumigatus* usualmente es inocuo pero causa aspergillosis en personas con función inmunológica disminuida. Durante el curso de la aspergillosis, el hongo puede invadir pulmones, corazón, cerebro, riñones y otros órganos vitales y causar la muerte.

Otros hongos infectan tejidos y órganos internos y pueden dispersarse a través de muchas regiones del cuerpo. Por ejemplo, la histoplasmosis es una infección pulmonar causada por inhalar esporas de un hongo común en suelo contaminado con heces de aves. La mayoría de las personas en el este y medio oeste de Estados Unidos han estado expuestas a este hongo en algún momento, y un estimado de 40 millones de estadounidenses ha tenido infecciones leves. Por fortuna, la infección usualmente se confina a los pulmones y es de corta duración, pero si la infección se extiende a través de la sangre hacia el corazón, cerebro u otras partes del cuerpo, puede ser severa y en ocasiones mortal.

Algunos hongos producen compuestos venenosos llamados de manera colectiva **micotoxinas**. Algunas especies de *Aspergillus*, por ejemplo, producen potentes micotoxinas llamadas **aflatoxinas** que dañan el hígado y son carcinógenos conocidos. Los alimentos sobre los que usualmente crecen los hongos productores de aflatoxina incluyen cacahuates, pacana, maíz y otros granos. Otros alimentos que pueden contener rastros de aflatoxinas incluyen productos animales como leche, huevos y carne (de animales que consumieron alimento contaminado

por aflatoxina). Evitar la aflatoxina en la dieta es imposible, pero la exposición debe minimizarse tanto como sea posible. Cualquier producto de alimento humano o forraje animal que se ponga mohoso debe considerarse como contaminado con aflatoxina y desecharse.

Los hongos contribuyen al síndrome del edificio enfermo, una situación en la que los ocupantes de un edificio experimentan agudos efectos adversos de salud ligados con el tiempo que pasan en un edificio dado. Las indemnizaciones de seguros relacionados con mohos representan cientos de millones de dólares cada año. Cuando las condiciones son húmedas, los mohos pueden crecer sobre alfombras, piel, ropa, madera, aislante y alimento. Las esporas, fragmentos y productos de mohos llegan al aire, y las personas están expuestas a través de la inhalación, así como por contacto con la piel.

La exposición a mohos y sus toxinas se vincula con una función inmunológica deprimida, irritación de la garganta y las vías respiratorias, infección y toxicidad. Las respuestas más comunes a la exposición a mohos son reacciones alérgicas que varían de enfermedades leves a severas, incluidas fiebre de heno, sinusitis, asma y dermatitis.

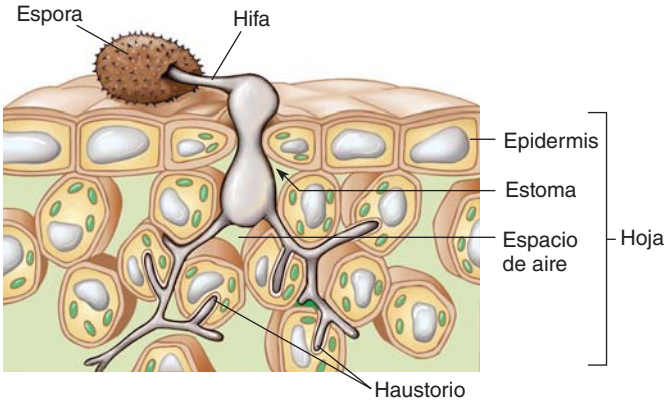


FIGURA 29-23 **Cómo un hongo parasita una planta**
En este ejemplo, la hifa entra a la hoja a través de una estoma. La hifa crece, se ramifica extensamente a través de los espacios de aire internos, y penetra las células de la planta con extensiones hifales especializadas llamadas haustorios.

Los hongos causan muchas importantes enfermedades en las plantas

Los hongos son más destructivos para las plantas que cualquier otro organismo causante de enfermedades. Son responsables de alrededor del 70% de las principales enfermedades de los cultivos. Los hongos causan serias enfermedades epidémicas que se dispersan rápidamente y con frecuencia resultan en la pérdida total de las cosechas. Las enfermedades vegetales fúngicas cuestan miles de millones de dólares en daños agrícolas cada año.

Todas las plantas aparentemente son susceptibles a alguna infección fúngica. El daño puede localizarse en ciertos tejidos o estructuras de la planta, o la enfermedad puede ser sistémica y dispersarse por toda la planta. Las infecciones fúngicas pueden causar atrofia de partes de la planta o de toda la planta; pueden causar excrecencias parecidas a verrugas o matar la planta.

Con frecuencia, una planta se infecta después de que hifas entran a través de estomas (poros) en la hoja o el tallo o a través de heridas en el cuerpo de la planta (**FIGURA 29-23**). Alternativamente, el hongo puede producir *cutinasa*, una enzima que disuelve la cutícula cerosa que cubre la superficie de hojas y tallos. Después de disolver la cutícula, el hongo fácilmente invade los tejidos de la planta. Conforme el micelio crece, puede permanecer principalmente entre las células de la planta o puede penetrar las células. Los hongos parásitos por lo común producen ramas hifales especiales llamadas **haustorios** que penetran las células huésped y obtienen nutrición del citoplasma.

Los ascomicetos causan serias enfermedades vegetales, incluidas mildiú, chancro del castaño, enfermedad holandesa del olmo, roña del manzano, marchitación en papas y podredumbre parda, que ataca cerezas, duraznos, ciruelas y albaricoques (**FIGURA 29-24a**). Los basidio-

Kathy Merrifield/Photo Researchers, Inc.

(a) Podredumbre parda de duraznos. Esta enfermedad es causada por *Monilinia fruticola*, un ascomiceto. Fotografiado en Oregón.

Runk/Schoenberger, from Grant Heilman

(b) Carbón del maíz en una mazorca de maíz dulce. Esta enfermedad fúngica es causada por *Ustilago maydis*, un basidiomiceto.

© Nigel Cattlin/Photo Researchers, Inc.

(c) Roya negra en tallo de trigo (*Triticum* sp.). Esta enfermedad vegetal es causada por *Puccinia graminis*, un basidiomiceto.

FIGURA 29-24 **Hongos que causan enfermedades en plantas**

micetos causan carbones y royas que atacan maíz, trigo, avena y otros granos (**FIGURA 29-24b** y **c**).

Algunos parásitos fúngicos, como el basidiomiceto *Puccinia graminis* que causa la roya negra en el tallo de trigo, tienen complejos ciclos de vida que involucran dos o más plantas huésped diferentes y la producción de varios tipos de esporas. Antes de finales de la década de 1950, epidemias de roya negra ocurrían cada pocos años en alguna parte del mundo, y destruían cosechas enteras de trigo. Hacia principios de la década de 1960, el ganador del Premio Nobel, Norman Borlaug y otros investigadores crearon variedades de trigo resistentes a la roya, lo que anunciaba el inicio de una revolución verde. Sin embargo, nuevas mutaciones han puesto a *Puccinia* y a la roya del trigo de vuelta en las noticias. La nueva cepa se dispersó a través de partes de África y en el Oriente Medio. Cada hongo libera miles de millones de esporas, que el viento puede transportar durante cientos de kilómetros, lo que dispersa el hongo hacia nuevas regiones del mundo. Su dispersión puede conducir a escasez de alimento generalizada. Recientemente se secuenció el genoma de *Puccinia*, y los investigadores encontraron métodos para diagnosticar rápidamente la enfermedad. También trabajan para descubrir nuevas variedades de trigo resistente a la enfermedad.

Repaso

- Algunos diccionarios erróneamente definen una colmenilla como un tipo de seta. ¿Por qué la definición es incorrecta?
- ¿Cuál es la importancia de los hongos en la biología y medicina modernas?
- ¿Cuáles son tres importantes enfermedades fúngicas de los humanos?
- ¿Por qué es una seria preocupación la cepa mutada del hongo causante de la roya del trigo?

RESUMEN: ENFOQUE EN LOS OBJETIVOS DE APRENDIZAJE

29.1 *(página 602)*

1 Describir las características distintivas de los hongos.

- Los **hongos** son heterótrofos eucariotas que segregan enzimas digestivas sobre su fuente de alimento y luego absorben el alimento predigerido. Los hongos se caracterizan por paredes celulares que contienen **quitina.**

2 Describir el plan corporal de un hongo.

- Un hongo puede ser una **levadura** unicelular o un **moho** multicelular filamentoso. El cuerpo de la mayoría de los hongos multicelulares consisten en largos filamentos con forma de hilo llamados **hifas** que se ramifican y forman una masa enmarañada llamada **micelio**.

CENGAGENOW™ **Aprenda más acerca de los micelios al hacer clic sobre la figura en CengageNOW.**

- En la mayoría de los hongos **septos** perforados, o paredes transversales, dividen las hifas en células individuales. En algunos hongos, las hifas son **cenocíticas**, esto es: forman una célula multinuclear elongada.

29.2 *(página 603)*

3 Describir el ciclo de vida de un hongo típico, incluidas las reproducciones sexual y asexual.

- La mayoría de los hongos se reproducen tanto sexual como asexualmente mediante **esporas** que se producen en hifas aéreas. Cuando las esporas fúngicas aterrizan en un lugar adecuado, germinan.
- Cuando se unen hongos de dos diferentes tipos de apareamiento, sus hifas se fusionan, un proceso llamado **plasmogamia**. El citoplasma se fusiona, pero los núcleos permanecen separados. Los hongos entran en una etapa **dicariótica** ($n + n$) en la que cada nueva célula formada tiene un núcleo de cada tipo.
- La **cariogamia**, fusión de los núcleos, tiene lugar en la punta hifal y resulta en un **núcleo de cigoto** diploide ($2n$).
- La meiosis produce cuatro núcleos haploides (n) genéticamente diferentes. Cada núcleo se vuelve parte de una espora. Cuando las esporas germinan, forman nuevos micelios por mitosis.
- Por mitosis se producen esporas asexuales genéticamente similares. Cuando estas esporas germinan, también se convierten en micelios.

29.3 *(página 605)*

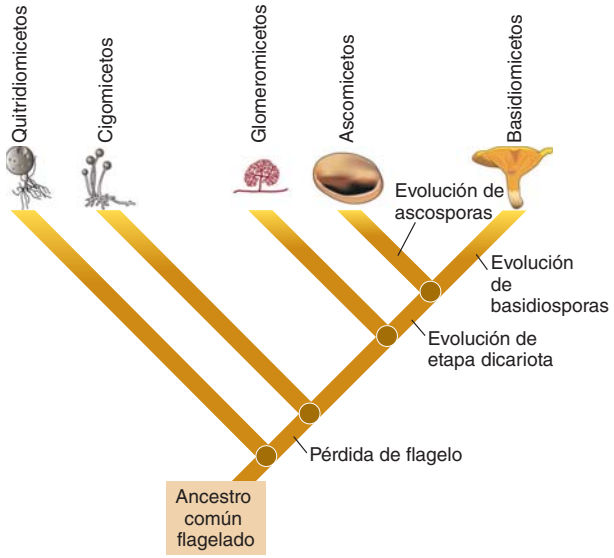
4 Ofrecer argumentos para apoyar la hipótesis de que los hongos son opistocontos, más cercanamente emparentados a los animales que a las plantas.

- Como los animales, algunos hongos tienen células flageladas (por ejemplo, gametos y esporas de quitridiomicetos); las células flageladas se impulsan ellas mismas con un solo flagelo posterior. También como las células animales, las mitocondrias fúngicas tienen crestas parecidas a placas.
- Con base en características químicas y estructurales, los hongos se clasifican, junto con animales y coanoflagelados, como **opistocontos**.

5 Ofrecer argumentos para apoyar la hipótesis de que los quitridiomicetos pudieron ser el grupo fúngico más primitivo en evolucionar a partir del ancestro común más reciente de los hongos.

- Los **quitridiomicetos** producen esporas flageladas en alguna etapa de su ciclo de vida. Ningún otro hongo tiene flagelos. Por ende, los quitridiomicetos probablemente fueron los hongos más primitivos en evolucionar; el ancestro común más reciente de todos los hongos fue un protista flagelado.

6 Mencionar características distintivas, describir un ciclo de vida típico y dar ejemplos de cada uno de los siguientes grupos fúngicos: quitridiomicetos, cigomicetos, glomeromicetos, ascomicetos y basidiomicetos.



- Los quitridiomicetos se reproducen tanto asexual como sexualmente. Sus gametos y zoosporas son flagelados. *Allomyces*, un quitridiomiceto común, pasa parte de su vida como **talo** haploide multicelular y parte como talo diploide multicelular. El talo haploide produce dos tipos de gametos flagelados que se fusionan. Ocurren plasmogamia y cariogamia, que producen un cigoto flagelado. El talo diploide tiene zoosporangios que producen **zoosporas** diploides y esporangios latentes en los que se forman zoosporas haploides por meiosis. Las zoosporas haploides forman nuevos talos haploides.

- Los **cigomicetos**, como el moho negro del pan, *Rhizopus*, forman un talo haploide que produce esporas asexuales y esporas sexuales. Las esporas asexuales germinan y forman nuevos talos. En la reproducción sexual, las hifas de dos diferentes tipos de apareamiento haploides forman gametangios. Conforme el gametangio se fusiona ocurre plasmogamia. Ocurre cariogamia y se forma un cigoto diploide; el cigoto crece hasta ser una **cigospora**. La meiosis produce cigosporas haploides recombinantes. Cuando las cigosporas germinan, cada hifa desarrolla un esporangio en su punta. Se liberan esporas, que se transforman hasta ser nuevas hifas.
- Los **microsporidios**, actualmente clasificados como cigomicetos, son patógenos oportunistas que penetran e infectan células animales con sus largos **tubos polares** con forma de hilo.
- Los **glomeromicetos** tienen hifas cenocíticas. Se reproducen asexualmente con grandes esporas multinucleadas llamadas bastosporas. Los glomeromicetos son simbiontes que forman asociaciones intracelulares llamadas **micorrizas** con las raíces de las plantas. Puesto que extienden sus hifas en las células de raíz, los glomeromicetos son **hongos endomicorrizos**. Las endomicorrizas más comunes se llaman **micorrizas arbusculares** porque las hifas dentro de las células de raíz forman estructuras ramificadas con forma de árbol conocidas como **arbúsculos**.
- Los **ascomicetos** incluyen levaduras, hongos taza, laminillas, trufas y mohos azul-verdoso, rosa y pardo. Algunos ascomicetos forman micorrizas; otros forman líquenes. Los ascomicetos producen esporas asexuales llamadas **conidias**; producen esporas sexuales llamadas **ascosporas** en **ascos** con forma de saco. Los ascos recubren un cuerpo fructífero llamado **ascocarpo**.
- En los ascomicetos, micelios haploides de tipos de apareamiento opuesto producen hifas septadas. Ocurre plasmogamia e intercambio de núcleos. Ocurre una etapa dicariota $n + n$ en la que se forman hifas y producen ascos y un ascocarpo. Ocurre cariogamia, seguida por meiosis. Los núcleos recombinantes se dividen por mitosis, lo que produce ocho núcleos haploides que se desarrollan en ascosporas. Cuando las ascosporas germinan, pueden formar nuevos micelios.
- Los **basidiomicetos** incluyen setas, bejines, hongos de repisa, royas y carbones.
- Estos hongos producen esporas sexuales llamadas **basidiosporas** en el exterior de un **basidio**. Los basidios crecen sobre la superficie de **láminas** en las setas; las setas son un tipo de **basidiocarpo** (un cuerpo fructífero).
- Las hifas en los basidiomicetos tienen septos. Ocurre plasmogamia con la fusión de dos hifas de diferentes tipos de apareamiento. Se forma un micelio secundario dicariota. Luego se desarrolla un basidiocarpo y se forman basidios. Ocurre cariogamia y produce un núcleo de cigoto diploide. La meiosis produce cuatro núcleos haploides que se convierten en basidiosporas. Cuando las basidiosporas germinan, forman micelios primarios haploides.

CENGAGENOW™ **Explore ciclos de vida fúngicos al hacer clic sobre las figuras en CengageNOW.**

29.4 *(página 615)*

7 Resumir la importancia ecológica de los hongos como descomponedores.
- La mayoría de los hongos son descomponedores de los compuestos orgánicos de los organismos muertos, hojas, basura y desechos en nutrientes más simples que pueden reciclarse.

8 Describir el importante papel ecológico de las micorrizas.
- Las micorrizas son asociaciones mutualistas entre hongos y las raíces de plantas. El hongo proporciona agua y minerales nutrientes a la planta; el hongo obtiene compuestos orgánicos de la planta. Los glomeromicetos forman endomicorrizas con las raíces. Ascomicetos y basidiomicetos forman **ectomicorrizas** con raíces de árbol; no penetran las células de la raíz.

9 Caracterizar la naturaleza única de un liquen.
- Un **liquen** es una combinación de un hongo y un fotoautótrofo (alga o cianobacteria). En esta relación simbiótica, el fotoautótrofo proporciona al hongo compuestos orgánicos. El hongo puede brindar al fotoautótrofo refugio, agua y minerales. Los líquenes tienen tres formas principales: crustáceo, folioso y fruticuloso.

CENGAGENOW™ **Aprenda más acerca de los líquenes al hacer clic sobre la figura en CengageNOW.**

29.5 *(página 619)*

10 Resumir algunas formas específicas en que los hongos repercuten económicamente en los humanos.
- Los hongos causan enormes pérdidas económicas al dañar alimentos y cultivos. Por otra parte, algunos hongos, como las setas, son alimentos; otros, como las levaduras, se usan para producir cerveza, vino y pan, e incluso otros se usan para producir quesos o químicos industriales.

11 Resumir la importancia de los hongos para la biología y la medicina; describir cómo los hongos infectan plantas y humanos, y describir al menos una enfermedad animal fúngica y una enfermedad vegetal fúngica.
- Los biólogos usan la levadura *Saccharomyces cerevisiae* y otros hongos como organismos modelo para investigación en biología molecular y genética. Los hongos también se investigan para el control biológico de insectos, como los mosquitos que transmiten la malaria.
- Los hongos se usan para elaborar muchos medicamentos, incluidos penicilina y otros antibióticos; se usan en biorremediación y para el control biológico de plagas.
- Los hongos son patógenos oportunistas en los humanos. Causan enfermedades humanas, como histoplasmosis; algunos hongos producen **micotoxinas**, como las **aflatoxinas**, que pueden causar daño hepático y cáncer.
- Las hifas fúngicas infectan plantas a través de estomas. Ramificaciones hifales llamadas **haustorios** penetran las células de la planta y obtienen nutrición a partir del citoplasma. Los hongos causan muchas enfermedades vegetales importantes, incluida podredumbre parda, carbón del maíz y roya del trigo.

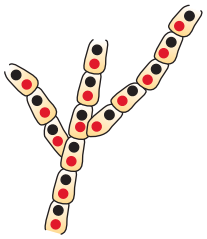
EVALÚE SU COMPRENSIÓN

1. Los hongos son (a) eucariotas y opistocontos (b) procariotas y opistocontos (c) flagelados y dicariotas (d) eucariotas autótrofos (e) heterótrofos con paredes celulares de celulosa
2. ¿Cuál de los siguientes hongos no tiene micelio? (a) moho negro del pan (b) levadura (c) hongo taza descomponedor (d) seta cultivada (e) *Penicillium*
3. Una célula descrita como $n + n$ es (a) monocariota (b) diploide (c) haploide (d) cenocítica (e) dicariota
4. Con excepción de los quitridiomicetos, los hongos generalmente se diseminan mediante (a) corrientes de agua (b) fragmentación de hifas (c) soredios (d) esporas aerotransportadas (e) zoosporas flageladas
5. ¿Cuál enunciado *no* es verdadero acerca de los quitridiomicetos? (a) son simples hongos acuáticos (b) producen células mótiles con un solo flagelo posterior (c) experimentan reproducción sexual y asexual (d) sus células son dicariotas (e) fueron los hongos más primitivos en evolucionar
6. ¿Cuál enunciado *no* es verdadero acerca de los cigomicetos? (a) muchos miembros de este grupo forman endomicorrizas con raíces de árbol (b) sus esporas sexuales se llaman cigosporas (c) experimentan reproducción sexual y asexual (d) ocurre plasmogamia y cariogamia (e) tienen hifas cenocíticas

7. Los glomeromicetos (a) se reproducen principalmente mediante esporas sexuales llamadas glomerosporas (b) se caracterizan por estructuras únicas llamadas tubos polares (c) se asocian con cianobacterias para formar líquenes (d) incluyen muchos patógenos oportunistas que causan enfermedades humanas (e) forman endomicorrizas arbusculares con raíces de árbol
8. El ciclo de vida ascomiceto por lo común incluye (a) principalmente talos diploides (b) la formación de un grueso cigosporangio (c) la producción de ocho ascosporas haploides dentro de un asco (d) la producción de microsporidios (e) la producción de ascosporas, zoosporas y conidias en diferentes etapas
9. ¿Cuál enunciado *no* es verdadero de los basidiomicetos? (a) producen un micelio secundario con hifas $n + n$ (b) sus esporas sexuales se llaman basidiosporas (c) tienen un talo diploide que produce zoosporas (d) la reproducción principalmente es sexual (e) tienen basidios microscópicos
10. Una combinación de organismos que consiste en un fotoautótrofo y un hongo se llama _____ (a) endomicorriza arbuscular (b) ectomicorriza (c) liquen (d) agente patógeno (e) aflatoxina
11. Las asociaciones mutualistas entre hongos y las raíces de plantas se llaman (a) líquenes (b) micorrizas (c) asociaciones patógenas (d) haustorios parásitos (e) simbiosis micotóxica
12. Cuando un hongo infecta una planta, (a) infiltra hojas con líquenes (b) forma relaciones al unir micorrizas a tallos (c) segrega poderosos jugos digestivos sobre las hojas (d) usa haustorios para disolver raíces (e) entra a hojas o tallos a través de estomas

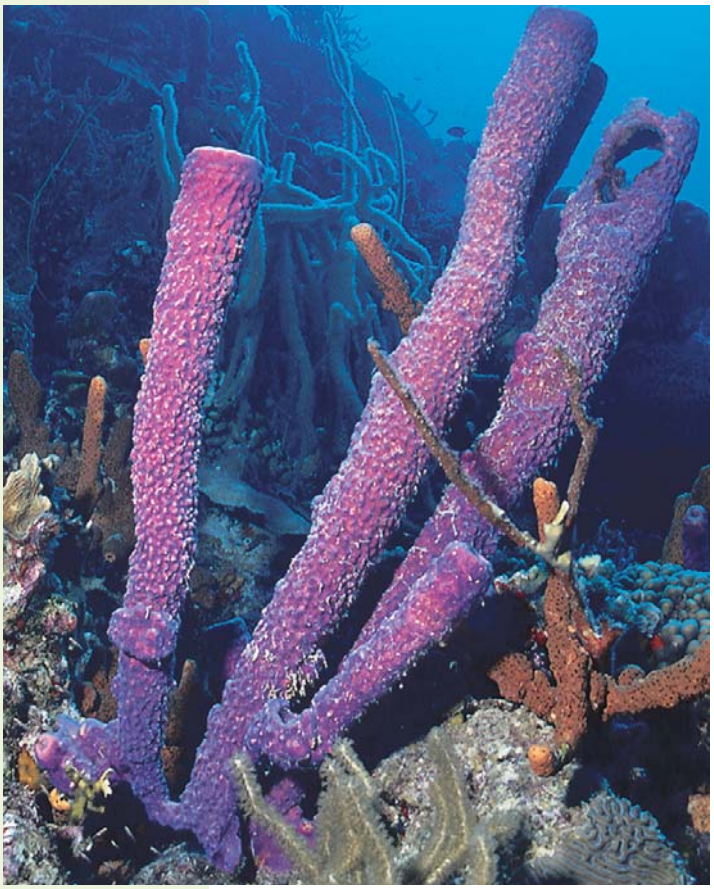
PENSAMIENTO CRÍTICO

1. Explique el enunciado "las setas son como puntas de icebergs". Si el lector no ve setas en su jardín, ¿puede concluir que ahí no viven hongos? ¿Por qué sí o por qué no?
2. **VÍNCULO CON LA EVOLUCIÓN.** Justifique (a) la clasificación de los hongos como opistocontos; (b) la clasificación de los microsporidios como hongos; (c) el agrupamiento de ascomicetos y basidiomicetos como clados hermanos.
3. **CIENCIA, TECNOLOGÍA Y SOCIEDAD.** Los biólogos descubrieron que muchos hongos micorrizas son sensibles a un pH bajo. ¿Qué problema ambiental causado por los humanos puede resultar catastrófico para estos hongos? ¿Cómo este problema puede afectar a sus compañeros vegetales? ¿Qué medida podría tomarse para reducir el problema?
4. A continuación se muestra el micelio secundario de un basidiomiceto. (a) ¿Cómo describiría sus células? (b) ¿En qué etapa de su ciclo de vida se encuentra? (c) Dibuje el siguiente paso en esta etapa de su ciclo de vida.



CENGAGENOW™ **Preguntas adicionales están disponibles en CengageNOW en www.cengage.com/login.**

30 Introducción a la diversidad animal



Charles V. Angelo/Photo Researchers, Inc.

Esponja de tubo (*Callyspongia vaginalis*). Este animal, en ocasiones confundido con una planta, varía en color de púrpura a azul a gris. Es común en arrecifes de coral en el Caribe, desde Florida hasta México.

CONCEPTOS CLAVE

30.1 Aunque son un grupo diverso, los animales comparten muchas características. Son heterótrofos eucariotas multicelulares compuestos de células especializadas para realizar funciones específicas. La mayoría de los animales son organismos diploides que se reproducen sexualmente, y la mayoría tiene sistemas nervioso y muscular.

30.2 Los animales evolucionaron en ambientes marinos, y los miembros de la mayoría de los filos animales todavía habitan ambientes marinos. Sin embargo, muchos animales están adaptados a la vida en agua dulce y otros a hábitats terrestres.

30.3 Los ancestros comunes de los animales son coanoflagelados; coanoflagelados, hongos y animales son un grupo monofilético conocido como opistocontos.

30.4 Los biólogos clasifican los animales con base en muchas características, incluidos su morfología, características de su desarrollo temprano y datos moleculares; por lo general están de acuerdo en que los animales bilaterales se dividen en al menos tres grandes clados.

Aunque los miembros de la mayoría de especies animales se reconocen fácilmente como animales, la identidad de algunos otros es menos obvia. Los primeros naturalistas consideraban que las esponjas eran plantas porque no se mueven de un lugar a otro. Algunas personas todavía confunden ciertos animales marinos, como las esponjas y los corales, con plantas (vea fotografía). La locomoción no es un requisito para ser clasificado como animal.

La filogenia animal es un excitante y rápidamente cambiante campo de estudio. Los biólogos han descrito y nombrado a más de 1.5 millones de especies de animales, y cada año se nombran de 15,000 a 20,000 nuevas especies. Quizás millones más permanecen sin descubrir y clasificar. De modo interesante, un estimado de 99% de todas las especies animales que habitaron alguna vez el planeta están extintas. Los taxonomistas asignan los animales existentes (vivos) a alrededor de 35 filos. Estudios moleculares confirman que muchos de estos grupos son **monofiléticos**, esto es: consisten en *todos* los descendientes y *sólo* los descendientes de un ancestro común. (Recuerde del capítulo 23 que un grupo monofilético se llama

clado). Los grupos animales que no son monofiléticos se dividieron o reorganizaron, y algunos miembros de los grupos se reasignan a otros taxones. Es importante recordar que la clasificación de los animales y las posiciones relativas de los grupos animales son un trabajo en progreso. Conforme se consideran nuevos datos, los sistemáticos vuelven a dibujar el árbol de la vida animal.

En este capítulo se estudian las características de los animales y sus hábitats. Luego se exploran los orígenes animales y algunos de los criterios que usan los biólogos para determinar las relaciones evolutivas y clasificar los animales. En el capítulo 31 se describirán tres filos tradicionalmente considerados como divergentes tempranos en la historia evolutiva de los animales. Luego se estudiará uno de los grandes clados de animales: los protóstomos. (En el capítulo 32 se enfocará en los deuteróstomos, que incluyen equinodermos y cordados, los clados a los que pertenecen los humanos). En estos capítulos se presentan muchas hipótesis, y se discutirán muchos ejemplos de cómo los sistemáticos revisan las relaciones de las ramas del árbol filogenético animal en respuesta a nuevos datos.

30.1 CARACTERÍSTICAS ANIMALES

OBJETIVO DE APRENDIZAJE

1 Describir varias características comunes a la mayoría de los animales.

Los animales son tan diversos que para casi cualquier definición es posible encontrar excepciones. Es mejor describir a los animales por las características que comparten:

1. Los animales son eucariotas multicelulares. En contraste con plantas, algas y hongos, sus células carecen de paredes celulares. En vez de ello, el apoyo estructural depende de colágeno y de otras proteínas estructurales. El colágeno es un importante *carácter derivado compartido* en los animales (vea el capítulo 23).
2. Los animales son **heterótrofos**. Como consumidores dependen de los productores para sus materiales brutos y energía. En contraste con los hongos, la mayoría de los animales ingiere primero su alimento y luego lo digieren dentro de su cuerpo, por lo general dentro de un sistema digestivo.
3. Las células que constituyen el cuerpo animal son especializadas para realizar funciones específicas. En todos los animales, excepto en los más simples, las células están organizadas para formar tejidos, y los tejidos se organizan para formar órganos. En los animales pequeños con planes corporales simples, los procesos vitales como el intercambio de gases, la circulación de materiales y la eliminación de desechos tienen lugar mediante difusión de gases y otras sustancias directamente hacia y desde el ambiente. Sistemas orgánicos especializados realizan estas funciones en los animales grandes.
4. Los animales tienen diversos planes corporales. El término **plan corporal** se refiere a la estructura y diseño funcionales básicos del cuerpo. Y el plan corporal y estilo de vida del animal están adaptados a sus métodos de obtención de alimento y reproducción.
5. La mayoría de los animales son capaces de locomoción en algún momento durante su ciclo de vida. Algunos animales (como esponjas y corales) se mueven como las larvas (formas inmaduras) pero son **sésiles** (se adhieren firmemente al suelo o alguna otra superficie) como adultos (vea la fotografía de apertura del capítulo).
6. La mayoría de los animales tienen sistemas nerviosos y sistemas musculares que les permiten responder rápidamente a los estímulos en su ambiente.
7. La mayoría de los animales son organismos diploides que se reproducen sexualmente, con grandes óvulos no mótiles y pequeños espermatozoides flagelados. Un espermatozoide haploide se une con un óvulo haploide, y forma un **cigoto** diploide (óvulo fecundado).
8. Los animales pasan a través de un período de desarrollo embrionario. El cigoto experimenta división celular mediante mitosis. Durante la división celular el cigoto se transforma hasta ser un balón hueco de células llamado **blástula**. Aunque algunos animales se desarrollan directamente en adultos, la mayoría primero se transforma en **larva**, una forma sexualmente inmadura que puede parecer muy diferente del adulto (**FIGURA 30-1**). La larva difiere del adulto en muchas formas, incluyendo dónde vive (su hábitat), cómo se mueve y qué come. Las larvas usualmente pasan por **metamorfosis**, un proceso de crecimiento que convierte al animal inmaduro en una forma juvenil que luego puede crecer hasta ser adulta.

Repaso

- Durante siglos, los científicos clasificaron las esponjas como plantas, pero ahora se ordenan como animales. ¿Qué criterios usan los biólogos para clasificarlas como animales?

30.2 ADAPTACIONES AL OCÉANO, AL AGUA DULCE Y A LOS HÁBITATS TERRESTRES

OBJETIVO DE APRENDIZAJE

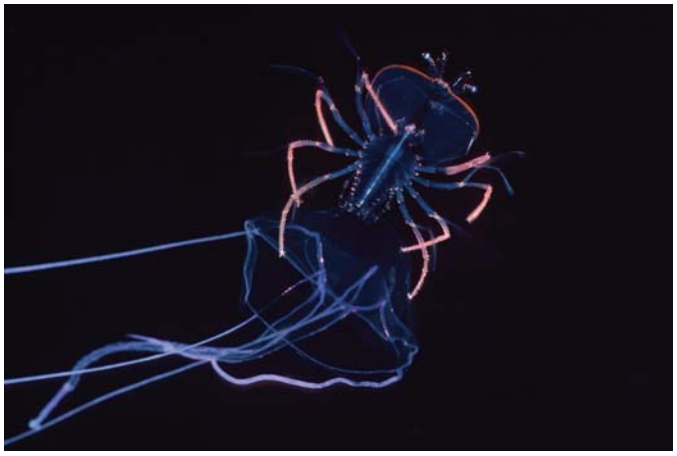
2 Comparar las ventajas y desventajas de la vida en el océano, el agua dulce y la tierra.

La evidencia fósil sugiere que los animales evolucionaron en entornos marinos poco profundos durante el eón Proterozoico, al menos hace 600 millones de años (ma; vea el capítulo 21). Aunque los animales ahora se distribuyen en casi todo los ambientes terrestres, al menos algunos miembros de la mayoría de los filos animales todavía habitan en lugares marinos.

Los hábitats marinos ofrecen muchas ventajas

La flotabilidad del agua de mar brinda soporte, y su gran volumen mantiene la temperatura del agua relativamente estable. Los fluidos corporales de la mayoría de los invertebrados tienen aproximadamente la misma concentración osmótica que el agua de mar, de modo que el equilibrio entre fluidos y sal se mantiene con más facilidad que en el agua dulce. El **plancton**, que consiste principalmente en animales y protistas microscópicos suspendidos en agua y que flotan con su movimiento, brinda una fuente de alimento lista para muchos animales acuáticos.

La vida en el océano también presenta algunos retos. Aunque el movimiento continuo del agua lleva nutrientes a los animales y lava sus desechos, los animales deben lidiar con los movimientos del agua y las corrientes que podrían arrastrarlos. Calamares, peces y mamíferos marinos evolucionaron como fuertes nadadores, por lo general capaces de dirigir sus movimientos y mantener su posición. Sin embargo, la mayoría de los invertebrados y vertebrados jóvenes no pueden nadar vigo-



Doug Perrine/SeaPics.com

(a) Larva de langosta. Esta larva da un paseo sobre una medusa. Durante un período de meses, la larva pasa a través de varias etapas antes de convertirse en adulto. Fotografiada en mar abierto durante la noche, Hawai.

Dr. Magnus Kjaergaard

(b) Langosta adulta. El adulto tiene dos largas antenas usadas para percibir movimientos. Las langostas carecen de tenazas grandes. Las espinas de su espalda le ayudan a protegerse. En esta imagen se pueden ver las dos grandes espinas sobre los ojos del animal. Las langostas salen de sus escondites durante la noche, para cazar.

FIGURA 30-1 Langostas (*Panulirus* sp.) larva y adulta

La mayoría de los animales pasan por una etapa de larva antes de desarrollarse en adulto. Generalmente la larva difiere del adulto en tamaño, apariencia y estilo de vida.

rosamente, y se tuvieron que adaptar de varias maneras a las mareas y corrientes.

Algunos animales sésiles se adhieren permanentemente a una estructura estable, como una roca. Otros se esconden en la arena y el cieno que cubre el fondo del mar. Muchos invertebrados se adaptaron al mantener un pequeño tamaño corporal y volverse parte del plancton. Mientras se lanzan por ahí, su fuente de alimento sigue rodeándolos.

Algunos animales están adaptados a hábitats de agua dulce

Muchos menos tipos de animales viven en agua dulce que en el océano, porque vivir en este hábitat es más difícil. El agua dulce es hipotónica para los fluidos de tejido de los animales, de modo que el agua tiende a entrar al animal mediante ósmosis. Para sobrevivir en este hábitat, las especies de agua dulce deben tener mecanismos para remover el exceso de agua mientras conservan las sales. Esta *osmorregulación* requiere un gasto de energía.

El agua dulce ofrece un ambiente mucho menos constante que el agua de mar. Los animales que habitan agua dulce deben tener adaptaciones para sobrevivir a variaciones en el contenido de oxígeno, temperatura, turbiedad (debido a sedimentos suspendidos en el agua) e incluso al volumen del agua. Además, el agua dulce por lo general contiene menos alimento que el mar.

La vida en tierra requiere más adaptaciones

Vivir en tierra es incluso más difícil que vivir en agua dulce, y la evolución de los animales terrestres involucró grandes adaptaciones. Al analizar el registro fósil, muchos biólogos plantean la hipótesis de que los primeros animales terrestres que respiraron aire fueron artrópodos parecidos a escorpiones que llegaron a tierra en el período Silúrico, hace aproximadamente 444 ma. Los primeros vertebrados que habitaron ambientes terrestres, los anfibios, no aparecieron sino hasta el período Devónico, más o menos 30 millones de años después.

El principal problema que enfrentan todos los organismos terrestres es la desecación. El agua se pierde constantemente por evaporación y con frecuencia es difícil de reemplazar. Una cubierta corporal adaptada para minimizar la pérdida de fluidos ayuda a resolver este problema en muchos animales terrestres (**FIGURA 30-2**). La ubicación de la superficie respiratoria dentro del animal también ayuda a evitar la pérdida de fluidos. Por ende, las branquias de los animales acuáticos usualmente se ubican en el exterior, pero los pulmones y tubos endotraqueales de los animales terrestres por lo general se encuentran dentro del cuerpo.

La reproducción en tierra también plantea retos para proteger de la deshidratación los gametos y la descendencia en desarrollo. Los animales acuáticos usualmente liberan sus gametos en el agua, donde ocurre la fecundación. El agua circundante también funciona como un efectivo amortiguador que protege los delicados embriones conforme crecen. Algunos animales terrestres, incluidos la mayoría de los anfibios, regresan al agua para la reproducción y sus formas larvarias se desarrollan en el agua.

La evolución de fecundación interna permitió a muchos animales terrestres, incluidos lombrices, caracoles terrestres, insectos, reptiles, aves y mamíferos, a enfrentar el reto de la deshidratación. Puesto que estos animales terrestres transfieren espermatozoides del cuerpo del macho directamente hacia el cuerpo de la hembra mediante copulación, un medio acuoso continuamente rodea al espermatozoide. Otra importante adaptación para la reproducción sobre tierra es el duro cascarón protector que rodea los huevos de muchas especies (vea la figura 30-2). Secretado por la hembra, el cascarón evita que el embrión en desarrollo se deshidrate. Una adaptación alternativa para la reproduc-

E. R. Degginger/Photo Researchers, Inc.

FIGURA 30-2 Adaptaciones a la vida terrestre
La gruesa y dura piel de la iguana verde (*Iguana iguana*) tiene escamas y es resistente al agua. Los huevos coriáceos protegen los embriones de la deshidratación.

ción terrestre es el desarrollo del embrión dentro del cuerpo húmedo de la madre.

El agua tiene flotabilidad que ayuda a sostener los animales que habitan este ambiente. El aire es menos denso que el agua, y para habitar la tierra, los animales deben tener estructuras, como un sistema esquelético y músculos, que sostengan el cuerpo. Los extremos de temperatura de los hábitats terrestres también presentan desafíos. En capítulos posteriores se estudiarán adaptaciones comportamentales y fisiológicas para mantener la temperatura corporal.

Repaso

- ¿Cuáles son algunas ventajas de los ambientes marinos sobre los hábitats de agua dulce y terrestre?
- ¿Cuáles son algunas adaptaciones animales al ambiente terrestre?

30.3 EVOLUCIÓN ANIMAL

OBJETIVO DE APRENDIZAJE

3 Usar las hipótesis actuales para rastrear la evolución temprana de los animales.

Los biólogos por lo general están de acuerdo en que los animales comparten un ancestro común con un grupo de protistas conocidos como *coanoflagelados* (vea la figura 26-21). Las células de estos flagelados coloniales se especializaron para realizar funciones específicas, como movimiento, alimentación o reproducción. Conforme evolucionó esta división de trabajo, una colonia de flagelados alcanzó el nivel de cooperación y coordinación que calificó para ser considerada como un solo organismo: el primer animal. Los coanoflagelados, hongos y animales son un grupo monofilético conocido como **opistocontos**. Recuerde del capítulo 26 que los opistocontos se caracterizan por un flagelo posterior sobre células mótiles.

Históricamente, los biólogos dependen de los fósiles, de semejanzas en el plan corporal y de patrones de desarrollo para determinar las relaciones evolutivas entre varios grupos de animales. La **sistemática molecular**, la ciencia que se enfoca en la estructura molecular para clarificar relaciones evolutivas, proporcionó datos adicionales que son cruciales para responder preguntas acerca de filogenia. En muchos casos, los datos moleculares confirmaron las hipótesis que se basaban en morfología.

Los genomas complejos aparentemente estuvieron presentes temprano durante la evolución animal. Estudios moleculares sugieren que el ancestro de los animales tenía más de 1500 genes que no se encuentran en otros eucariotas. Algunos de estos genes pueden rastrearse mediante transferencia horizontal de genes desde otros dominios, seguida por modificación de los genes. Genomas complejos se han descrito en la anémona de mar y en otros animales que tienen morfología relativamente simple.

Análisis moleculares indican que la estructura de los genes que controlan el desarrollo, moléculas de ARN, y muchas otras moléculas son muy similares entre todos los grupos de animales estudiados. De acuerdo con el *principio de parsimonia*, es improbable que dichas moléculas complejas hayan evolucionado varias veces (vea el capítulo 23). Por ende, estos datos apoyan la hipótesis de que los animales evolucionaron sólo una vez. Los animales son un grupo monofilético.

La sistemática molecular ayuda a los biólogos a interpretar el registro fósil

La historia evolutiva de los animales se ha debatido vigorosamente, porque los primeros animales tenían formas corporales blandas que dejaron pocos fósiles. La escasez de fósiles dificulta determinar la edad, tasa de divergencia y número de ramas de los grupos animales. En 2009, un equipo de investigación descubrió trazas fósiles en un campo de petróleo de la península arábiga que se considera se remontan a más de 635 millones de años. Las trazas fósiles son esteroides que se encuentran sólo en las estructuras esqueléticas de ciertas esponjas (demosponjas). Antes de este descubrimiento, los fósiles animales más antiguos conocidos eran **biota ediacárica** del período Ediacárico (desde hace 600 ma a 542 ma). Estos fósiles de pequeños animales simples sugieren que esponjas, medusas y ctenóforos estuvieron presentes durante este período (vea la figura 21-9).

Paleontólogos descubrieron muchos fósiles de grandes animales complejos en Chengjian, un sitio fósil de China del Cámbrico temprano (542 ma a 520 ma), y en Burgess Shale en la Columbia Británica, un sitio fósil del Cámbrico medio (520 ma a 515 ma). Fósiles de la mayoría de los filos existentes (y también de muchos animales extintos) se han encontrado en estos sitios. La rápida aparición de una sorprendente variedad de planes corporales durante esta época se conoce como **radiación cámbrica**, o de manera menos formal como **explosión cámbrica** (vea la figura 21-10). De acuerdo con la hipótesis de la radiación cámbrica, que se basa en el registro fósil, las grandes modificaciones en plan corporal que ocurrieron durante esta época explican muchas ramas del árbol animal.

Estudios de grandes conjuntos de datos moleculares sugieren que la mayoría de los clados animales en realidad divergieron durante un período muy largo, en el eón Proterozoico (2.5 mma a 542 ma). En consecuencia, los filos animales que primero dejaron fósiles durante la radiación cámbrica pudieron evolucionar varios cientos de millones de años *antes* de que aparecieran en el registro fósil. Los biólogos estiman que ciertos grupos tienen aproximadamente el doble de edad que los fósiles más antiguos encontrados a la fecha. De acuerdo con esta visión, la radiación cámbrica fue una rápida evolución de nuevos planes corporales animales entre clados que ya existían. Acaso los fósiles de estos animales primitivos permanecen sin descubrir en rocas del Proterozoico. Otra hipótesis sostiene que un cambio en condición

ambiental ocurrido antes de la radiación cámbrica permitió la formación de fósiles.

Los biólogos plantean hipótesis acerca de la evolución del desarrollo

Los cambios en los planes corporales de los animales se vinculan con cambios en los patrones de desenvolvimiento embrionario. Los biólogos han usado desde hace mucho las semejanzas y diferencias en desenvolvimiento embrionario para plantear hipótesis acerca de cómo se relacionan grupos de animales. De manera tradicional, los biólogos dependían básicamente de cambios estructurales para comparar el proceso de evolución en varios grupos.

Durante los últimos 20 años, investigadores comenzaron a estudiar la base molecular de los procesos de desarrollo. Identificaron los genes que dirigen la manifestación temprana del plan corporal y descubrieron que muchos de estos genes se conservaron durante la evolución animal. El mismo conjunto básico de genes controla la manifestación temprana en todos los grupos animales. Más aún, los mismos genes se usan en forma similar para regular el desarrollo.

La biología de desarrollo evolutivo, en ocasiones llamada **Evo Devo**, se ha convertido en un importante enfoque para estudiar relaciones animales. Los biólogos comparan eventos moleculares, como la regulación genética durante el desarrollo, en varios grupos animales.

Recuerde del capítulo 17 que los **genes *Hox*** son un grupo de genes reguladores que especifican el eje antero-posterior durante el desarrollo (vea la figura 17-13). La presencia y número de genes *Hox* brinda comprensión acerca de las relaciones evolutivas. Estos genes se han identificado en todos los grupos de animales bilaterales estudiados, lo que sugiere que el último ancestro común de todos los animales bilaterales tenía genes *Hox* similares. Recientemente, se identificaron genes *Hox* en una anémona de mar (*Nematostella vectensis*), que es una cnidaria. Las cnidarias son animales marinos con simetría radial, como las medusas. Este hallazgo sugiere que las cnidarias comparten un ancestro común con los animales bilaterales.

Algunos investigadores consideran que todos los grupos de genes *Hox* evolucionaron hacia el comienzo del período Cámbrico. Mutaciones en los genes *Hox* pudieron resultar en rápidos cambios en planes corporales animales. Por ejemplo, la regulación por grupos de genes *Hox* se vinculó con la aparición de alas o patas. Las semejanzas en desarrollo molecular entre diferentes grupos de animales sugieren que tuvieron un ancestro común.

Repaso

- ¿Qué fue la radiación cámbrica?
- De acuerdo con la hipótesis actual, ¿cuándo evolucionó la mayor parte de los grupos de animales?
- ¿Cómo el descubrimiento de los genes *Hox* ayudó a los biólogos a entender la evolución animal?

30.4 RECONSTRUCCIÓN DE LA FILOGENIA ANIMAL

OBJETIVOS DE APRENDIZAJE

4 Describir cómo los biólogos usan la morfología (incluidas las variaciones en simetría corporal, número de capas de tejido y tipo de cavidad corporal) y los patrones del desarrollo temprano para inferir relaciones entre filos animales.

5 Citar ejemplos específicos de cómo los datos de sistemática molecular confirman o modifican la filogenia animal tradicional. (Incluir la identificación de tres clados principales de animales bilaterales).

El plan corporal animal básico se ha conservado enormemente a lo largo de la historia evolutiva de los humanos. Los biólogos usan semejanzas y diferencias en morfología (estructura) y en el desarrollo temprano para inferir relaciones evolutivas entre grupos animales. Las variaciones en características principales del plan corporal proporcionan pistas hacia relaciones animales. Los biólogos comparan variaciones en simetría corporal, número de capas de tejido, tipo de cavidad corporal y patrón de desenvolvimiento. Además de estos métodos tradicionales, los biólogos ahora tienen herramientas moleculares para mejorar la comprensión de la filogenia animal.

Los animales presentan dos tipos principales de simetría corporal

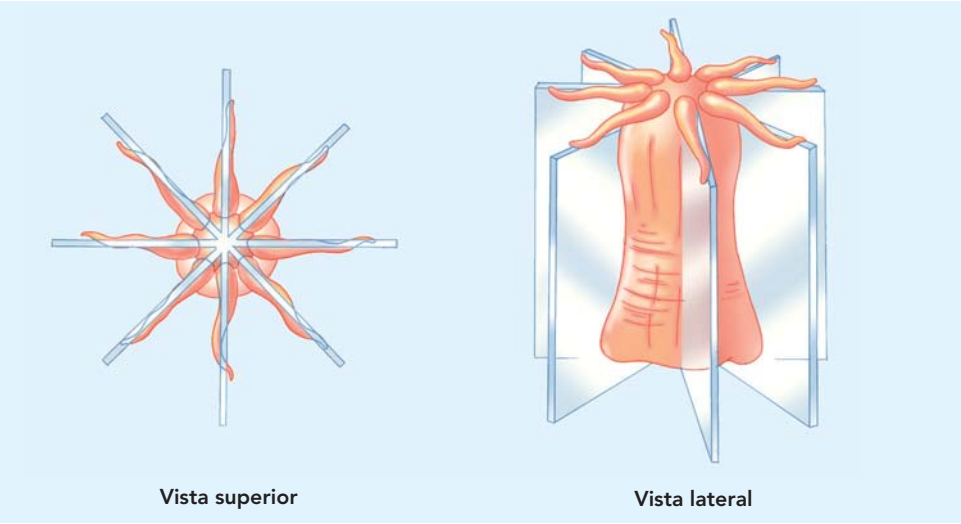
Simetría se refiere al arreglo de las estructuras corporales en relación con el eje corporal. La mayoría de las esponjas no son simétricas, de modo que, cuando una esponja se corta a la mitad, las dos mitades no son mutuamente similares. La mayoría de los otros animales presentan simetría corporal o radial o bilateral.

Las cnidarias (medusas, anémonas de mar y sus parientes) y los equinodermos adultos (estrellas de mar y sus parientes) tienen **simetría radial**. En la simetría radial el cuerpo tiene la forma general de una rueda o cilindro, y estructuras similares están regularmente ordenadas como radios desde un eje central (**FIGURA 30-3a**). A través del eje central pueden trazarse múltiples planos, y cada uno divide el organismo en dos imágenes especulares. Un animal con simetría radial recibe estímulos igualmente de todas direcciones en el ambiente. Algunos animales modificaron la simetría radial. Por ejemplo, las anémonas de mar y los ctenóforos ("medusas de peine") tienen **simetría birradial**, en la que partes del cuerpo se especializaron de modo que sólo dos planos pueden dividir el cuerpo en mitades similares.

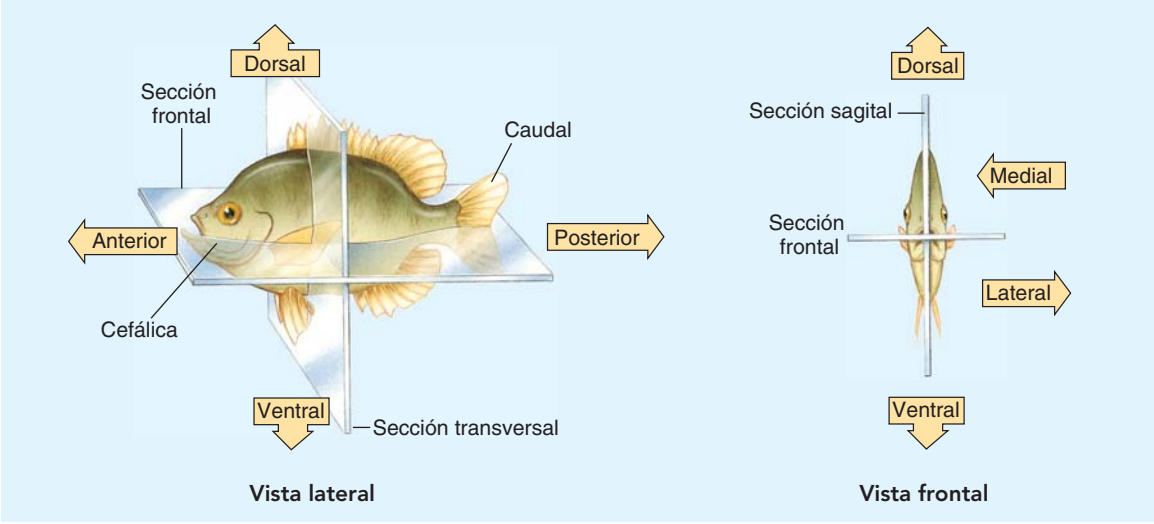
La mayoría de los animales presenta **simetría bilateral**, al menos en sus etapas larvarias. Un animal con simetría bilateral puede dividirse sólo a lo largo de un plano (que pasa a través de la línea media del cuerpo) para producir mitades derecha e izquierda aproximadamente equivalentes que son imágenes de espejo (**FIGURA 30-3b**).

Conforme evolucionó la simetría bilateral, una tendencia evolutiva condujo hacia la **cefalización**, el desarrollo de una cabeza donde se concentran estructuras sensoriales. En muchos grupos de animales la concentración de células nerviosas en la cabeza forma un cerebro, y un cordón nervioso se extiende desde el cerebro hacia el extremo posterior del animal. Simetría bilateral y cefalización son adaptaciones para la locomoción. El extremo cefálico del animal encuentra primero su ambiente y está mejor equipado para capturar alimento o responder al peligro.

Algunas definiciones de términos y direcciones básicos ayudarán a ubicar las estructuras corporales en los animales con simetría bilateral. La superficie de la espalda de un animal es su superficie **dorsal**; el lado inferior (abdomen) es su superficie **ventral**. **Anterior** (o **cefálico**) significa hacia el extremo de la cabeza del animal; **posterior**, o **caudal**, significa hacia el extremo de la cola. Se dice que una estructura es **medial** si se ubica hacia la línea media del cuerpo y **lateral** si está hacia un lado del cuerpo; por ejemplo, la oreja humana es lateral a la nariz. En anatomía humana, el término **superior** se refiere a una estructura ubicada arriba de algún punto de referencia, o hacia el extremo de la cabeza del cuerpo. El término **inferior** se usa en anatomía humana para significar ubicado abajo de algún punto de referencia, o hacia los pies.



(a) Simetría radial. A través del eje central pueden dibujarse múltiples planos; cada uno divide al animal en dos imágenes de espejo.



(b) Simetría bilateral. La cabeza del animal es su extremo anterior, y el extremo opuesto es su extremo posterior. La espalda del animal es su superficie dorsal, y el abdomen es su superficie ventral. El diagrama ilustra varias maneras en que se puede seccionar (cortar) el cuerpo para estudiar su estructura interna. Una sección sagital (corte a lo largo de la vertical) divide al animal en partes derecha e izquierda. Un corte frontal, o longitudinal (a lo largo de la horizontal) divide el cuerpo en partes dorsal y ventral.

FIGURA 30-3 ***Animada*** **Simetría radial y bilateral**

A lo largo de este libro se usan ilustraciones de secciones de animales para mostrar la estructura y arreglo de tejidos y órganos.

Un animal con simetría bilateral tiene tres ejes, cada uno en ángulo recto con los otros dos: un eje antero-posterior que se extiende de cabeza a cola, un eje dorso-ventral que se extiende de la espalda al abdomen, y un eje izquierda-derecha que se extiende de lado a lado. Es posible distinguir tres planos o secciones que dividen el cuerpo en partes específicas. Un **plano sagital** divide el cuerpo en partes derecha e izquierda. Un plano sagital pasa de anterior a posterior y de dorsal a ventral. Un **plano frontal** divide un cuerpo bilateral en partes dorsal y ventral. Una **sección transversal** corta en ángulos rectos al eje corporal y separa partes anterior y posterior.

Los planes corporales animales están ligados al nivel de desarrollo de tejido

Las esponjas tienen varios tipos de células, pero no están organizadas en **tejidos**, grupos de células similares estrechamente asociadas que trabajan en conjunto para realizar funciones específicas. En el desarrollo temprano de todos los animales, excepto esponjas, las células forman capas, llamadas **capas germinales**. La capa germinal exterior, o **ectodermo**, da lugar a los tejidos que forman la cubierta exterior del cuerpo y al tejido nervioso. La capa interior, o **endodermo**, forma el recubrimiento del

tubo digestivo y otras estructuras digestivas. Estas capas se desarrollan hasta ser tipos específicos de tejido.

Los biólogos describen las cnidarias y ctenóforos como **diploblásticos** porque tienen dos capas de tejido. Otros animales son **triploblásticos**, pues tienen una tercera capa germinal, el **mesodermo**, que origina la mayoría de las demás estructuras corporales, incluidos músculos, estructuras esqueléticas y sistema circulatorio (cuando está presente).

La mayoría de los animales bilaterales tienen una cavidad corporal recubierta con mesodermo

La gran mayoría de los animales bilaterales tienen una cavidad corporal llena con fluido, o **celoma**, entre la pared exterior del cuerpo y el tubo digestivo (**FIGURA 30-4**). Platelmintos y nemertinos son excepciones. Éstos son bilaterales y triploblásticos, pero tienen un cuerpo sólido; eso es: no tienen cavidad corporal. A éstos se les conoce como **acelomados** (*a-*, "sin"; y *coelom*, "cavidad").

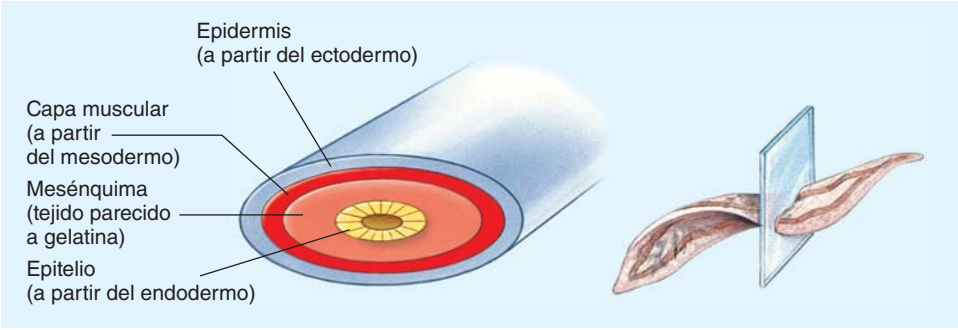
La mayoría de los animales tienen una cavidad corporal que está completamente recubierta con mesodermo. Dicha cavidad corporal es un *verdadero* celoma. Un animal con un celoma verdadero se conoce como animal **verdadero celomado**. El celoma fue una de las más importantes adaptaciones animales tempranas. Durante el eón Proterozoico, los animales eran pequeñas formas simples. La evolución del celoma fue un paso importante en la evolución de animales más grandes y más complejos.

Con la evolución del celoma vino un nuevo diseño corporal, el plan corporal de **tubo dentro de tubo**. El celoma es un espacio que separa la pared corporal, el tubo exterior, del tubo digestivo (intestinos), que es el tubo interior. El tubo digestivo está unido a la pared corporal en sus extremos. Usualmente, el tubo digestivo tiene una boca en un extremo para ingerir alimento y un ano en el otro extremo para eliminar desechos. Puesto que el celoma separa los músculos de la pared corporal de los que se encuentran en la pared del sistema digestivo, el tubo digestivo puede mover alimento independientemente de los movimientos corporales.

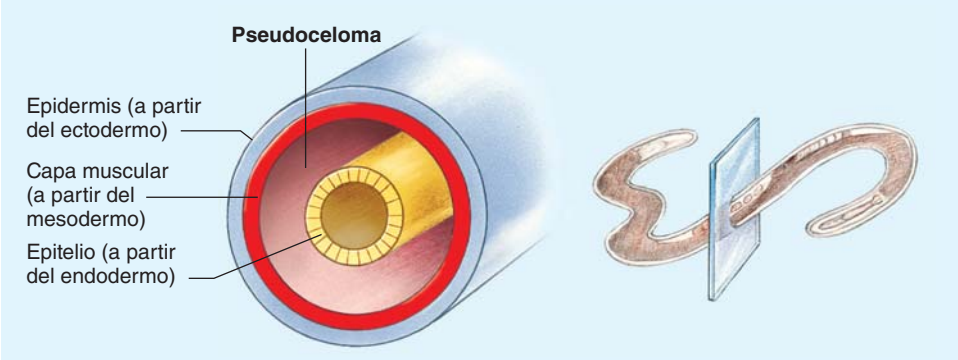
Puesto que se trata de un compartimiento cerrado (o serie de compartimientos) de fluido bajo presión, el celoma puede servir como **esqueleto hidrostático** en el que músculos en contracción presionan contra un tubo de fluido. El esqueleto hidrostático también da forma al cuerpo de los animales blandos. La evolución de varias formas y divisiones del celoma brinda la oportunidad de que los animales se especialicen para nadar, reptar o caminar. Los animales que pueden moverse rápidamente para capturar alimento o evitar a los depredadores tienen más probabilidad de sobrevivir.

La evolución del celoma proporciona un espacio donde los órganos internos pueden desarrollarse y funcionar. Por ejemplo, la acción de bombeo del corazón es posible debido al espacio circundante que proporciona el celoma. El celoma lleno con fluido también protege los órganos internos al acolchonarlos.

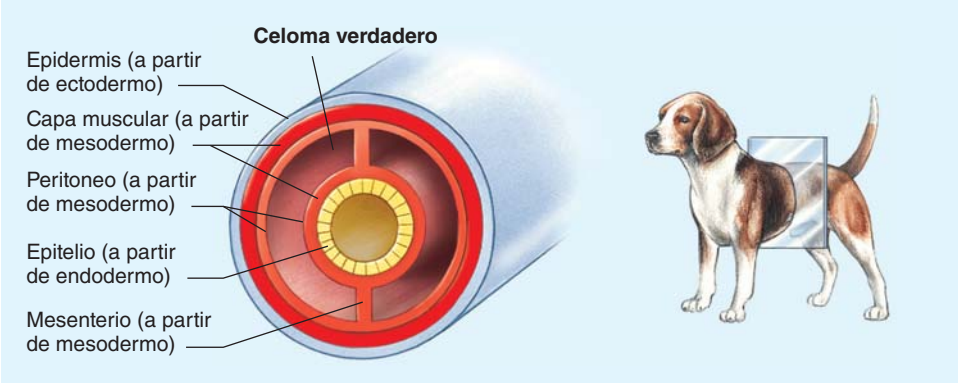
Algunos animales (por lo general los pequeños) tienen una cavidad corporal que no está completamente recubierta con mesodermo. Este



(a) Acelomado: platelminto (fasciola hepática). Un animal acelomado no tiene cavidad corporal.



(b) Pseudocelomado: nemátodo. Un animal pseudocelomado tiene una cavidad corporal que no está completamente recubierta con mesodermo.



(c) Celoma verdadero: vertebrado. Un animal verdadero celomado tiene un celoma verdadero, una cavidad corporal completamente recubierta con tejido que se desarrolla a partir del mesodermo.

FIGURA 30-4 ***Animada*** **Tres planes corporales básicos en animales triploblásticos**
El tejido a partir del que se obtuvo la capa de gérmenes se indica entre paréntesis. El ectodermo se muestra en azul, el mesodermo en rojo y el endodermo en amarillo.

tipo de cavidad corporal se llama **pseudoceloma** ("falso celoma"). Los animales con celoma, como los nemátodos (gusanos redondos) y los rotíferos, se llaman **pseudocelomados**. Los animales con pseudoceloma no son un grupo monofilético. Probablemente evolucionaron a través de un proceso de simplificación de más de un grupo de animales con celoma verdadero.

Los animales bilaterales forman dos clados principales con base en diferencias en el desarrollo

El desarrollo embrionario comienza cuando el cigoto experimenta divisiones, la primera de varias divisiones celulares del embrión. Durante la división el embrión crece hasta ser una bola hueca de células, la blástula. Las células de la blástula experimentan **gastrulación**, un proceso que forma y segrega las tres capas germinales.

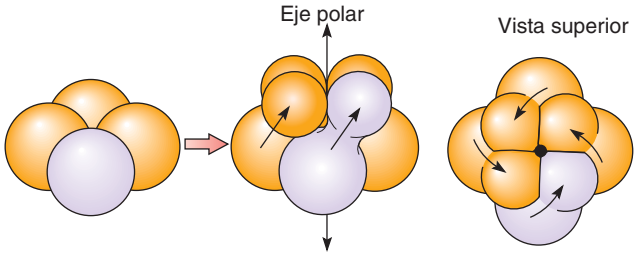
Diferencias básicas en el patrón de desarrollo temprano distinguen dos líneas evolutivas principales de animales bilaterales: protóstomos, asignados al clado **Protostomia**, y deuteróstomos, asignados al clado **Deuterostomia**. Los **protóstomos** incluyen moluscos (por ejemplo, caracoles, almejas, calamares), anélidos (por ejemplo, lombrices de tierra), artrópodos (por ejemplo, cangrejos, insectos) y muchos otros grupos. Los **deuteróstomos** incluyen equinodermos (como las estrellas de mar y los erizos de mar) y cordados (que incluyen los vertebrados).

Una importante diferencia en el desarrollo de protóstomos y deuteróstomos es el patrón de división. En muchos protóstomos las primeras divisiones celulares son diagonales al eje polar (el eje largo del óvulo), lo que resulta en un arreglo de células un tanto espiral; cualquier célula yace entre las dos células sobre o bajo ella (**FIGURA 30-5a**). Este patrón de división se conoce como **división en espiral**. En la división **radial**, característica de los deuteróstomos, las primeras divisiones son o paralelas o en ángulo recto con el eje polar. Las células resultantes se encuentran directamente arriba o abajo unas de otras (**FIGURA 30-5b**).

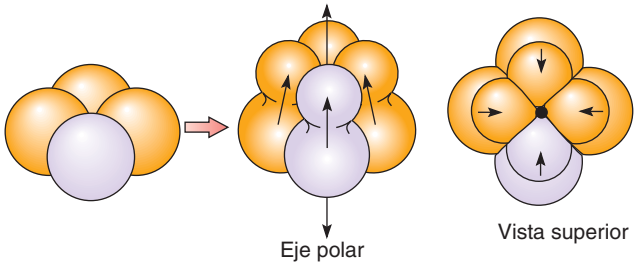
En los protóstomos, el destino de desarrollo de cada célula embrionaria por lo general se fija muy rápidamente. Por ejemplo, si las primeras cuatro células de un embrión anélido están separadas, cada célula se desarrolla sólo en un cuarto fijo de la larva; este patrón de división se llama **división determinada**. En contraste, los deuteróstomos usualmente experimentan **división intedeterminada**. Por ejemplo, si las primeras cuatro células de un embrión de estrella de mar están separadas, cada célula puede formar una larva completa, aunque pequeña. Si algunas células se remueven de una blástula que experimenta división indeterminada, otras células compensan y el embrión crece de manera normal. En contraste, si algunas células se remueven de la blástula de un embrión que experimenta división determinada, alguna estructura no se desarrolla, como una extremidad.

Durante la gastrulación, un grupo de células se mueve hacia adentro y forma un saco que se convierte en el intestino embrionario. La abertura hacia el exterior se llama **blastoporo**. En la mayoría de los protóstomos, el blastoporo se desarrolla en la boca. La palabra *protóstomo* viene de las palabras griegas que significan "primero" y "boca". En los deuteróstomos el blastoporo no origina la boca, sino que generalmente se desarrolla hasta convertirse en el ano. Una segunda abertura que se forma más tarde en el desarrollo genera la boca. La palabra *deuteróstomo* deriva de palabras griegas que significan "segundo" y "boca".

Otra diferencia, aunque menos confiable, entre el desarrollo protóstomo y deuteróstomo es la manera en la que se forma el celoma. En la mayoría de los protóstomos, el mesodermo se divide, y la división se ensancha en una cavidad que se convierte en el celoma (**FIGURA 30-6**). Este



(a) La división en espiral es característica de los protóstomos. Observe el arreglo espiral, con las células superiores centradas entre las células inferiores.



(b) La división radial es característica de los deuteróstomos. Las primeras divisiones son o paralelas al eje polar o en ángulo recto a él. Las células están apiladas, con las células superiores centradas directamente arriba de las células inferiores.

FIGURA 30-5 División espiral y radial
El patrón de división puede apreciarse al comparar las posiciones de las células púrpuras en **(a)** y **(b)**.

método de formación de celoma se conoce como **esquizocelia**. En los deuteróstomos, el mesodermo se forma como "bolsillos volteados hacia fuera" (evaginaciones) del intestino en desarrollo, un proceso llamado **enterocelia**. Estas evaginaciones a la larga se rompen y forman bolsas; la cavidad dentro de las bolsas se convierte en el celoma.

Los biólogos identificaron los principales clados animales con base en estructura, desarrollo y datos moleculares

Los biólogos han inferido desde hace mucho relaciones evolutivas entre animales, con base en las variaciones estructurales y los patrones de desarrollo recién discutidos. Durante las décadas pasadas, la invención de nuevas tecnologías avanzadas, como nuevos tipos de microscopia y marcaje celular, ayudaron a los sistemáticos en su trabajo. Las técnicas para determinar la secuencia de nucleótidos en ADN y ARN y otras herramientas moleculares ayudaron a los sistemáticos a clarificar las relaciones evolutivas entre grupos animales. Los datos moleculares también han desafiado algunas conclusiones tradicionales, por ejemplo, *cuándo* divergieron varios grupos animales en relación con otros grupos. Estas preguntas siguen siendo tema de mucho debate.

Los animales se conocen como **metazoos**. Los animales con dos o tres capas germinales (diploblásticos o triploblásticos) constituyen los **eumetazoos**. Como se describió, algunos animales presentan asimetría (esponjas), simetría radial (cnidarias) o simetría birradial (ctenóforos). Los **Bilateria**, el linaje de animales con simetría bilateral, son triploblásticos. (Tienen tres capas germinales: ectodermo, endodermo y meso-

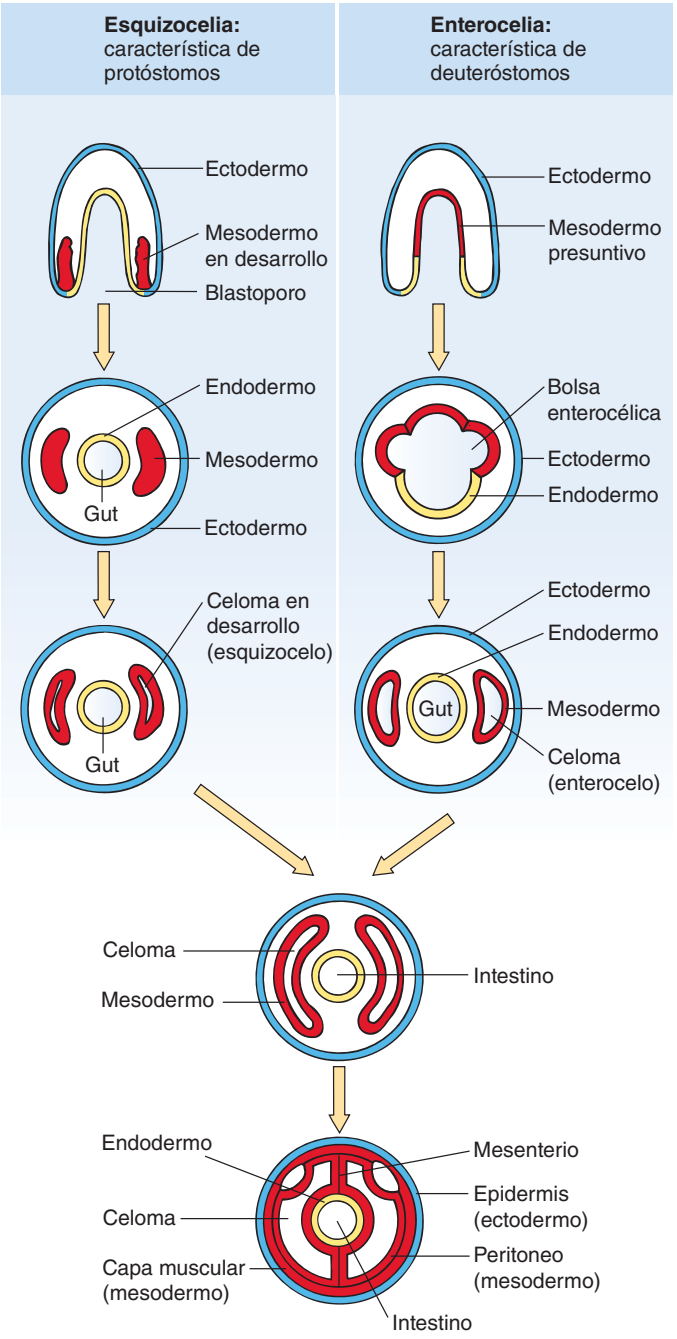


FIGURA 30-6 Dos tipos de formación de celoma

El celoma se origina en el embrión a partir de bloques de mesodermo que se dividen de cada lado del intestino embrionario. En los protóstomos, el celoma usualmente se forma mediante el proceso de esquizocelia. Bloques sólidos de mesodermo se forman alrededor del intestino. Después ocurre la muerte celular programada y ello origina la división del mesodermo (*rojo*). La división se ensancha y forma una cavidad que se convierte en el celoma. En la enterocelia, característica de los deuteróstomos, el mesodermo invagina a partir del intestino y forma bolsas. La cavidad dentro de estas bolsas se convierte en el celoma. El ectodermo se muestra en azul, el endodermo en amarillo. Los diagramas en la parte superior son secciones longitudinales de embriones en desarrollo; los otros diagramas son secciones transversales.

dermo). Como se explicó en la última sección, los biólogos clasifican los animales bilaterales en clados protóstomo y deuteróstomo.

Datos moleculares muestran que los protóstomos se dividen en dos grandes clados: **Lophotrochozoa** y **Ecdysozoa** (**FIGURA 30-7** y **TABLA 30-1**). Los animales asignados a los *Lophotrochozoa* se caracterizan por (1) un *lofóforo*, un anillo ciliado de tentáculos que rodea la boca y sirve como órgano de alimentación, o (2) un tipo de larva llamada *larva trocófora*. Los Lophotrochozoa incluyen los platelmintos, nemertinos, moluscos, anélidos y tres grupos en ocasiones conocidos como filos lofoforados.

El nombre *Ecdysozoa* se deriva del hecho de que los animales en este grupo mudan, un proceso llamado *ecdisis*. Los Ecdysozoa incluyen nemátodos y artrópodos. Observe que la filogenia descrita asigna los animales bilaterales a tres clados principales: Lophotrochozoa, Ecdysozoa y Deuterostomia.

Aparentemente la segmentación evolucionó tres veces

A lo largo de millones de años, las fuerzas evolutivas que actúan sobre el plan corporal animal básico produjeron cambios que resultaron en una notable diversidad de formas corporales. Una innovación muy importante fue la **segmentación**, un plan corporal en el que ciertas estructuras se repiten, lo que produce una serie de compartimientos corporales. Cada compartimiento puede regularse un tanto independientemente de los otros, lo que significa que varias partes del cuerpo pueden especializarse para realizar varias funciones.

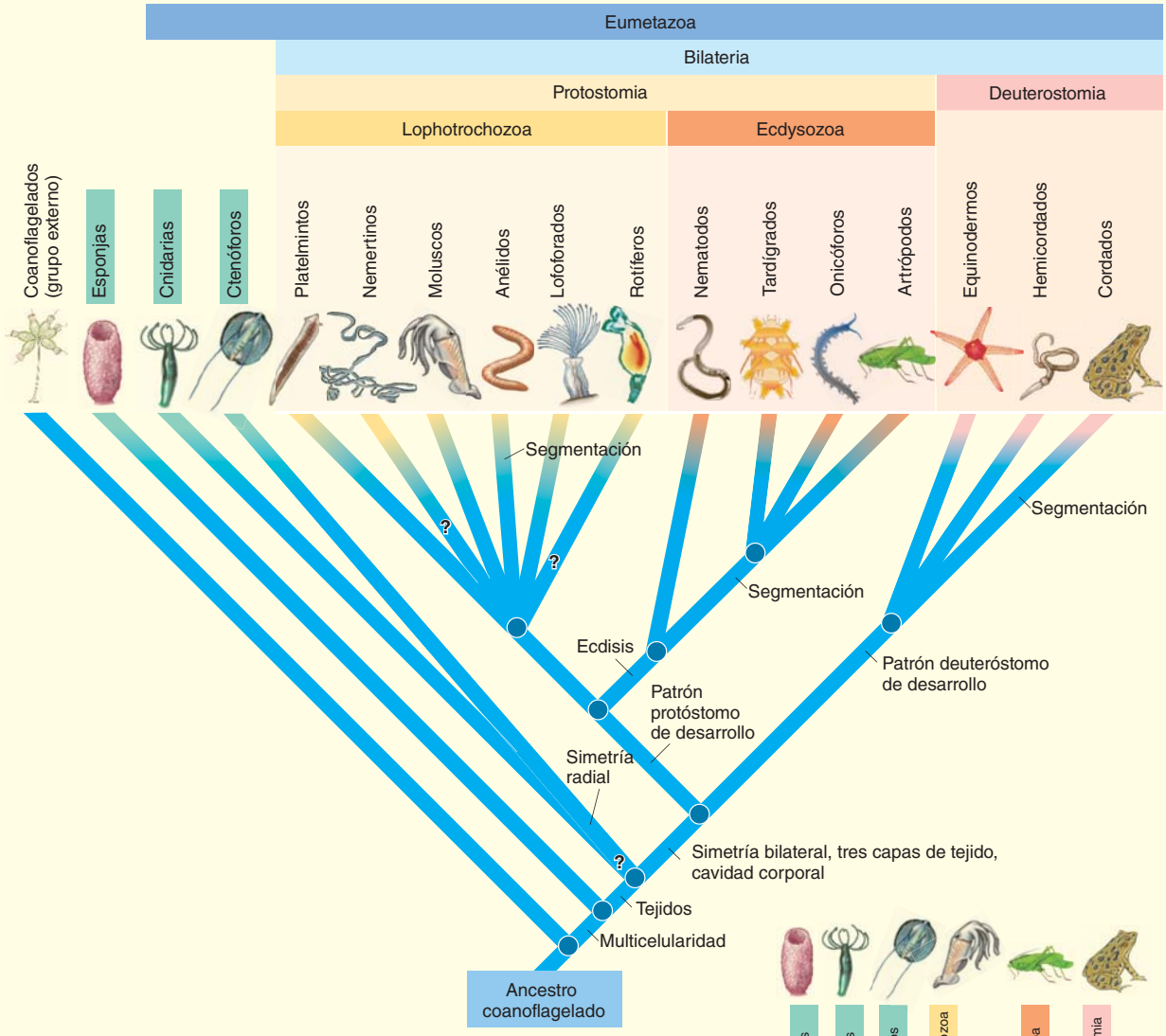
El ejemplo más obvio de segmentación se encuentra en la lombriz de tierra. Sin embargo, como estudiará en los siguientes capítulos, artrópodos y vertebrados también tienen planes corporales segmentados. En consecuencia, los animales segmentados se encuentran dentro de cada uno de los tres grandes clados de animales bilaterales. Datos moleculares sugieren que la segmentación evolucionó de manera independiente tres veces. Esta visión se refleja en el cladograma de la figura 30-7. En cada origen independiente de segmentación, la selección natural aparentemente actuó sobre muchos de los mismos genes (por ejemplo, los genes *Hox*).

En este capítulo se estudiaron brevemente las características comunes a los animales y la evolución temprana de los animales. Se describieron los planes corporales animales y se examinaron algunos de los criterios que usan los biólogos para reconstruir relaciones filogenéticas. El cladograma que se muestra en la figura 30-7 muestra algunas de las hipótesis actuales en cuanto a las relaciones entre los grandes grupos animales, y la tabla 30-1 resume estas relaciones. En los siguientes dos capítulos se sondean estos grupos de animales. En el capítulo 31 se describen las esponjas, cnidarias, ctenóforos y protóstomos. Luego, en el capítulo 32, se estudian los deuteróstomos, que incluyen equinodermos y cordados.

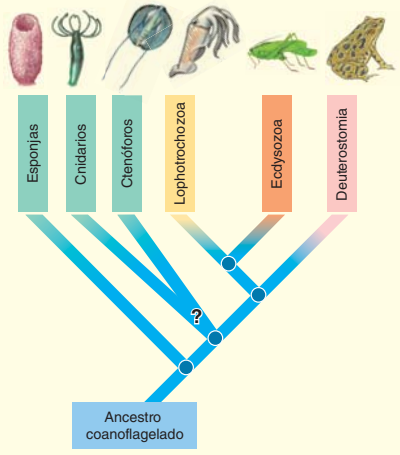
Repaso

- ¿Cómo se clasifican los animales con base en el tipo de simetría?
- ¿Cuáles son algunas diferencias entre protóstomos y deuteróstomos?
- ¿Cuáles son los tres clados principales de animales bilaterales y cómo difieren entre ellos?

PUNTO CLAVE Se reconoce tres grandes clados de animales bilaterales: Lophotrochozoa, Ecdysozoa y Deuterostomia.



(a) Con los criterios indicados por las barras de color arriba del cladograma, identifique cuáles grupos animales se asignan a cada clado. La evolución de algunas características clave se indica en las ramas. Observe que la segmentación evolucionó de manera independiente en cada uno de los tres clados principales de los animales bilaterales.



(b) Seis grandes grupos de animales

FIGURA 30-7 Relaciones evolutivas de clados animales

Este cladograma se basa en muchas formas de datos, incluidas comparaciones de secuencias de ADN de varios genes. Recuerde que cualquier cladograma de relaciones animales es una obra en progreso. Conforme se consideren nuevos datos, cambiará la comprensión de las relaciones entre los grupos de animales. Las etiquetas indican cuándo se originaron ciertos rasgos clave. Observe que el cladograma simplificado que se muestra en **(b)** está modificado y se usa como icono para muchas figuras en los capítulos 31 y 32.

TABLA 30-1 Generalidades del reino animal

Principales grupos y subgrupos		Algunas características clave/comentarios
Poríferos (esponjas)		Células de collar, células flageladas que capturan alimento; células holgadamente asociadas y no forman tejidos verdaderos; larvas de esponja tienen flagelos y pueden nadar; probablemente los poríferos no son un grupo monofilético
Cnidarios Hidrozoos: hidras Esquisozoos: medusas Cubozoos: cubomedusas (avispas de mar) Antozoos: corales, anémonas de mar		Simetría radial; cnidocitos (células aguijón); formas corporales de pólipo y medusa; tentáculos rodean la boca; principalmente marinos
Ctenóforos (medusas peine)		Simetría birradial; ocho hileras de cilios que parecen peines; tentáculos con células pegajosas adhesivas; depredadores marinos
Protóstomos: rama lofotrocozoos		Simetría bilateral; triploblásticos
Platelmintos Turbelarios: planarias Tremátodos y monogéneos: "duelas" Céstodos: tenias		Cavidad gastrovascular con una abertura; sin celoma; cefalización
Nemertinos		Probóscide (largo tubo muscular que puede voltearse hacia fuera para capturar presas); tubo digestivo completo; principalmente carnívoros marinos
Moluscos Chitones Gastrópodos: caracoles, babosas, nudibranquios Bivalvos: almejas, ostras Cefalópodos: calamares, pulpos		Cuerpo blando usualmente cubierto por concha dorsal; pie muscular; pie; manto cubre masa visceral; la mayoría tiene rádula (cinturón de dientes)
Anélidos Poliquetos: gusanos de arena, gusanos tubo Oligoquetos: lombrices terrestres, gusanos de agua dulce Hirudinidos: sanguijuelas		Cuerpo segmentado; la mayoría tiene cerdas llamadas setas, que brindan tracción al reptar
Lofoforados Braquiópodos Forónidos Briozoos (ectoproctos)		Lofóforo (anillo de tentáculos ciliados alrededor de la boca); principalmente organismos sésiles marinos
Rotíferos (animales rueda)		Corona de cilios en el extremo anterior; animales acuáticos microscópicos
Protóstomo: rama ecdisozoos		Protóstomos con cutícula que se muda y sustituye conforme crece el animal
Nemátodos (gusanos redondos)		Pseudoceloma lleno con fluido que funciona como esqueleto hidrostático; importantes descomponedores; muchos son depredadores
Onicóforos (gusanos aterciopelados)		¿Grupo hermano de los artrópodos? Apéndices pareados no articulados
Tardígrados ("portadores de agua")		¿Grupo hermano de los artrópodos? Patas con garras no articuladas
Artrópodos Miriápodos (centípedos, milípedos) Quelicerados (cangrejos herradura, arácnidos) Crustáceos (langostas, cangrejos, percebes, copépodos) Hexápodos (insectos)		Segmentados; exoesqueleto de quitina; apéndices articulados pareados; insectos y muchos crustáceos tienen ojos compuestos

(*continúa*)

TABLA 30-1 Generalidades del reino animal (continuación)

Principales grupos y subgrupos		Algunas características clave/comentarios
Deuteróstomos		División radial indeterminada; branquias faríngeas
Equinodermos Crinoideos (lirios marinos, estrellas emplumadas) Asteroideos (estrellas de mar) Ofiuroideos (estrellas cesta, estrellas quebradizas) Equinoideos (erizos de mar, dólares de arena) Holoturoideos (pepinos de mar)		Sistema vascular acuoso; pie tubular; endoesqueleto con espinas; larvas bilaterales ciliadas; adultos con simetría pentarradial; marinos
Hemicordados (enteropneustos)		Proboscide, collar y tronco
Cordados		Notocordio; cordón nervioso tubular dorsal; cola postanal; endostilo; cuerpo segmentado
Urocordados (tunicados)		Larvas con características cordadas
Cefalocordados (anfioxos)		Notocordio se extiende desde la punta anterior hasta la posterior
Vertebrados (mixina, lampreas, peces cartilaginosos, peces con aletas radiadas, celacantos, peces pulmonados, anfibios, reptiles [incluidas aves], mamíferos)		Columna vertebral, cráneo, células de cresta neuronal; endoesqueleto

RESUMEN: ENFOQUE EN LOS OBJETIVOS DE APRENDIZAJE

30.1 *(página 627)*

1 Describir varias características comunes a la mayoría de los animales.

- Los miembros del **reino Animalia** son organismos eucariotas multicelulares heterótrofos con células especializadas para realizar funciones específicas. Los animales tienen planos corporales diversos. El **plan corporal** es la estructura y diseño funcional básicos del cuerpo.
- La mayoría de los animales son capaces de locomoción en algún momento durante su ciclo de vida, pueden responder de manera adaptativa a estímulos externos y pueden reproducirse sexualmente.
- En la reproducción sexual, espermatozoide y óvulo se unen para formar un **cigoto**. El cigoto experimenta **clivaje**, una serie de divisiones celulares que producen una bola hueca de células llamada **blástula**. La mayoría de los animales se desarrollan hasta convertirse en **larvas**, una forma sexualmente inmadura que puede parecer y comportarse de manera diferente a la del adulto. Por lo general las larvas pasan a través de **metamorfosis**, un proceso de desarrollo que convierte al animal inmaduro en una forma juvenil que crece hasta ser un adulto.

CENGAGENOW™ **Explore las características de los animales al hacer clic sobre las figuras en CengageNOW.**

30.2 *(página 627)*

2 Comparar las ventajas y desventajas de la vida en el océano, el agua dulce y la tierra.

- Los ambientes marinos tienen temperaturas relativamente estables, brindan flotabilidad y ofrecen alimento fácilmente disponible. El equilibrio de fluidos y sales se mantiene con más facilidad que en agua dulce. Las corrientes y otros movimientos acuáticos son una desventaja.
- El agua dulce ofrece un ambiente menos constante y menos alimento. Puesto que el agua dulce es hipotónica al fluido de tejido, los animales deben osmorregular.
- Los animales terrestres deben tener adaptaciones que los protejan de la deshidratación y de cambios de temperatura, y que protejan sus gametos y embriones.

30.3 *(página 629)*

3 Usar las hipótesis actuales para rastrear la evolución temprana de los animales.

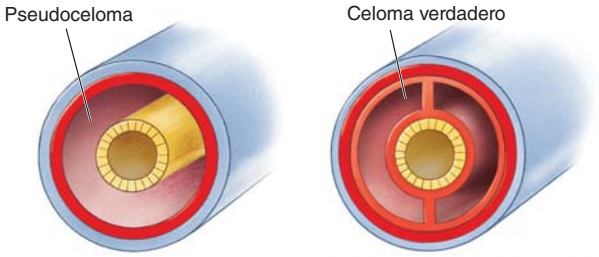
- Con base en datos moleculares, los biólogos plantean la hipótesis de que la mayoría de los clados animales en realidad divergieron a través de un largo período durante el eón Proterozoico. Durante la **radiación cámbrica**, evolucionaron rápidamente nuevos planes corporales entre clados que ya existían.
- Los **genes *Hox*** controlan el desarrollo temprano en grupos animales. Estos genes evolucionaron hacia el comienzo del período Cámbrico, y mutaciones en estos genes pudieron resultar en rápidos cambios en planes corporales animales.

30.4 *(página 630)*

4 Describir cómo los biólogos usan la morfología (incluidas las variaciones en simetría corporal, número de capas de tejido y tipo de cavidad corporal) y los patrones del desarrollo temprano para inferir relaciones entre filos animales.

- Los biólogos plantean la hipótesis de que los cnidarios (que tienen simetría radial) y los ctenóforos (que tienen simetría birradial) están más cercanamente emparentados entre ellos que con los animales que muestran **simetría bilateral**. La **cefalización**, el desarrollo de una cabeza, evolucionó junto con la simetría bilateral.
- Los biólogos también infieren relaciones con base en nivel de desarrollo tisular y tipo de cavidad corporal. Los tejidos embrionarios, llamadas **capas germinales**, incluyen la capa exterior, **ectodermo**, que da lugar a la cobertura del cuerpo y al sistema nervioso; la capa interior, **endodermo**, que recubre el intestino y otros órganos digestivos; y una capa media, **mesodermo**, que da lugar a músculos, estructuras esqueléticas y la mayoría de las otras estructuras corporales.

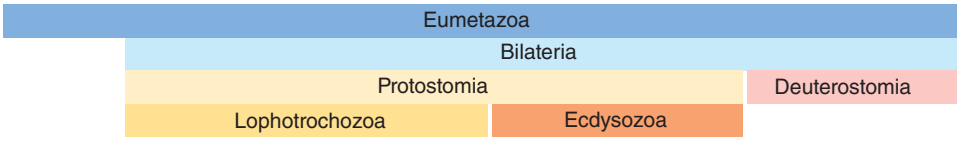
- En los animales bilaterales, el tipo de cavidad corporal se usa para clasificarlos. Los animales **acelomados** no tienen cavidad corporal; los **celomados** tienen un **celoma verdadero**, una cavidad corporal completamente recubierta con mesodermo. Algunos animales tienen **pseudoceloma** (literalmente "cavidad falsa"), una cavidad corporal que no está completamente recubierta con mesodermo



- Dos grandes ramas evolutivas de animales bilaterales son **Protostomia** (moluscos, anélidos y artrópodos) y **Deuterostomia** (equinodermos y cordados).
- Los protóstomos experimentan división espiral, en el que las primeras divisiones celulares son diagonales al eje polar. Los deuteróstomos experimentan **división radial**, en el que las primeras divisiones celulares son o paralelas o en ángulo recto al eje polar, de modo que las células yacen directamente arriba o abajo una de otra.
- Los protóstomos experimentan **división determinada**, en la que el destino de cada célula embrionaria está fijo muy temprano. Los deuteróstomos experimentan **división indeterminada**, en el que el destino de cada célula en el desarrollo temprano es más flexible.
- En los protóstomos el **blastoporo**, la abertura desde el intestino embrionario hasta el exterior, se desarrolla hasta convertirse en la boca; en los **deuteróstomos** el blastoporo usualmente se convierte en el ano.

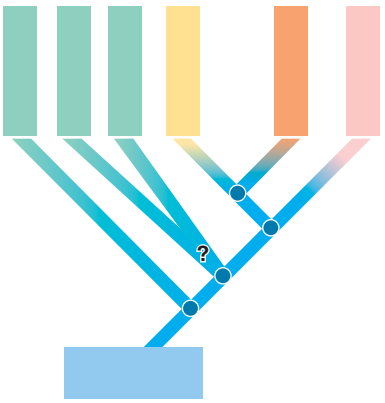
5 Citar ejemplos específicos de cómo los datos de sistemática molecular confirman o modifican la filogenia animal tradicional. (Incluir la identificación de tres clados principales de animales bilaterales).

- La sistemática molecular confirmó mucha de la filogenia animal con base en características estructurales, incluido el axioma de que los planes corporales animales por lo general evolucionaron de simple a complejo. Sin embargo, la sistemática molecular también brinda evidencia para excepciones.
- Con base en datos moleculares, los biólogos ahora subdividen los protóstomos en dos clados: **lofotrocozoos** y **ecdisozoos**. Los lofotrocozoos incluyen platelmintos, nemertinos, moluscos, anélidos, rotíferos y animales que tienen un lofóforo, un anillo ciliado de tentáculos que rodean la boca. Los ecdisozoos, animales que mudan, incluyen los nematodos y artrópodos. Por ende, los tres clados principales de los animales bilaterales son Lophotrochozoa, Ecdysozoa y Deuterostomia.



EVALÚE SU COMPRENSIÓN

1. ¿Cuál de los siguientes *no* es una característica definitiva de los animales? (a) heterótrofo (b) multicelular (c) eucariota (d) presencia de celoma (e) formación de cigoto que experimenta división
2. ¿Cuál de los siguientes *no* es una adaptación a la vida terrestre? (a) fecundación interna (b) cascarón que rodea el huevo (c) adaptaciones para mantener temperatura corporal (d) superficie para intercambio de gas dentro del cuerpo (e) capacidad para mantener la ubicación
3. La radiación cámbrica (a) ocurrió durante el período Cámbrico tardío (b) fue una rápida evolución de nuevos planes corporales animales durante el Cámbrico medio (c) fue resultado de migración procariota y eucariota hacia muchas nuevas regiones (d) es apoyada por la gran variedad de fósiles ediacáricos (e) b y c
4. La cefalización (a) evolucionó junto con la simetría bilateral (b) es el desarrollo de un sistema digestivo (c) es característica de los protóstomos mas no de los deuteróstomos (d) involucra una concentración de órganos endocrinos (e) evolucionó primero en deuteróstomos
5. La capa germinal que origina la cubierta exterior del cuerpo y el sistema nervioso es el/la (a) gastrodermis (b) ectodermo (c) mesénquima (d) endodermo (e) mesodermo
6. La simetría radial es característica de (a) protóstomos (b) cordados (c) deuteróstomos (d) cnidarios (e) poríferas
7. Un celoma verdadero está completamente recubierto con (a) mesénquima (b) ectodermo (c) mesodermo (d) endodermo (e) epidermis
8. Los protóstomos se caracterizan por (a) clivaje espiral (b) clivaje indeterminado (c) enterocelia (d) simetría radial (e) a y c
9. La evolución de los animales (a) siguió una progresión ordenada de lo simple a lo complejo (b) se entenderá mejor conforme los biólogos sigan recolectando datos moleculares y de otro tipo (c) se determinó al estudiar la clasificación (d) comenzó con los cnidarios (e) comenzó con su ancestro común, un protóstomo
10. ¿Cuál de los siguientes sería más útil para decidir si un animal es un lofotrocozoo? (a) experimenta metamorfosis (b) muda (c) su cigoto experimenta una serie de divisiones mitóticas y se convierte en blástula (d) tiene larvas trocóforas (e) forma tres capas germinales
11. ¿Cuál de los siguientes es un ejemplo de deuteróstomo? (a) lofotrocozoo (b) coral (c) cordado (d) planaria (e) insecto
12. Etiquete las ramas del diagrama. Use la figura 30-7b para comprobar sus respuestas.



PENSAMIENTO CRÍTICO

1. Imagine que usted descubre un nuevo organismo en un lago. ¿Cómo decidiría si es un animal? ¿Cuáles son algunas características que podrían contribuir a su decisión?
2. **VÍNCULO CON LA EVOLUCIÓN.** Examine el cladograma de la figura 30-7. Con base en la discusión de este capítulo, ¿cuáles fueron algunos de los tipos de datos que usaron los biólogos para determinar estas relaciones filogenéticas?
3. **VÍNCULO CON LA EVOLUCIÓN.** Sugiera y apoye una hipótesis para la visión de que la segmentación evolucionó en tres clados animales diferentes.
4. **ANÁLISIS DE DATOS.** Imagine que un biólogo descubre evidencia de que un tipo de esponja evolucionó a partir de un protóstomo primitivo. ¿Dónde colocaría la rama para dicha esponja en la figura 30-7a?

CENGAGENOW™ **Preguntas adicionales están disponibles en CengageNOW en www.cengage.com/login.**

31 Esponjas, cnidarios, ctenóforos y protóstomos

Marty Snyderman/Visuals Unlimited

Un gusano de fuego (*Hermodice carcunculata*). El gusano de fuego es un gusano segmentado (un anélido) que puede crecer hasta 31 cm de largo. Vive en aguas marinas poco profundas: en arrecifes de coral, lechos de césped de tortuga o bajo rocas. Las cerdas del gusano de fuego, que están llenas con veneno, puede desgarrar la piel y causar irritación.

CONCEPTOS CLAVE

31.1 Los animales con asimetría, simetría radial o birradial incluyen esponjas, cnidarios (hidras, medusas, anémonas de mar) y ctenóforos (medusas peine). Las esponjas se caracterizan por coanocitos ("células de collar") y por células débilmente asociadas que no forman tejidos verdaderos; los cnidarios se caracterizan por simetría radial, dos capas de tejido y células que contienen organelos urticantes; y los ctenóforos tienen simetría birradial, dos capas de tejido, ocho hileras de cilios y tentáculos con células adhesivas.

31.2 Los protóstomos son un grupo monofilético que da lugar a dos clados principales: Lophotrochozoa y Ecdysozoa. Los lofotrocozoos incluyen los anélidos (lombrices de tierra), moluscos y varios grupos más pequeños.

31.3 Los ecdisozoos incluyen los nemátodos (gusanos redondos) y artrópodos (cangrejos herradura, arañas, insectos). El notable éxito biológico de los insectos puede atribuirse a la evolución de planes corporales complejos y ciclos de vida que incluyen su exoesqueleto, segmentación, apéndices articulados especializados, capacidad para volar y metamorfosis.

En el capítulo 30 se introdujo el reino animal y se exploró la filogenia animal. Se examinó cómo los sistemáticos usan fósiles, morfología, patrones de desarrollo y datos moleculares para determinar relaciones animales. En este capítulo comienza una introducción a las esponjas, cnidarios y ctenóforos, grupos caracterizados por asimetría, simetría radial y simetría birradial, respectivamente. La filogenia de estos animales es el foco de mucha de la investigación actual. Aunque esponjas, cnidarios y ctenóforos son principalmente animales pequeños con estructuras corporales simples, son de gran importancia ecológica. Son importantes miembros de las cadenas alimenticias marinas, pueden proporcionar refugio a otros organismos y algunos forman relaciones simbióticas con otros animales. Los corales que producen arrecifes están entre los animales con más importancia ecológica en el mundo.

Después del estudio de esponjas, cnidarios y ctenóforos, comenzará el examen de los animales bilaterales, los animales más conocidos y más numerosos sobre la Tierra. Más del 99% de las especies animales pertenecen a Bilateria. Estas formas diversas están adaptadas para vivir en casi todo hábitat imaginable en el océano y en ambientes de agua dulce y terrestres.

El gusano de fuego que se muestra en la fotografía es un ejemplo de los diversos animales que se encuentran entre los Bilateria.

El notable éxito de los animales bilaterales puede atribuirse a la evolución de adaptaciones que facilitaron la captura de alimento, el escape de los depredadores y la reproducción. Entre sus adaptaciones clave están la cefalización (formación de una cabeza), un sistema nervioso central, músculos, un celoma y compartimentalización del cuerpo. Los animales grandes desarrollaron sistemas corporales para intercambio de gases, eliminación de desechos y transporte interno de nutrientes, gases de respiración, desechos y otros materiales.

Recuerde que, con base en el patrón de desarrollo temprano, los animales bilaterales se clasifican como protóstomos o deuteróstomos. Los protóstomos forman dos clados: Lophotrochozoa y Ecdysozoa. En este capítulo se estudiarán las innovaciones en planes corporales, relaciones filogenéticas e historias de vida de varios filos de estos dos clados.

Por las razones discutidas en el capítulo 23, algunos sistemáticos ahora evitan el uso de categorías fijas de la jerarquía de clasificación de Linneo (reino, filo, clase, orden, familia). Al clasificar animales, los clados se describen cuando se conocen. Continuará el uso de algunas categorías de Linneo, pero se destacarán los grupos que pueden no ser monofiléticos y se puntualizarán las controversias.

31.1 ESPONJAS, CNIDARIOS Y CTENÓFOROS: ANIMALES CON ASIMETRÍA, SIMETRÍA RADIAL O SIMETRÍA BIRRADIAL

OBJETIVOS DE APRENDIZAJE

1. Identificar características distintivas de los poríferos.
2. Identificar características distintivas de cnidarios, describir cuatro grupos y ofrecer ejemplos de animales que pertenezcan a cada grupo.
3. Identificar características distintivas de los ctenóforos.

Hasta recientemente, los biólogos plantearon la hipótesis de que las esponjas divergieron temprano de otros grupos animales y asignaron las esponjas a un grupo basal, **Parazoa** (*para*, "junto a"; y *zoa*, "animales"). Basaban sus hipótesis sobre la asimetría y plan corporal simple de las esponjas. Las células de las esponjas están asociadas holgadamente y no forman tejidos verdaderos. Otros animales tienen tejidos verdaderos y se clasificaron como **Eumetazoa** (*eu*, "verdadero"; *meta*, "después de"; y *zoa*, "animales"). En consecuencia, los biólogos dividieron el reino animal en dos clados animales principales: Parazoa y Eumetazoa. Parazoa se consideró un grupo hermano de Eumetazoa; sin embargo, esta visión fue desafiada.

Al menos un grupo de esponjas (esponjas calcáreas) pudieron simplificarse conforme evolucionaban a partir de animales con planes corporales más complejos. Algunos sistemáticos propusieron que los ctenóforos, en lugar de las esponjas, pudieran ser el grupo más antiguo de animales. Los sistemáticos continúan la búsqueda de nuevas pistas que resolverán las controversias acerca de cuál rama de animales es la más antigua, así como cuáles grupos están más cercanamente emparentados entre ellos.

Las esponjas tienen coanocitos y otras células especializadas

Datos moleculares sugieren que los **poríferos** (filo **Porifera**) no son un grupo monofilético. El nombre *Porifera*, que significa "tener poros", describe de manera adecuada a las esponjas, cuyos cuerpos están perforados por pequeños orificios. Las esponjas son animales acuáticos, principalmente marinos, que son más abundantes en aguas cálidas. Los biólogos han identificado alrededor de 15,000 especies de esponjas. Varían en tamaño desde algunos milímetros hasta más de un metro en altura y diámetro (loggerhead sponge). Muchas esponjas son asimétricas, pero varían en forma desde las aplanadas con incrustaciones, hasta bolas, tazas, abanicos o floreros. Las esponjas vivas pueden tener brillantes colores (verde, anaranjado, rojo, amarillo, azul o púrpura) o pueden ser blancas o parduscas (**FIGURA 31-1**). Algunas especies tienen bacterias o algas simbióticas que les brindan color.

Aunque son multicelulares y pueden ser grandes, las esponjas funcionan en forma muy parecida a los coanoflagelados, un grupo de protistas unicelulares y coloniales. Recuerde que la evidencia sugiere que los animales (incluidas las esponjas) y los coanoflagelados comparten un ancestro coanoflagelado común. Los coanoflagelados se caracterizan por un solo flagelo rodeado por un collar de microvellos (vea la figura 26-21). Las esponjas tienen células flageladas llamadas **células de collar**, o **coanocitos**, que son sorprendentemente similares a los coanoflagelados.

Las larvas de esponja tienen flagelos y pueden nadar libremente. Las esponjas adultas se adhieren a algún objeto sólido y desde hace mucho tiempo se les describe como sésiles. Sin embargo, los biólogos han observado adultos de varias especies moverse en forma lenta (aproximadamente 4 mm al día), posiblemente por el movimiento acumulado de células a lo largo de la superficie inferior de la esponja.

Aunque las esponjas son multicelulares, sus células están débilmente asociadas y no forman tejidos verdaderos. No obstante, existe una división del trabajo entre los varios tipos de células que constituyen la esponja, con ciertas células especializadas en nutrición, sostén, contracción o reproducción. Muchas células de esponja son extremadamente versátiles y pueden cambiar de forma y función.

Los coanocitos constituyen la capa interior de ciertas esponjas. Cada célula está equipada con un pequeño collar que rodea la base del flagelo. El collar es una extensión de la membrana plasmática y consiste en microvellos. Los coanocitos crean la corriente de agua que lleva el alimento y el oxígeno a las células y aleja el dióxido de carbono y otros desechos. Los coanocitos también atrapan y fagocitan partículas de alimento. ¡Los coanocitos de algunas esponjas todos juntos pueden bombear un volumen de agua igual al volumen de la esponja cada minuto!

Las esponjas tienen tres tipos de sistemas de canal a través del cual circula agua. En el sistema de canal *asconoide* simple, el batimiento de los flagelos de los coanocitos crea una corriente que impulsa agua a través de cientos de pequeños **poros**. Células tubulares especializadas, llamadas **porocitos**, forman los poros. Estas células regulan el diámetro de los poros al contraerse. El agua pasa en la cavidad central, o **espongocele** (no es una cavidad digestiva) y luego fluye hacia fuera a través del extremo abierto de la esponja, el **ósculo**. El sistema asconoide se ilustra en la figura 31-1.

En el sistema *siconoide*, el agua entra a través de canales recubiertos con coanocitos. La mayoría de los tipos de esponjas tiene un sistema *leuconoide*. La pared corporal está plegada extensamente y complejos sistemas de canales proporcionan creciente área superficial para la captura de alimento. **Células epidérmicas** forman la capa exterior de la esponja y recubren los canales. Los canales conducen a pequeñas cámaras que están recubiertas con coanocitos.

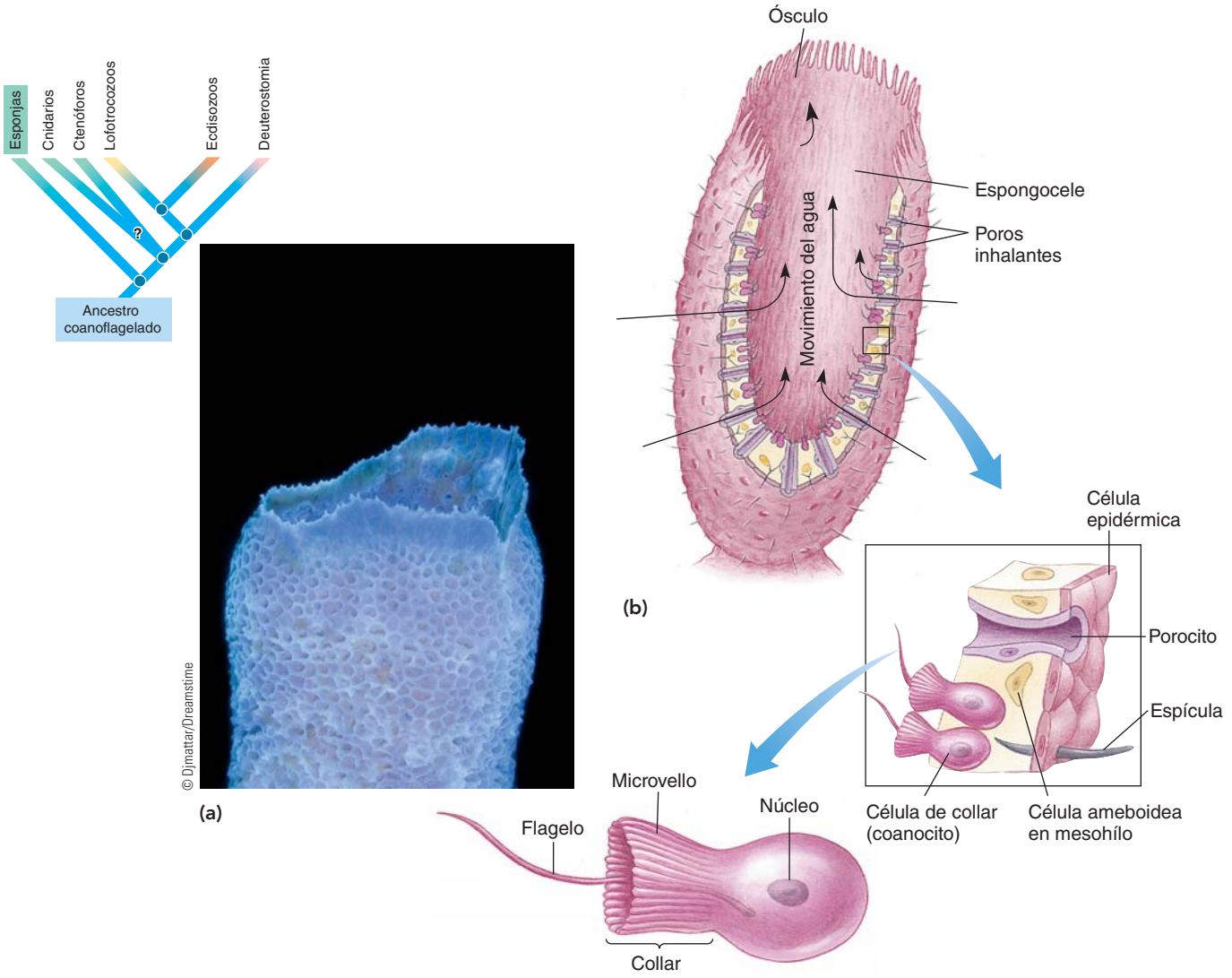


FIGURA 31-1 ***Animada*** **Estructura de esponja**

(a) Esponjas tubo (*Spinosella plicifera*) del Caribe, adheridas al sustrato de arrecife de coral. **(b)** Corte de esponja para exponer su organización. Esta esponja tiene un sistema de canales del tipo asconoide.

El andamiaje esquelético de una esponja puede ser tanto rígido como fibroso. Entre las capas celulares exterior e interior, el cuerpo de la esponja tiene una capa gelatinosa, el **mesohílo**, que está sostenida por delgadas púas esqueléticas, o **espículas**. **Células ameboideas**, que vagan en torno al mesohílo, segregan las espículas. Las espículas están hechas de carbonato de calcio o de sílice. La parte fibrosa del esqueleto de la esponja consiste en **espongina**, una forma de colágeno.

Las esponjas son *alimentadores por suspensión*, adaptados para capturar y comer cualquier alimento que esté suspendido en el agua. Conforme el agua circula a través del cuerpo, el alimento es atrapado a lo largo de collares pegajosos de los coanocitos. En consecuencia, los collares *filtran* las partículas de alimento suspendidas en el agua. Los filtradores por suspensión se conocen como *filtradores de alimentos*. Las partículas de alimento o se digieren dentro del coanocito o se transfieren a una célula ameboidea para su digestión. La célula ameboidea transporta nutrientes a las células epidérmicas. El alimento no digerido pasa a través del ósculo y simplemente se elimina en el agua.

El intercambio de gases y la excreción de desechos depende de la difusión adentro y afuera de células individuales. Aunque las células de la esponja pueden reaccionar a estímulos, las esponjas no tienen células nerviosas especializadas y por ende no pueden reaccionar como un todo. Sin embargo, en ciertas esponjas vítreas se han identificado señales eléctricas. El comportamiento parece limitado a necesidades metabólicas básicas como la captura de alimento y la regulación del flujo de agua a través del cuerpo.

Las esponjas se reproducen tanto asexual como sexualmente. En la reproducción asexual, un pequeño fragmento o yema puede liberarse de la esponja progenitora y dar lugar a una nueva esponja. Dichos fragmentos pueden adherirse a la esponja progenitora, y formar, o ser parte de, una colonia. La mayoría de las esponjas son **hermafroditas**, lo que significa que el mismo individuo puede producir tanto óvulos como espermatozoides. Algunas de las células ameboideas se desarrollan hasta ser espermatozoides; otras, hasta convertirse en óvulos. Sin embargo, las esponjas hermafroditas por lo general producen óvulos y espermatozoides en diferentes momentos, y realizan fecundación cruzada con otras esponjas. Liberan espermatozoides maduros en el agua, que toman otras esponjas de la misma especie.

La fecundación y el desarrollo temprano tienen lugar dentro del mesohílo gelatinoso. Los cigotos crecen hasta ser larvas flageladas que

dejan al progenitor junto con la corriente de agua que sale. Después de nadar durante un rato, una larva encuentra un objeto sólido, se adhiere a él y se instala en una vida sésil.

Las esponjas tienen una notable capacidad para repararse ellas mismas cuando se lesionan y regenerar las partes perdidas. Cuando las células de una esponja se separan experimentalmente, se reconocen mutuamente y su lugar en el todo y se agregan para reformar una esponja completa.

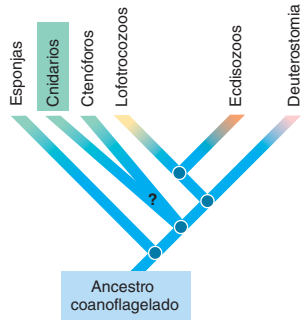
Existen tres grupos principales de esponjas: las *esponjas calcáreas* tienen espículas compuestas de carbonato de calcio, mientras que las *esponjas vítreas* y las *demosponjas* tienen espículas de silicio. Alrededor del 95% de las esponjas vivas son demosponjas. En algunas de las demosponjas las espículas están reunidas con espongina. Algunas demosponjas no tienen espículas. Estas esponjas blandas se han usado durante cientos de años como esponjas de baño y para limpieza. Por desgracia, como resultado de la pesca excesiva, las esponjas de baño ahora son escasas.

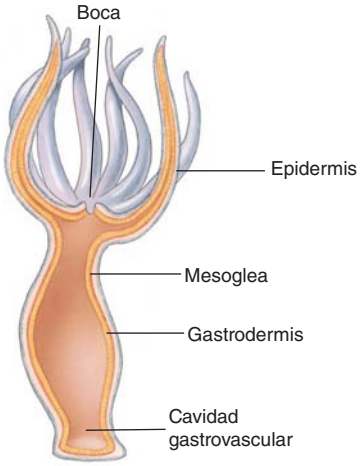
Los datos moleculares indican que las esponjas calcáreas son un clado separado de las esponjas vítreas y las demosponjas. Las esponjas calcáreas pueden ser el taxón hermano de las otras esponjas, o pueden estar más cercanamente emparentadas con los lofotrocozoos que con las esponjas vítreas y las demosponjas.

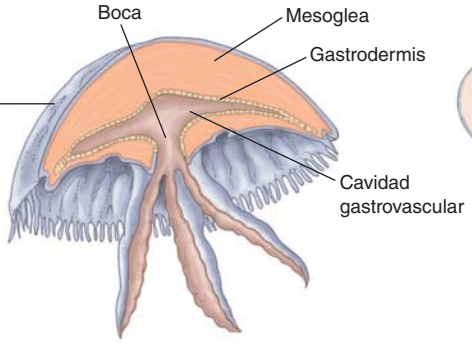
Los cnidarios tienen células urticantes únicas

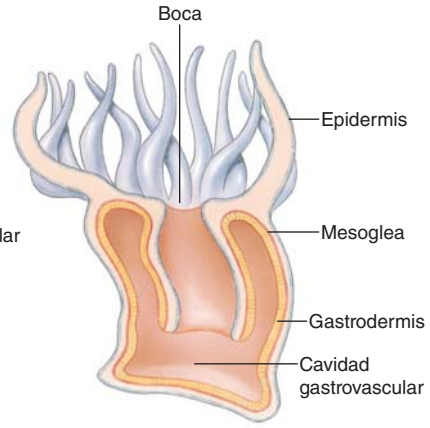
Se han descrito aproximadamente 10,000 especies de **cnidarios** (filo **Cnidaria**). La mayoría son marinos. El cuerpo cnidario con simetría radial está organizado como un saco hueco con la boca y tentáculos circundantes localizados en un extremo. Algunos cnidarios viven una existencia solitaria, mientras que muchos otros, como los corales, forman colonias. Con base en datos moleculares, algunos sistemáticos proponen que los cnidarios comparten un ancestro común con el clado de los animales bilaterales.

Los cnidarios tienen dos formas corporales: pólipo y medusa (**FIGURA 31-2**). La forma **pólipo**, representada por la *hidra*, usualmente tiene una boca dorsal rodeada con tentáculos. En la forma **medusa**, la









Robert Brons/Biological Photo Service

(a) Clase Hydrozoa (pólipo). Este hidrozoo (*Gonothyraea loveni*) forma una colonia de pólipos. El dibujo ilustra un solo pólipo.

Brian Parker/Tom Stack & Associates

(b) Clase Scyphozoa (medusa). La ortiga de mar (*Chrysaora fuscescens*) usa sus tentáculos equipados con cnidocitos para capturar animales pequeños (zooplancton) suspendidos en el agua.

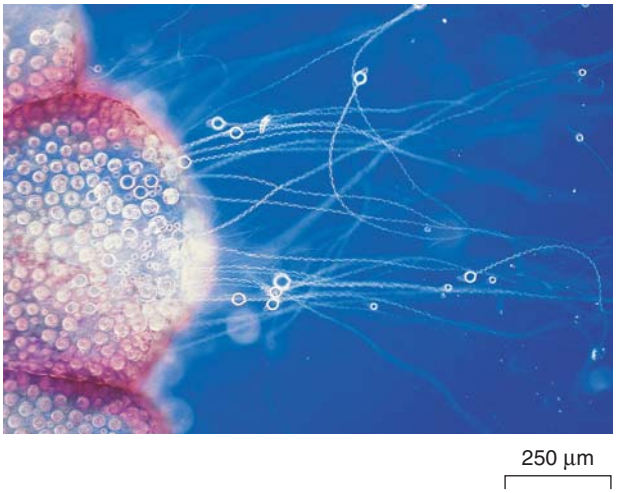
© Johanders/Dreamstime

(c) Clase Anthozoa (pólipo). Pólipos de coral (*Montastrea cavernosa*) extendidos para alimentación.

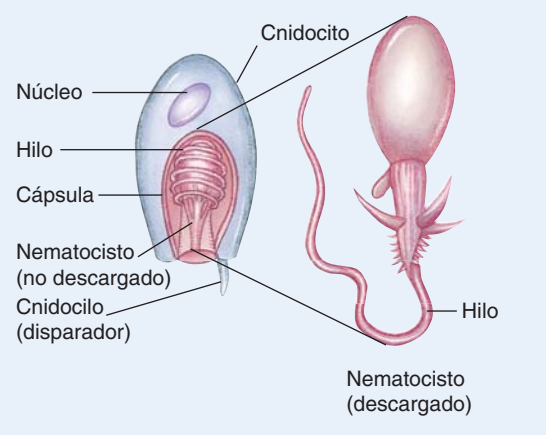
FIGURA 31-2 ***Animada*** **Formas corporales pólipo y medusa de cnidarios**

boca se ubica en la superficie cóncava inferior, u *oral*; la superficie superior convexa es la superficie *aboral*. Algunos cnidarios tienen la forma de pólipo durante una etapa de su ciclo de vida y la forma de medusa durante otra etapa. La carabela portuguesa y algunos otros cnidarios consisten en colonias de muchos individuos, algunos de los cuales son pólipos y otros medusas.

Los cnidarios obtienen su nombre por células especializadas, llamadas **cnidocitos** (de las palabras griegas que significan "células ortiga"), que contienen organelos urticantes. Los cnidocitos se ubican principalmente en la epidermis, en especial sobre los tentáculos. Los cnidocitos contienen "cápsulas hilo" urticantes llamadas **nematocistos** (**FIGURA 31-3**). Cada cnidocito tiene un pequeño disparador sobresaliente (*cnidocilo*) en su superficie exterior, y un hilo hueco enrollado en su interior. El cnidocito se puede comparar con una arma cargada, lista para disparar.



(a) MO de nematocistos en descarga de un carabela portuguesa (*Physalia physalis*). Fotografiada en el Golfo de México.



(b) Nematocistos sin descargar y descargado. El cnidocilo, o disparador, es un mecanorreceptor que descarga el nematocisto cuando percibe contacto con un objeto.

FIGURA 31-3 ***Animada*** **Nematocistos**
Cuando se estimulan las células urticantes cnidarias (cnidocitos), el nematocisto descarga y expulsa un hilo que puede enredarse o penetrar la presa. Algunos nematocistos segregan una sustancia tóxica que inmoviliza a la presa.

Cuando se estimula por el contacto o ciertos químicos disueltos en el agua, el nematocisto dispara su hilo. Algunos tipos de hilos de nematocisto son pegajosos. Otros son largos y se enrollan alrededor de la presa. Un tercer tipo tiene barbas o espinas que pueden inyectar una toxina proteica que paraliza a las presas, como los crustáceos pequeños.

Los cnidarios usan sus tentáculos para capturar presas y llevarlas a la boca. Ésta conduce a la **cavidad gastrovascular**, donde tiene lugar la digestión. La boca es la única abertura hacia la cavidad gastrovascular y por lo tanto debe servir tanto para ingerir alimento como para expulsar el material no digerido. El intercambio de gases y la excreción ocurren mediante difusión. La pared del cuerpo es suficientemente delgada como para que ninguna célula esté lejos de la superficie.

Mucho más organizados que las esponjas, los cnidarios son diploblásticos; esto es: tienen dos capas de tejido definidas. El ectodermo da lugar a la epidermis exterior, una capa protectora que cubre el cuerpo. El endodermo origina la **gastrodermis** interior, que recubre la cavidad gastrovascular y funciona en la digestión. Estas delgadas capas están separadas por una gruesa **mesoglea** gelatinosa, que es principalmente acelular.

Los cnidarios tienen células nerviosas que forman **redes neuronales** que conectan células sensoriales en la pared del cuerpo con células contráctiles y células glandulares. Un impulso establecido por una célula sensorial se transmite en todas direcciones de manera más o menos equitativa. Las células nerviosas no están organizadas para formar un cerebro o cordón nervioso. En algunos tipos de medusas, órganos sensoriales se colocan alrededor del borde del cuerpo. Los órganos sensoriales incluyen "ojos" simples, llamados manchas oculares, órganos de equilibrio (estatocitos) y quimiorreceptores (células que perciben ciertos químicos).

Tanto la epidermis como la gastrodermis tienen células especializadas para contraerse (sin embargo, no son verdaderas células musculares). Las fibras contráctiles en las células epidérmicas están ordenadas en sentido de la longitud, y las que se encuentran en la gastrodermis se ordenan en un patrón circular. Estos dos conjuntos de células contráctiles actúan sobre la cavidad gastrovascular llena con agua, y forman un **esqueleto hidrostático**. Este esqueleto da soporte al cuerpo y permite el movimiento. Al contraer un conjunto de células contráctiles o el otro, la hidra puede acortar, alargar o doblar su cuerpo (vea la figura 40-2). Se consideran cuatro grupos de cnidarios: hidrozoos, escifozoos, cubozoos y antozoos (**TABLA 31-1**).

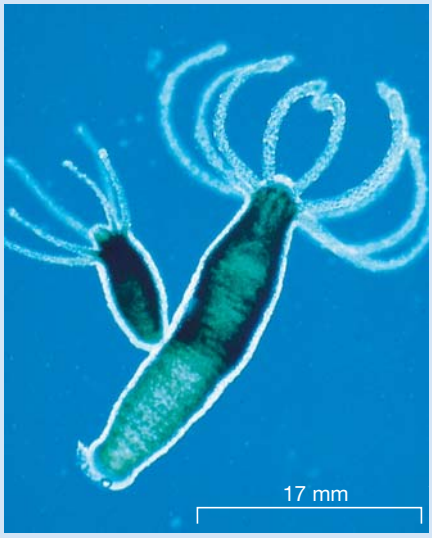
TABLA 31-1 Principales clases del filo Cnidaria

Clases y animales representativos	Características
Hydrozoa *Hydra, Obelia,* carabela portuguesa	Principalmente marinos, pero algunas especies de agua dulce; alternancia de etapas pólipo y medusa en la mayoría de las especies (forma pólipo sólo en *Hydra*); algunas forman colonias.
Scyphozoa Medusa	Principalmente marinos; usualmente habitan aguas costeras, es más prominente la forma de medusa de nado libre; etapa pólipo con frecuencia reducida.
Cubozoa "Medusa cubo"	Habitan aguas tropicales y subtropicales; tienen etapa pólipo, pero la forma medusa es más prominente; forma cuadrada cuando se ven desde arriba; cazan de manera activa; ojos complejos que forman imágenes borrosas.
Anthozoa Anémonas marinas, corales, gorgonias	Marinos; pólipos solitarios o coloniales; en la mayoría no hay etapa medusa; cavidad gastrovascular dividida mediante particiones en cámaras, lo que aumenta el área para digestión.

La mayoría de los hidrozoos forman colonias

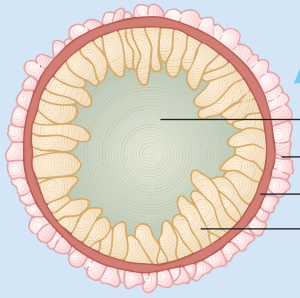
Los **hidrozoos** incluyen hidras e *hidroides*, como *Obelia* y la carabela portuguesa. Aunque en realidad no es típica, la hidra solitaria es el cnidario que con más frecuencia estudian quienes se inician en la biología (**FIGURA 31-4**). A simple vista, la hidra parece un poco como una cuerda deshilachada. Este pequeño hidrozoo se encuentra en estanques de agua dulce. Puesto que tiene una notable capacidad para regenerarse, los biólogos la llamaron *Hydra* en honor del monstruo de muchas cabezas de la mitología griega que podía producir dos cabezas nuevas por cada cabeza que le cortaban. Cuando la hidra se corta en varios pedazos, cada trozo puede regenerar todas sus partes faltantes y convertirse en un animal completo.

Los *Hydra* viven en agua dulce y por lo general se adhieren a una roca, planta acuática o detritus mediante un disco de células en su base. Las hidras se reproducen asexualmente por gemación durante períodos cuando las condiciones ambientales son óptimas. Sin embargo, se diferencian como machos y hembras y se reproducen sexualmente en el otoño o cuando el agua donde viven se estanca. El cigoto puede quedar cubierto con una concha que lo protege durante el invierno o hasta que las condiciones se vuelven más favorables.

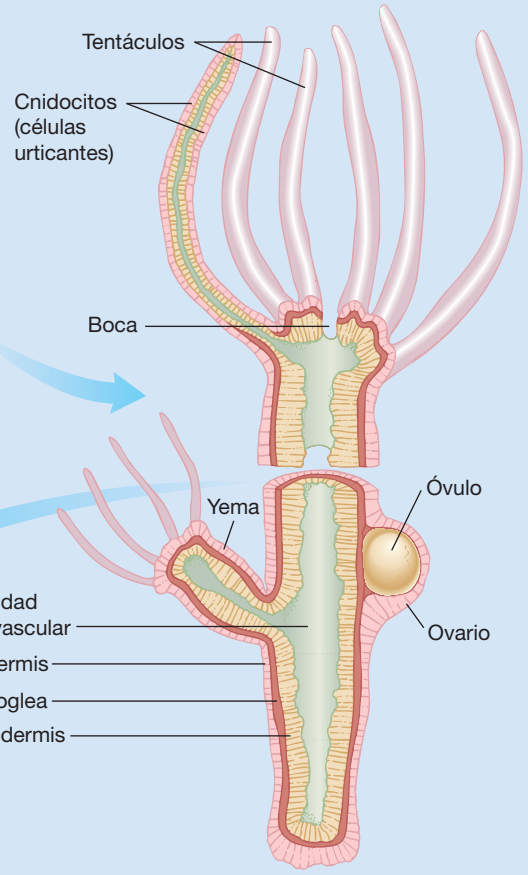


Biophoto Associates/Photo Researchers, Inc.

(a) *Hydra viridis* con gran yema. Cuando la yema se separa de su progenitor, se convierte en un individuo independiente.



(c) Sección transversal a través del cuerpo de *Hydra*.



(b) Corte longitudinal de *Hydra* que muestra su estructura interna. A la izquierda se representa la reproducción asexual mediante gemación; la reproducción sexual se representa por el ovario a la derecha. Las hidras macho desarrollan testículos que producen espermatozoides.

FIGURA 31-4 Hidra, un hidrozoo de agua dulce

Muchos hidrozoos forman colonias que consisten en cientos o miles de individuos. Una colonia comienza con un solo pólipo que se reproduce asexualmente por gemación. Sin embargo, en lugar de separarse del progenitor, la yema permanece adherida y a la larga forma yemas adicionales. En la misma colonia pueden surgir muchos tipos de individuos, algunos especializados para alimentar, algunos para reproducción y otros para defensa.

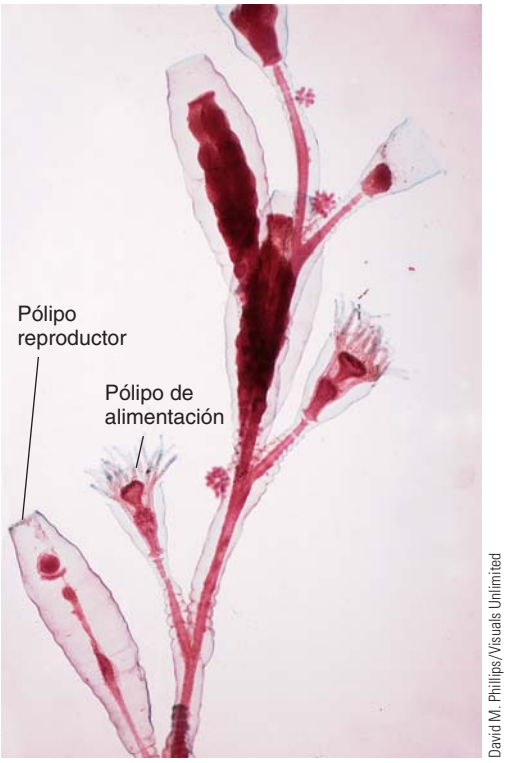
Algunos hidrozoos marinos son notables por su alternancia de etapas de pólipo sésil y medusa mótil. El ciclo de vida del hidrozoo marino colonial *Obelia* ilustra la alternancia de las etapas pólipo y medusa (**FIGURA 31-5**). En *Obelia*, los pólipos se reproducen asexualmente por gemación, mientras que las medusas se reproducen sexualmente. Tanto el pólipo como la medusa son diploides; sólo espermatozoides y óvulos son haploides.

Los escifozoos son las medusas "verdaderas"

En los **escifozoos**, la medusa es la forma corporal dominante. Las medusas Jellyfish por lo general son más grandes que las medusas hidrozoos, y tienen una gruesa mesoglea viscosa que brinda firmeza al cuerpo. En los escifozoos la etapa de pólipo es pequeña y poco notoria, o incluso puede estar ausente. La medusa más grande, *Cyanea*, puede medir más de 2 m de diámetro y tener tentáculos de 30 m de largo. Estos "monstruos" anaranjado y azul, entre los invertebrados más grandes, puede causar dolorosas picaduras a los nadadores de los océanos Atlántico norte y Pacífico.

Los cubozoos incluyen la "medusa cubo"

Cuando se ven desde arriba, los **cubozoos** tienen forma cuadrada. Tienen cuatro tentáculos, o grupos de tentáculos. Estas medusas de nado rápido tienen ojos complejos que forman imágenes borrosas, y cazan activamente. La avispa de mar (*Chironex fleckeri*), que habita en aguas de la costa australiana norte, tiene largos tentáculos que pueden extenderse más de 3 m. La avispa de mar produce uno de los venenos más mortales del reino animal. Su veneno contiene toxinas que pueden aturdir o matar peces y otras pre-



(a) MO de *Obelia*. Algunos pólipos tienen tentáculos y están especializados para alimentación, mientras otros están especializados para reproducción.

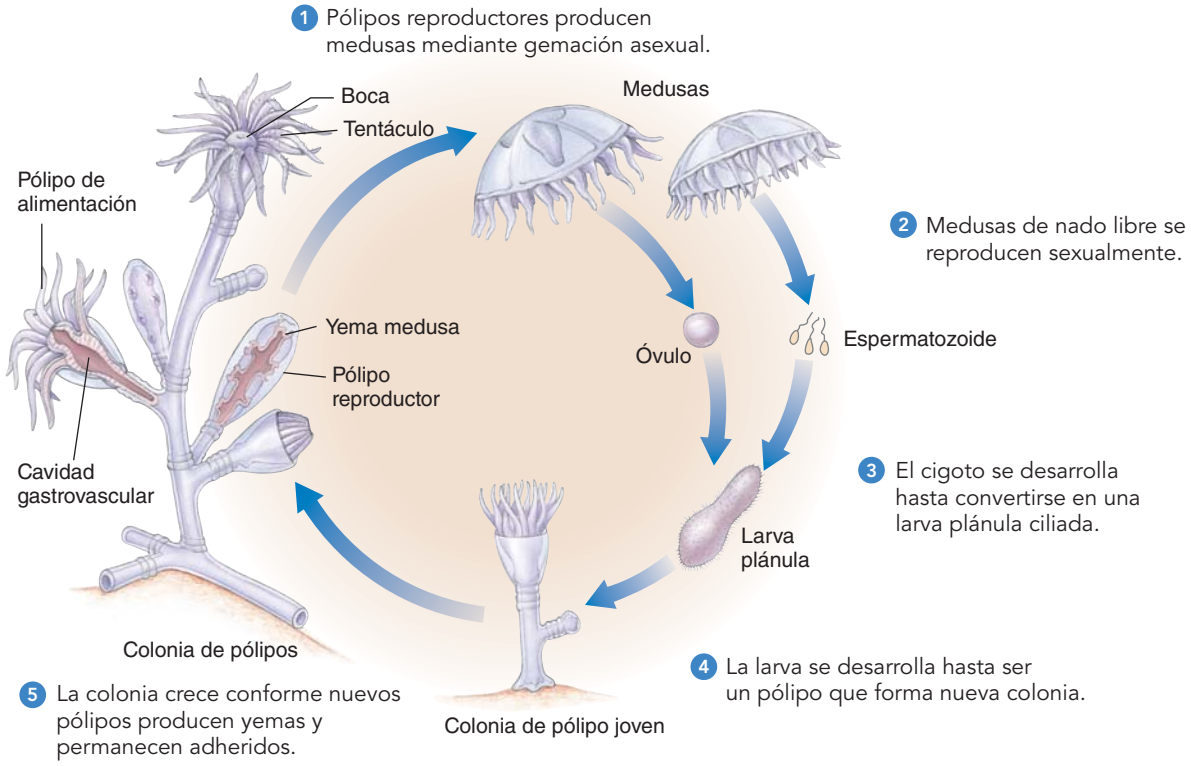
sas. Estas toxinas también pueden causar fallo respiratorio y ataques cardiacos en los humanos. Los decesos se asocian principalmente con varias picaduras causadas por contacto con los tentáculos sobre un área grande del cuerpo. De manera interesante, las tortugas marinas se alimentan de medusas cubo, y aparentemente no son afectadas por su veneno.

Los antozoos son pólipos

Los **antozoos**, que incluyen anémonas marinas y corales, son pólipos, individuos o colonias. No tienen una etapa de medusa de nado libre. El pólipo produce óvulos y espermatozoides, y el óvulo fecundado se desarrolla en una pequeña larva ciliada llamada **plánula**. Esta forma larvaria puede nadar hasta una nueva ubicación antes de adherirse para desarrollarse y convertirse en pólipo.

Los antozoos difieren de los hidrozoos en que una serie de particiones verticales dividen parcialmente la cavidad gastrovascular en cámaras conectadas. Las particiones aumentan el área superficial para digestión, lo que permite a las anémonas digerir un animal tan grande como un cangrejo. Aunque los corales pueden capturar presas, la nutrición de muchas especies tropicales depende de algas fotosintéticas (*zooxantelas*) que viven dentro de las células que recubren la cavidad digestiva del coral (vea el capítulo 26 y la figura 54-12). La relación entre el coral y las zooxantelas es simbiótica y mutuamente benéfica. Las algas brindan al coral oxígeno y compuestos de carbono y nitrógeno. A cambio, el coral proporciona a las algas productos de desecho como amoniaco, del cual las algas elaboran compuestos nitrogenados para ambos participantes.

En mares cálidos poco profundos, gran parte del fondo está cubierto con coral o anémonas, cuya mayoría tiene brillantes colores. Los arrecifes de coral consisten en colonias de millones de corales y de ciertas algas (principalmente algas rojas coralinas). Las colonias vivas sólo ocurren en las regiones superiores de dichos arrecifes, y agregan sus



(b) Ciclo de vida de *Obelia*.

FIGURA 31-5 ***Animada*** **Obelia, un hidrozoo colonial marino**

propios esqueletos a la roca en formación. Los arrecifes de coral están entre los más productivos de todos los ecosistemas y rivalizan con las pluviselvas en diversidad de especies (vea la figura 56-21). Un solo arrecife puede servir como hogar para más de 3000 especies de peces y otros organismos marinos, y un estimado de un cuarto de todas las especies marinas depende de los arrecifes de coral.

Un estudio de 2008 de 704 especies de corales constructores de arrecifes reportó que alrededor de un tercio estaban amenazados o casi amenazados, y podían estar en riesgo creciente de extinción. Las actividades humanas son responsables de gran parte de este daño. Los factores contribuyentes incluyen pesca excesiva, minado de arrecifes para materiales de construcción, contaminación de aguas costeras con químicos industriales, y sofocamiento del coral con el sedimento arrastrado corriente abajo de los bosques talados. La acidificación de la costa causada por el aumento en dióxido de carbono en la atmósfera es otro factor importante.

El **blanqueamiento del coral** es la pérdida, inducida por estrés, de la colorida alga simbiótica que habita las células de coral (**FIGURA 31-6**). Cuando está bajo estrés ambiental, en realidad el coral expulsa al alga. Sin sus algas, el coral está mal nutrido y muere. Los factores ambientales que se sospecha contribuyen al blanqueamiento del coral incluyen temperaturas inusualmente bajas o altas (asociadas con el calentamiento global), contaminación, cambios en salinidad, acidificación y enfermedades.

Foto de Ove Hoegh-Guldberg/Centre for Marine Studies, University of Queensland

FIGURA 31-6 Coral cuerno de alce blanqueado

Este coral cuerno de alce (*Acropora*) se fotografió en la isla Heron, en la Gran Barrera de Coral de la costa de Australia.

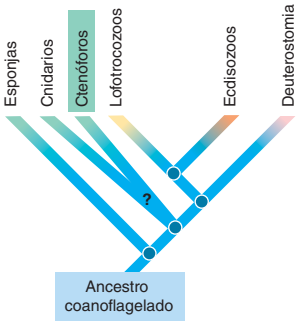
Las medusas peine tienen células adhesivas que atrapan presas

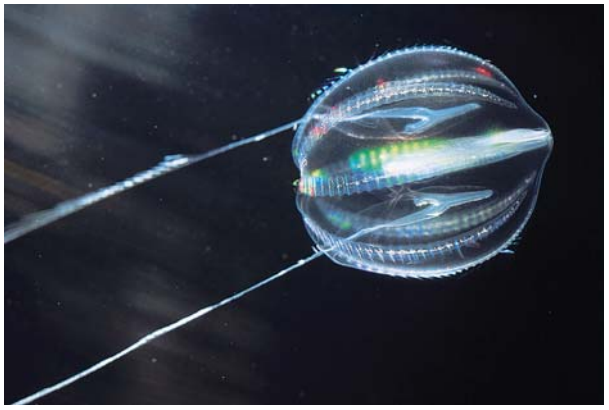
Las frágiles **medusas peine** luminiscentes son animales marinos conocidos como **ctenóforos**. Se asignan al filo **Ctenophora**. Se han descrito aproximadamente 150 especies de ctenóforos. Algunas son tan pequeñas como un guisante; otras son más grandes que un tomate. La superficie exterior de un ctenóforo tiene ocho hileras de cilios que parecen peines (**FIGURA 31-7**). Los ctenóforos tienen simetría birradial, lo que significa que podrían obtenerse mitades iguales al cortar a través del eje corporal en dos formas diferentes. El plan corporal de los ctenóforos es un poco similar al de una medusa cnidaria en cuanto a que los ctenóforos tienen un tipo de simetría radial, tentáculos de alimentación y dos capas celulares separadas por una gruesa mesoglea gelatinosa.

Algunos ctenóforos tienen dos tentáculos. Sus tentáculos están equipados con células adhesivas. Cuando las presas entran en contacto con el tentáculo, las células pegajosas se abren y liberan hilos pegajosos que atrapan a las presas. Los ctenóforos no tienen los característicos nematocistos urticantes de los cnidarios. Además, a diferencia de los cnidarios, el sistema digestivo ctenóforo tiene una boca para ingerir alimentos en un extremo y dos poros anales para la expulsión de agua y desechos en el otro extremo.

Los ctenóforos tienen un sistema nervioso que incluye una red de células nerviosas y un órgano sensorial llamado "estatocisto", que coordina el batimiento de los cilios en los peines. El batimiento coordinado de los cilios mueve el animal a través del agua. El estatocisto también funciona en el equilibrio y ayuda al animal a orientarse.

Debido a sus semejanzas, los biólogos clasifican los ctenóforos cerca de los cnidarios. Sin embargo, su desarrollo es diferente y su cavidad digestiva tiene aberturas en ambos extremos. Las semejanzas entre ctenóforos y cnidarios puede ser resultado de evolución convergente a partir de vivir en un ambiente similar: el océano. Entonces: ¿dónde se colocan los ctenóforos en el cladograma? Conforme los sistemáticos recopilan nuevos datos, su posición en el árbol animal se volverá más clara.





David Wrobel/Biological Photo Service

FIGURA 31-7 Ctenóforo (medusa peine)

Los ctenóforos son hermafroditas bioluminiscentes de nado libre capaces de autofecundación. La grosella de mar (*Pleurobrachia*) tiene dos largos tentáculos con células adhesivas usadas para capturar presas.

Repaso

- ¿Por qué son importantes los coanocitos? ¿Cuál es su función en las esponjas?
- ¿En qué forma se especializan las células de las esponjas?
- ¿En qué forma los cnidarios difieren de las esponjas?
- Bosqueje los principales eventos en el ciclo de vida de *Obelia*.
- ¿En qué se parece un ctenóforo a un cnidario? ¿En qué forma son diferentes?

31.2 LOS LOPHOTROCHOZOA

OBJETIVOS DE APRENDIZAJE

4 Resumir lo que se conoce acerca de la filogenia de los lofotrocozoos y citar las ventajas adaptativas de tener un celoma y de la cefalización.

5 Identificar características distintivas de los platelmintos y nemertinos; describir los principales grupos de platelmintos y ofrecer ejemplos de animales que pertenezcan a cada clase.

6 Describir las características distintivas de los moluscos y de los cuatro grupos principales de moluscos discutidos, y ofrecer ejemplos de cada grupo.

7 Describir las características distintivas de los anélidos y de los tres grupos principales de anélidos discutidos, y ofrecer ejemplos de cada grupo.

8 Describir las características distintivas de los lofoforados y de los rotíferos.

El estudio de los animales bilaterales comienza con los **Lophotrochozoa**, un clado que incluye los gusanos planos (platelmintos), rotíferos (animales rueda), nemertinos (gusanos cinta), moluscos, anélidos (lombrices de tierra) y el filo lofoforado (vea la figura 30-7). Recuerde del capítulo 30 que el nombre *Lophotrochozoa* proviene de dos importantes características de algunos animales en este clado: (1) el *lofóforo*, un anillo ciliado de tentáculos que rodea la boca en tres pequeños grupos de animales; y (2) la *larva trocófora*, un tipo de larva que caracteriza a dos grandes grupos: los moluscos y los anélidos. Algunos sistemáticos argumentan que los gusanos planos y los rotíferos deberían asignarse a un grupo separado, los **platyzoos**. Aquí se les incluiría con los lofotrocozoos.

La mayoría de los lofotrocozoos tienen **simetría bilateral**, al menos en sus etapas larvarias. Son **triploblásticos**; esto es: tienen tres capas de tejido definidas. Además de la epidermis exterior derivada del ectodermo, y una endodermis interna derivada del endodermo, los lofotrocozoos tienen una capa de tejido media que se desarrolla a partir del mesodermo.

La mayoría de los lofotrocozoos tienen un **celoma verdadero** y un **plan corporal de tubo dentro de tubo** (vea el capítulo 30). La mayoría de los animales celomados tienen sistemas circulatorio, excretorio y nervioso bien desarrollados. Muchos órganos internos están suspendidos dentro de pliegues del tejido que recubre el celoma y pueden moverse independientemente de la pared corporal exterior. Además, el celoma brinda espacio para que se desarrollen las gónadas. Durante la época de apareamiento de muchos animales, como las aves, las gónadas se agrandan dentro del celoma conforme se llenan con gametos maduros.

En algunos animales, el fluido dentro del celoma ayuda a transportar materiales como alimento, oxígeno y desechos. Las células bañadas por el fluido celómico pueden intercambiar materiales con él. Las células reciben nutrientes y oxígeno del fluido celómico y excretan desechos en él. Algunos celomados tienen estructuras excretoras que remueven los desechos directamente del fluido celómico.

Los animales que se mueven por lo general tienen un cuerpo alargado con extremos anterior y posterior definidos. Presentan **cefalización**, la evolución de una cabeza con una concentración de órganos sensoriales en el extremo anterior. Un cerebro simple y órganos sensoriales pareados se concentran en la región "de la cabeza". Un animal con un extremo frontal usualmente se mueve hacia adelante. Con una concentración de órganos sensoriales en la parte del cuerpo que primero encuentra su ambiente, el animal puede buscar de manera activa alimento, refugio y parejas, o detectar enemigos con rapidez.

Los gusanos planos son acelomados bilaterales

Los **gusanos planos** (**platelmintos**, filo **Platyhelminthes**) son animales con cuerpo blando que dejan pocos fósiles para ofrecer pistas acerca de su historia evolutiva. Sus cuerpos planos y alargados son sólidos; esto es: son **acelomados** (no tienen cavidad corporal). Históricamente, los biólogos consideraron a los platelmintos como los animales triploblásticos con simetría bilateral más simples. Sin embargo, datos moleculares, específicamente secuencias de ARN ribosómico 18S, indican que el filo Platyhelminthes, como tradicionalmente se clasificaba, no es un grupo monofilético. Con base en datos moleculares, los sistemáticos reclasificaron dos órdenes (de la clase Turbellaria) que difieren significativamente de otros platelmintos. Estos dos órdenes se asignaron a su propio filo (Acoelomorpha). Este nuevo grupo puede relacionarse cercanamente con el ancestro común que vinculó los animales con simetría radial y los animales bilaterales.

Los platelmintos restantes parecen más cercanamente relacionados con los celomados. Si es así, los platelmintos evolucionaron a partir de animales más complejos. Originalmente tenían una cavidad corporal, pero su plan corporal se simplificó más tarde en su historia evolutiva. Muchos biólogos en la actualidad clasifican a estos platelmintos como lofotrocozoos. La filogenia de los platelmintos sigue siendo controvertida. Conforme los biólogos consideren nuevos datos, probablemente cambiarán su valoración de las relaciones filogenéticas de los platelmintos.

Algunos biólogos asignan las 20,000 especies de Platyhelminthes a cuatro clases. La clase **Turbellaria** consiste en los platelmintos de vida libre, incluidas planarias y sus parientes. Las clases **Trematoda** y **Monogenea** incluyen las duelas, que son parásitos o internos o externos. La clase **Cestoda** incluye las tenias, que como adultos son parásitos intestinales de los vertebrados (**TABLA 31-2**).

TABLA 31-2 Clases del filo Platyhelminthes

Clase y animales representativos	Características
Turbellaria* Planarias	Principalmente de vida libre; sobre todo marinos; cuerpo cubierto con epidermis ciliada; por lo común carnívoros; depredan pequeños invertebrados
Trematoda y Monogenea Duelas	Parásitos con un amplio rango de huéspedes vertebrados e invertebrados; pueden requerir huéspedes intermedios; los adultos tienen una ventosa para adherirse al huésped
Cestoda Tenias	Parásitos de vertebrados; ciclo de vida complejo por lo general con uno o dos huéspedes intermedios; huésped larvario puede ser invertebrado; usualmente tienen ventosas y en ocasiones ganchos para adherirse al huésped; óvulos producidos dentro de proglotides, que se desprenden; no tienen sistemas digestivo o nervioso

*Los sistemáticos ven a Turbellaria como un grupo parafilético y casi seguramente se dividirá en al menos tres grupos.

Los platelmintos usualmente tienen un **sistema nervioso** simple. El cerebro consiste en dos masas de tejido nervioso, llamados **ganglios**, en la región cefálica. En muchas especies los ganglios se conectan a dos cordones nerviosos que se extienden a lo largo del cuerpo. Este sistema nervioso en ocasiones se le refiere como "sistema nervioso tipo escalera", porque una serie de nervios conectan los cordones como los peldaños de una escalera (vea la figura 42-2). Los órganos sensoriales incluyen "ojos" simples", llamados manchas oculares, y órganos de equilibrio (estatocistos).

Los platelmintos no tienen órganos para la circulación o intercambio de gases. Estas funciones dependen principalmente de la difusión a través de la pared corporal. Las actividades de algunos órganos están coordinadas y forman sistemas orgánicos simples, por ejemplo, los sistemas digestivo y nervioso. Como en los cnidarios, el sistema digestivo es una cavidad gastrovascular con sólo una abertura, una boca. La cavidad gastrovascular con frecuencia está ampliamente ramificada.

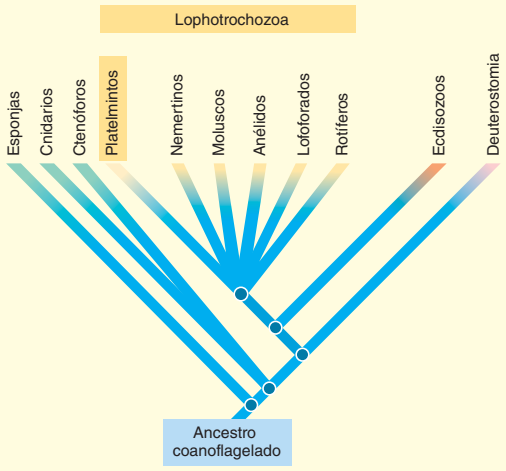
Los platelmintos parásitos, duelas y tenias, están enormemente adaptadas a y modificadas por su estilo de vida parasitario. Tienen ventosas o ganchos para sostenerse de sus huéspedes. Los cuerpos de los que viven en sistemas digestivos resisten las enzimas digestivas segregadas por sus huéspedes. Muchos tienen ciclos de vida complicados y producen gran cantidad de huevos. Otras adaptaciones incluyen la pérdida de ciertas estructuras como los órganos sensoriales. Las tenias también perdieron el sistema digestivo.

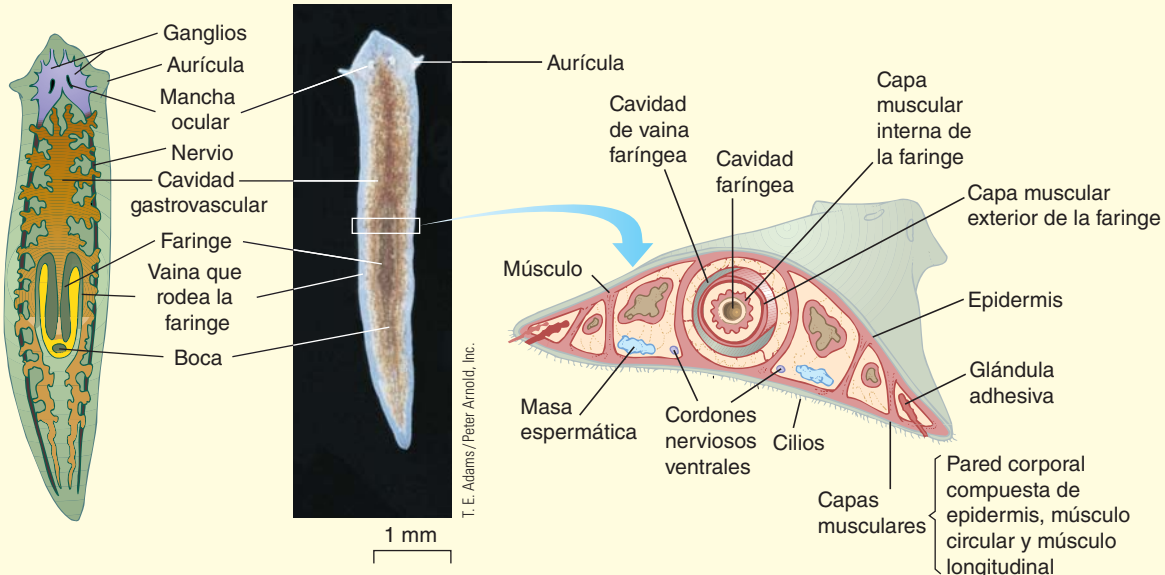
Los turbelarios son platelmintos de vida libre

La mayor parte de los miembros de la clase Turbellaria son platelmintos marinos de vida libre. Sin embargo, muchos habitan hábitats de agua dulce y algunos son terrestres. Los platelmintos turbelarios usualmente tienen una faringe muscular que ingiere alimento; un cerebro simple, manchas oculares y otros órganos sensoriales en la cabeza; **protonefridios**, estructuras que funcionan en osmorregulación (equilibrio de fluidos) y disposición de desechos metabólicos (excreción); y órganos reproductores.

Las **planarias** son platelmintos turbelarios que se encuentran en estanques y torrentes calmos a lo largo del mundo. La planaria estadounidense común *Dugesia* mide aproximadamente 15 mm de largo, con lo que parecen ser "ojos" cruzados y "orejas" que ondean llamadas **aurículas** (**FIGURA 31-8**). En realidad las aurículas sirven como órganos de quimiorrecepción, importantes para localizar alimento. Las planarias son capaces de aprender. La memoria no se localiza dentro de los ganglios, sino que parece retenerse a lo largo del sistema nervioso.

Las planarias son carnívoras; atrapan pequeños animales en una secreción mucosa. El sistema digestivo consiste en una sola abertura (la boca); una **faringe** muscular con forma de tubo (la primera porción del tubo digestivo); y una cavidad gastrovascular ramificada. Una planaria proyecta su faringe hacia afuera a través de su boca, y la usa para succionar a su presa. La larga cavidad gastrovascular enormemente ramificada





(a) Estructura interna.

(b) MO de una planaria viva (*Dugesia dorotocephala*). Observe las prominentes aurículas, usadas para localizar alimento.

(c) Sección transversal a través de una planaria.

FIGURA 31-8 ***Animada*** **La planaria común, *Dugesia***

distribuye el alimento a todas partes del cuerpo, de modo que cada célula pueda recibir nutrientes por difusión.

Aunque la excreción tiene lugar principalmente por difusión, algunos desechos metabólicos se excretan por los protonefridios. Los protonefridios son túbulos ciegos que terminan en **células flamígeras**, células recolectoras equipadas con cilios. El batimiento de los cilios canaliza los desechos a través del sistema de túbulos y a la larga fuera del cuerpo a través de poros excretores. En el capítulo 48 (vea la figura 48-2) se estudian un poco más la osmorregulación y los protonefridios.

Las planarias se reproducen tanto asexual como sexualmente. En la reproducción asexual, un individuo se constriñe en la parte media y se divide en dos planarias. Cada una regenera sus partes faltantes. Sexualmente, estos animales son **hermafroditas**. Durante los meses cálidos del año, cada uno está equipado con un conjunto completo de órganos masculinos y femeninos. Dos planarias se aproximan para copular e intercambian espermatozoides de modo que sus óvulos tengan fecundación cruzada.

Las duelas parasitan otros animales

Aunque su plan corporal recuerda al de los platelmintos de vida libre, las **duelas**, miembros de las clases Trematoda y Monogenea, tienen estructuras, como ganchos y ventosas, para adherirse a sus huéspedes. Las duelas también tienen órganos reproductores extremadamente prolíficos.

Las duelas que son parásitos humanos incluyen las duelas sanguíneas, muy difundidas en las áreas tropicales del mundo, y las duelas del hígado, comunes en Asia, particularmente en áreas donde los humanos usan sus propias heces para fertilizar cultivos. Las duelas sanguíneas del género *Schistosoma* infectan alrededor de 200 millones de personas que viven en áreas tropicales. Tanto las duelas sanguíneas como del hígado pasan a través de complicados ciclos de vida que involucran varias formas diferentes. Existe una alternancia de etapas sexuales y asexuales, y el parasitismo de uno o más huéspedes intermedios, como caracoles y peces (**FIGURA 31-9**). Los caracoles acuáticos que sirven como huéspedes intermedios proliferan en estanques, sembradíos de arroz y las áreas pantanosas que se desarrollan cuando se construyen diques.

Las tenias habitan el intestino de vertebrados

Los miembros adultos de más de 5000 especies de la clase Cestoda viven como parásitos en el intestino de probablemente todo tipo de vertebrados, incluidos los humanos. Las tenias son largos animales planos con forma de cinta sorprendentemente especializados para su modo parasitario de vida. Entre sus muchas adaptaciones están ventosas y en ocasiones ganchos

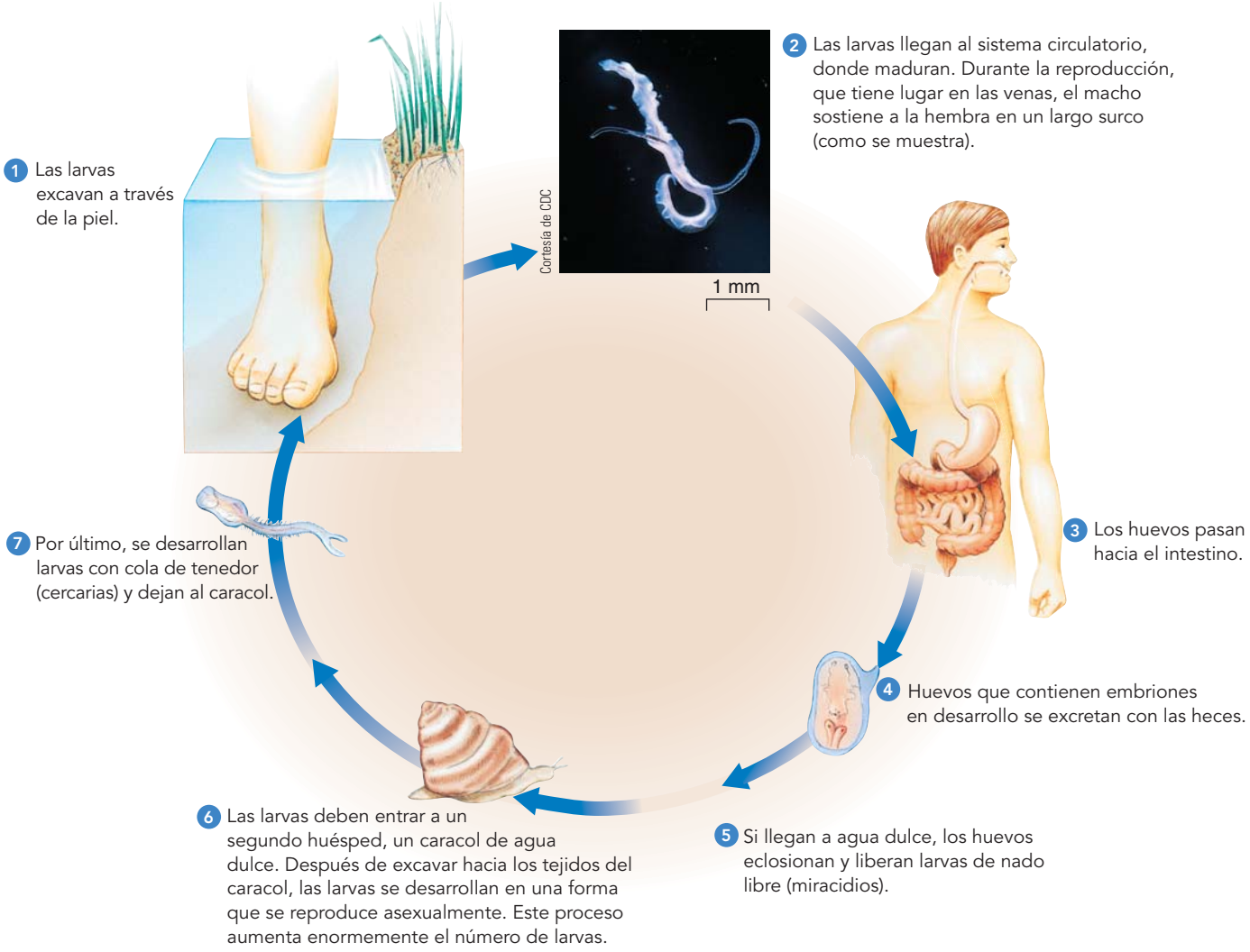


FIGURA 31-9 ***Animada*** **Ciclo de vida de la duela sanguínea (*Schistosoma*)**
La MO muestra un macho adulto envolviendo una hembra más pequeña.

FIGURA 31-10 Escólex de tenia

La tenia *Acanthrocirrus retrisrostris* alcanza la madurez en el intestino de las aves zancudas que se alimentan de percebes. La MEB de falso color muestra el grupo de ganchos con forma de pistón que puede retraerse hacia la cabeza o lanzarse y enterrarse en el tejido del huésped. Puede ver dos de las cuatro poderosas ventosas bajo los ganchos.

sobre la "cabeza", o **escólex**, que permiten al parásito adherirse al intestino del huésped (**FIGURA 31-10**).

Las adaptaciones y habilidades reproductivas de las tenias son extraordinarias. El cuerpo de la tenia consiste en una larga cadena de segmentos llamados **proglótides**. Cada proglótide es una completa máquina reproductora equipada con órganos reproductores masculino y femenino. Un solo proglótide contiene hasta 100,000 huevos. Puesto que una tenia adulta puede tener hasta 2000 segmentos, su potencial reproductivo es sorprendente. ¡Una sola tenia puede producir 600 millones de huevos al año! Los proglótides más alejados de la cabeza de la tenia contienen los huevos más maduros; dichos segmentos se desprenden del cuerpo del huésped junto con las heces.

La tenia no tiene boca o sistema digestivo. El alimento digerido del huésped se absorbe a través de la pared corporal del gusano. La tenia también carece de órganos sensoriales bien desarrollados. Algunas tenias tienen complejos ciclos de vida, y pasan su etapa larvaria dentro del cuerpo de un huésped intermedio y su vida adulta dentro del cuerpo de un huésped final diferente. La **FIGURA 31-11** ilustra el ciclo de vida de la tenia bovina, que puede infectar humanos cuando éstos ingieren carne mal cocinada que contenga las larvas.

Los nemertinos se caracterizan por sus probóscides

Los nemertinos (filo **Nemertea**) incluyen los gusanos cinta, un grupo relativamente pequeño de aproximadamente 1200 especies de animales de vida libre (**FIGURA 31-12**). La mayoría excavan en sedimentos marinos, pero algunas especies habitan aguas del mar profundo, agua dulce o suelo húmedo. Muchos nemertinos son carnívoros y se alimentan de crustáceos y anélidos. Los nemertinos tienen largos cuerpos estrechos, ya sea cilíndricos o aplanados, que varían en longitud de 1 mm a más de 30 m. Algunos son de un anaranjado vivo, rojo o verde, con franjas negras o coloridas.

Su órgano más notable, la **probóscide**, es un largo tubo muscular hueco que puede evertir (voltear de adentro hacia afuera) rápidamente desde el extremo anterior del cuerpo. Las probóscides pegajosas, utilizadas para capturar presas, pueden enrollarse en torno a animales pequeños. En algunas especies la probóscide es afilada, y en varias especies segrega fluido tóxico que inmoviliza a la presa. La probóscide es un *carácter derivado* que distingue a los nemertinos de todos los otros grupos de invertebrados. Debido a esta característica, en ocasiones a estos animales se les llama *gusanos probóscidos*.

Históricamente, los nemertinos fueron de especial interés evolutivo porque los biólogos pensaban que fueron los primeros animales en tener un sistema circulatorio y un sistema digestivo completo. Los nemertinos no tienen corazón; la sangre circula por contracciones de vasos sanguíneos musculares y mediante movimientos del cuerpo.

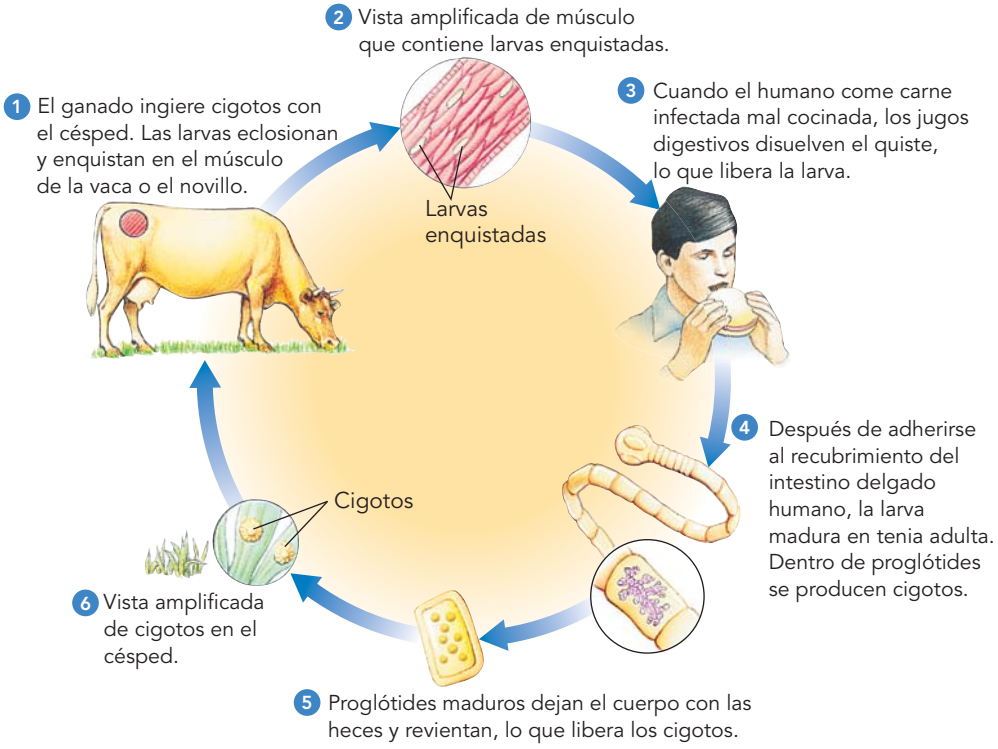
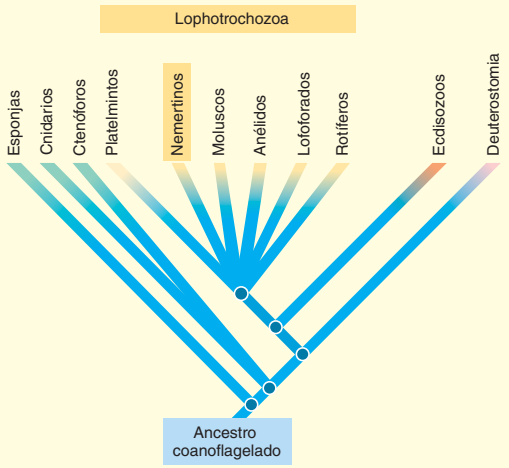
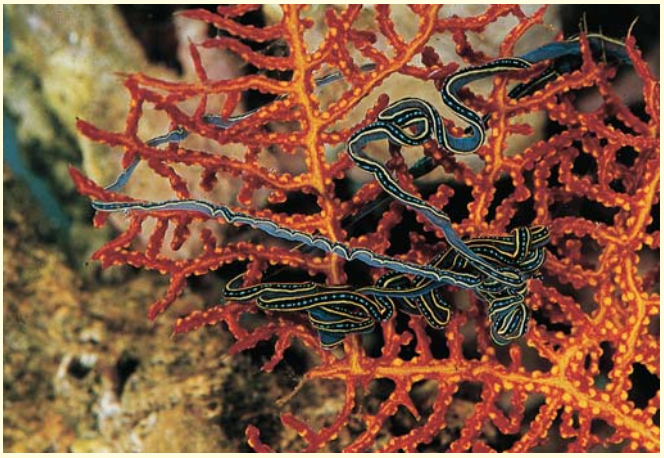
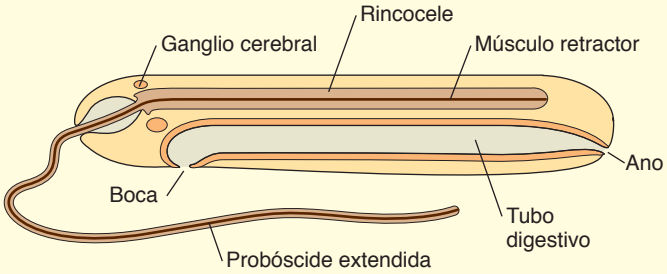


FIGURA 31-11 ***Animada*** Ciclo de vida de la tenia bovina, *Taenia saginata*





(a) Gusano cinta (*Lineus*) de la costa Pacífico de Panamá.



(b) Vista lateral de un nemertino típico. Observe el tubo digestivo completo que se extiende desde la boca hasta el ano, lo que le da a este animal un plan corporal de "tubo dentro de tubo".

FIGURA 31-12 Nemertinos (gusanos cinta)

La cámara que rodea la probóscide es un espacio celómico, conocido como **rincocele**. Se desarrolla en el embrión como lo hace el celoma en los protóstomos celomados (vea el capítulo 30). Sin embargo, difiere en posición y en función del celoma de otros animales. Los biólogos ahora ven el rincocele como un remanente del celoma de un ancestro celomado. Debido a su presencia y reciente evidencia molecular, los biólogos ahora clasifican los nemertinos con los lofotrocozoos. Como los platelmintos, los nemertinos evolucionaron a partir de animales celomados y se volvieron más simples con el tiempo.

Los moluscos tienen un pie muscular, masa visceral y manto

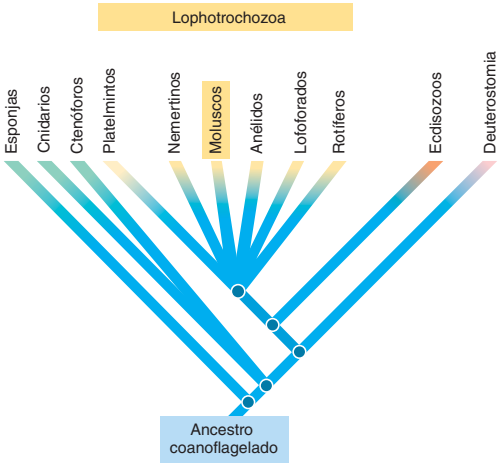
Los **moluscos** (filo **Mollusca**) incluyen almejas, ostras, caracoles, babosas, octópodos y el más grande de todos los invertebrados, el calamar gigante, que promedia de 9 a 16 m de longitud, incluidos sus tentáculos. Se han descrito más de 80,000 especies vivientes y 35,000 especies fósiles (segundo en número sólo después de los artrópodos). Aquí se estudian cuatro de las ocho clases reconocidas. En la **FIGURA 31-13** se ilustran representantes de estas clases y se les describe en la **TABLA 31-3**.

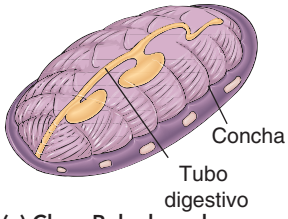
Aunque la mayoría de los moluscos son marinos, muchos caracoles y almejas viven en agua dulce, y algunas especies de caracoles y babosas habitan la tierra. Probablemente los moluscos evolucionaron temprano en la historia del clado protóstomo, poco después de la evolución del celoma, pero antes del origen del cuerpo segmentado que es característico de los anélidos. A pesar de que los moluscos varían ampliamente en apariencia exterior, la mayoría comparten seis características básicas:

1. Un cuerpo blando, por lo general cubierto con una concha dorsal compuesta principalmente de carbonato de calcio.
2. Un ancho **pie** muscular plano, ubicado ventralmente, que se usa para locomoción.
3. Los órganos corporales (vísceras) se concentran como una **masa visceral** ubicada arriba del pie.
4. La pared corporal dorsal forma un par de pliegues llamados **manto**. El manto es una delgada hoja de tejido que usualmente cuelga sobre la masa visceral y forma una cavidad en el manto. El manto puede contener glándulas que segregan una concha. La cavidad del manto contiene branquias o un pulmón.
5. Una estructura con forma de rallador llamada **rádula**, que es un cinturón de dientes en la región de la boca. (La rádula no está presente en las almejas o sus parientes, que son alimentadores por filtración).
6. Un celoma, usualmente reducido a pequeños compartimientos alrededor de ciertos órganos, incluidos el corazón y los órganos excretores (*metanefridios*). La cavidad corporal principal usualmente es un **hemocele**, un espacio que contiene sangre (vea la siguiente discusión acerca de los sistemas circulatorios abiertos). El hemocele no es un celoma.

TABLA 31-3 Principales clases del filo Mollusca

Clase y animales representativos	Características
Polyplacophora Quitones	Marino; concha dorsal que consiste en ocho placas transversales separadas; cabeza reducida; pie ancho usado para locomoción
Gastropoda Caracoles, babosas, nudibranquios	Marino, agua dulce o terrestre; concha enrollada en muchas especies; torsión de masa visceral; cabeza bien desarrollada con tentáculos y ojos
Bivalvia Almejas, ostras, mejillones	Marino o agua dulce; cuerpo comprimido lateralmente; concha en dos partes articulada dorsalmente; pie con forma de hacha; alimentadores por filtración
Cephalopoda Calamares, pulpos	Marino; depredador; pie modificado en tentáculos, que generalmente tienen ventosas; ojos bien desarrollados; sistema circulatorio cerrado

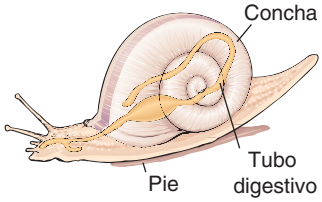




(a) Clase Polyplacophora

Kjell B. Sandved

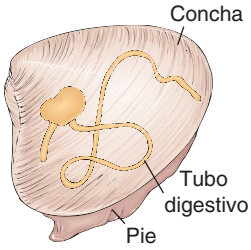
Los quitones son animales marinos lentos con conchas compuestas de ocho placas que traslapan. Este quitón (*Tonicella lineata*), que mide alrededor de 5 cm de largo, habita rocas cubiertas con algas coralinas en las aguas costeras del Pacífico noroeste estadounidense.



(b) Clase Gastropoda

E. R. Degginger/Dembinsky Photo Associates

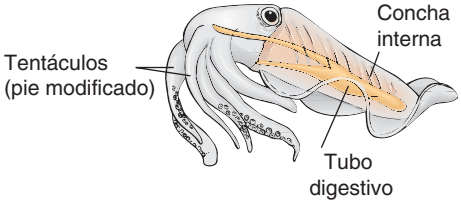
El ancho pie plano del gasterópodo es una adaptación a su estilo de vida móvil. El caracol misterio (*Pomacea bridgesi*) habita agua dulce y puede encontrarse refugiado en el fango.



(c) Clase Bivalvia

Tom McHugh/Photo Researchers, Inc.

El cuerpo comprimido de la almeja cuello de caballo (*Tresus capax*) está adaptado para enterrarse en el fango del Pacífico norte. Su concha crece hasta más o menos 20 cm de longitud.



(d) Clase Cephalopoda

© Debycoks/Dreamstime

El cuerpo del calamar es aerodinámico para nadar. A fin de evitar la detección por depredadores potenciales, el calamar puede cambiar de color para mezclarse con su entorno. Este calamar de aleta corta septentrional (*Illex illecebrosus*), cuyo manto crece hasta una longitud cercana a 31 cm, habita el océano Atlántico norte.

FIGURA 31-13 ***Animada*** Plan corporal de molusco

Los moluscos tienen todos los sistemas orgánicos típicos de los animales complejos. El sistema digestivo es un tubo, con frecuencia enrollado, que consiste en boca, cavidad bucal, esófago, estómago, intestino y ano. La rádula del molusco, ubicada dentro de la cavidad bucal, se proyecta afuera de la boca y se usa para raspar partículas de alimento de la superficie de las rocas o del lecho marino. En ocasiones la rádula se usa para taladrar un orificio en la concha de una presa o para arrancar trozos de una planta.

La mayoría de los moluscos tienen un **sistema circulatorio abierto** en el que la sangre, llamada **hemolinfa**, baña los tejidos directamente. El corazón bombea sangre hacia un solo vaso sanguíneo, la aorta, que puede ramificarse hacia otros vasos. A la larga, la sangre fluye hacia una red de grandes espacios llamados *senos*, que ponen la sangre en contacto directo con los tejidos. Esta red constituye el hemocele, o cavidad sanguínea. Desde los senos, la sangre drena hacia los vasos que la conducen hacia las branquias, donde se recarga con oxígeno. Después de pasar por las branquias, la sangre regresa al corazón. En consecuencia, el flujo sanguíneo en un molusco sigue este patrón:

corazón ⟶ aorta ⟶ vasos sanguíneos más pequeños ⟶ senos sanguíneos ⟶ (hemocele) ⟶ vasos sanguíneos hacia branquias ⟶ corazón

En los sistemas circulatorios abiertos, la presión sanguínea tiende a ser baja, y los tejidos no se oxigenan de manera eficiente. Dado que la mayoría de los moluscos son animales de movimiento lento, con tasas metabólicas bajas, este tipo de sistema circulatorio es adecuado. Los cefalópodos activos (la clase que incluye los calamares y pulpos) tienen un **sistema circulatorio cerrado** en el que la sangre fluye a través de un circuito completo de vasos sanguíneos.

La mayoría de los moluscos marinos pasan a través de una o más etapas larvarias. La primera etapa usualmente es una **larva trocófora**, una larva con forma de peonza y nado libre, con dos bandas de cilios alrededor de su parte media (**FIGURA 31-14**). En muchos moluscos (gasterópodos como los caracoles y bivalvos como las almejas), la larva trocófora se desarrolla hasta convertirse en una **larva velígera**, que tiene concha, pie y manto. La larva velígera es única de los moluscos.

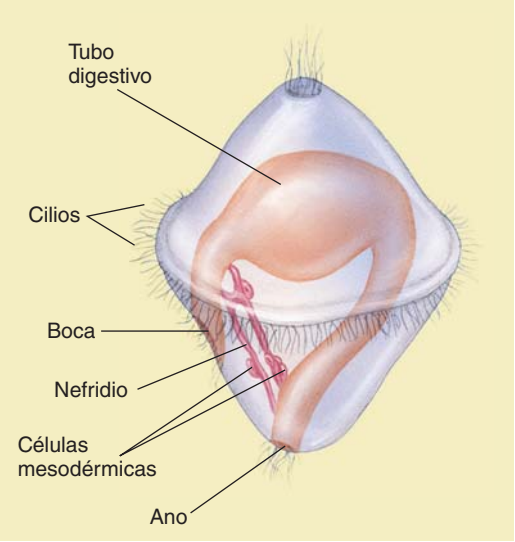


FIGURA 31-14 Larva trocófora

La primera etapa larvaria de un molusco marino, la larva trocófora, también es característica de los anélidos. Justo arriba de la boca una banda de células ciliadas funciona como órgano natatorio y, en algunas especies, recolecta partículas alimenticias suspendidas.

Los quitones podrían ser semejantes a los moluscos ancestrales

Los **poliplacóforos** (que significa "muchas placas") son quitones, animales marinos con cuerpos aplanados (vea la figura 31-13a). Su característica más distintiva es una concha compuesta de ocho placas separadas pero que traslapan dorsalmente. La cabeza es reducida y no tienen ojos o tentáculos.

El quitón habita zonas rocosas entre mareas, y usa su ancho pie plano para moverse y sostenerse firmemente de las rocas. Al presionar su manto contra el sustrato y levantar el borde interno del manto, el quitón puede producir un vacío parcial. La succión resultante permite al animal adherirse poderosamente a su percha. Al usar su rádula para pacer, el quitón raspa algas y otros pequeños organismos de rocas y conchas.

Los gasterópodos son el grupo más grande de moluscos

Los **gasterópodos**, los caracoles, babosas, caracolas marinas, babosas de mar y sus parientes, son el grupo más grande y más diverso de moluscos (vea la figura 31-13b). De hecho, con más de 70,000 especies vivas, los gasterópodos constituyen la segunda clase más grande en el reino animal, sólo después de los insectos. La mayoría de los gasterópodos habitan aguas marinas, pero otros construyen sus hogares en aguas salobres o dulces, o en tierra. Las personas piensan que los caracoles tienen una sola concha enrollada en forma espiral donde pueden meter el cuerpo, y muchos la tienen. Sin embargo, otros gasterópodos, como las lapas, tienen conchas como capirote aplanado. Incluso otros, como las babosas de jardín y las hermosas babosas de mar conocidas como **nudibranquios**, no tienen concha en absoluto (**FIGURA 31-15**).

Muchos gasterópodos tienen una cabeza bien desarrollada con tentáculos. Dos ojos simples pueden ubicarse sobre tallos que se extienden desde la cabeza. El gasterópodo usa su ancho pie plano para arrastrarse. La mayoría de los caracoles terrestres no tienen branquias. En vez de ello, el manto está enormemente vascularizado y funciona como pulmón. Los biólogos describen a estos caracoles y babosas de jardín como **pulmonados** ("que tienen pulmón").

© Bruce Watkins/Animals Animals

FIGURA 31-15 Nudibranquio

Un nudibranquio (*Chromodoris porterae*) se alimenta sobre un tunicado bombilla (*Clavelina huntsmani*).

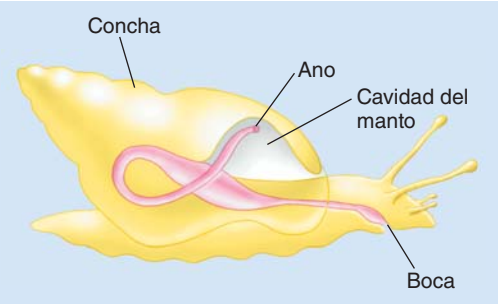


FIGURA 31-16 ***Animada*** **Torsión en un gasterópodo**
Conforme se desarrolla la larva bilateral, la masa visceral gira 180 grados en relación con la cabeza. El tubo digestivo se enrolla y el ano se reubica cerca de la boca.

La **torsión**, un giro de la masa visceral, es una característica única de los gasterópodos. Este giro no está relacionado con el enrollado de la concha. Conforme la larva bilateral se desarrolla, un lado de la masa visceral crece más rápidamente que el otro lado. Este crecimiento desigual gira la masa visceral. La masa visceral y el manto giran en forma permanente hasta 180 grados en relación con la cabeza. Como resultado, el tubo digestivo adquiere una forma parecida a U, y el ano queda arriba de la cabeza y la branquia (**FIGURA 31-16**). El crecimiento posterior es dorsal y por lo general en espiral. La torsión limita el espacio en el cuerpo, y usualmente branquia, el órgano excretor (metanefridio) y gónada están ausentes en un lado. Algunos biólogos plantean la hipótesis de que la torsión es una adaptación que protege la cabeza al permitirle entrar primero a la concha durante la retirada de depredadores potenciales. Sin torsión, el pie se retiraría primero.

La mayoría de los bivalvos son alimentadores por filtración

Los **bivalvos** incluyen almejas, ostras, mejillones, vieiras y sus parientes (vea la figura 31-13c). Por lo general, el cuerpo blando está comprimido lateralmente y está por completo encerrado en una concha de dos partes que se articula en forma dorsal y abre ventralmente (**FIGURA 31-17**). Este arreglo permite al pie con forma de hacha proyectarse ventralmente para la locomoción y para enterrarse en el fango. Las dos partes, o **valvas**, de la concha están conectadas mediante un ligamento elástico. La dilatación del ligamento abre la concha. Grandes y fuertes músculos abductores unidos a la concha permiten al animal cerrar su concha.

La aperlada capa interior de la concha bivalva está hecha de carbonato de calcio segregado en delgadas hojas por las células epiteliales del manto. Conocida como *madreperla*, este material es valorado en la elaboración de joyería y botones. Si un trozo de materia extraña cae entre la concha y el manto, las células epiteliales que cubren el manto segregan capas concéntricas de carbonato de calcio alrededor de la partícula intrusa. Muchas especies de ostras y almejas forman perlas de esta forma.

Algunos bivalvos, como las ostras, se adhieren de manera permanente al sustrato. Otros se entierran lentamente entre la roca o la madera, y buscan grietas protectoras. La broma, *Teredo*, una almeja que daña los pilotes de los muelles y otras instalaciones marinas, sólo busca un hogar. Algunos bivalvos, como las vieiras, nadan rápidamente al batir sus dos conchas en conjunto con la contracción de un gran músculo abductor (la parte de la vieira que comen los humanos).

Almejas y ostras son alimentadores por filtración que atrapan partículas de alimento suspendidas en el agua de mar. Toman el agua a través de una extensión del manto llamada **sifón inhalante**. El agua sale mediante un **sifón exhalante**. Conforme el agua pasa sobre las branquias, el moco segregado por las branquias atrapa las partículas de alimento en el chorro de agua. Cilios mueven el alimento hacia la boca. ¡Una ostra puede filtrar más de 30 L de agua por hora! Como alimentadores por filtración, los bivalvos no tienen necesidad de rádula, y de hecho son el único grupo de moluscos que carece de esta estructura.

Los cefalópodos son depredadores activos

En contraste con la mayoría de los otros moluscos, los miembros de la clase **Cephalopoda** (que significa "pie-cabeza") son depredadores de nado rápido (vea la figura 31-13d). La boca del cefalópodo está rodeada por tentáculos, o brazos: 8 en los octópodos, 10 en los calamares, y hasta 90 en el nautilo. La gran cabeza tiene ojos bien desarrollados que forman imágenes. Aunque se forman de manera diferente, sus ojos complejos son estructuralmente similares a los ojos vertebrados y funcionan en forma muy parecida. El pulpo no tiene concha; y la concha del calamar, ubicada dentro del cuerpo, está enormemente reducida.

Nautilus tiene una concha enrollada que consiste en muchas cámaras acumuladas con el tiempo. Cada año el animal vive en la cámara más reciente y más grande de la serie. *Nautilus* segrega una mezcla de gases similar al aire hacia las otras cámaras. Al regular la cantidad de gas en las cámaras, el animal controla su profundidad en el océano.

Los tentáculos de calamares, pulpos y sepias están cubiertos con ventosas para acosar y retener a las presas. Además de una rádula, la boca tiene dos fuertes picos córneos utilizados para matar las presas y desga-

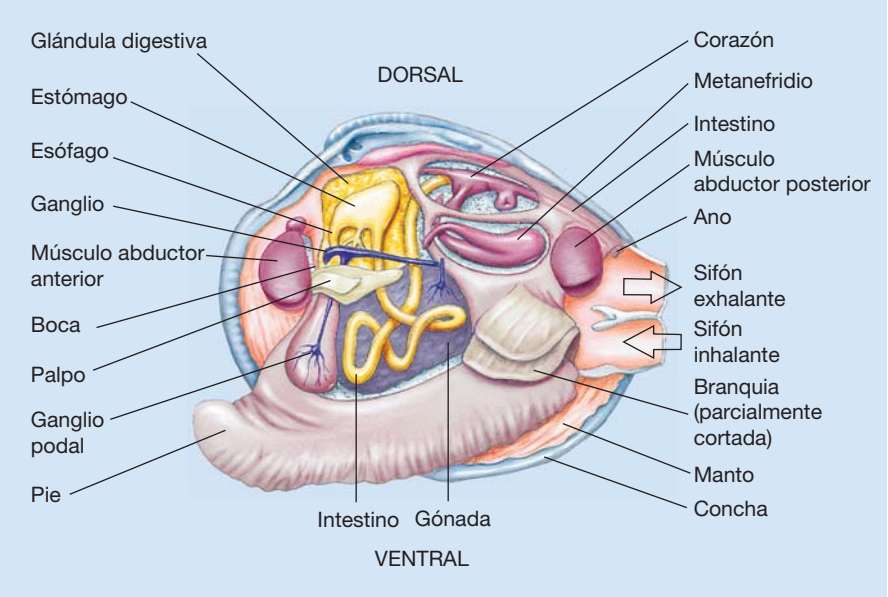


FIGURA 31-17 ***Animada*** **Anatomía interna de una almeja**
Las dos conchas de un bivalvo se articulan dorsalmente y se abren ventralmente.

rrarlas en pedazos. El grueso manto muscular está adaptado con un **sifón** con forma de embudo. Al llenar la cavidad con agua y expulsarla a través del sifón, el cefalópodo logra una fuerte propulsión a chorro. Calamares y sepias tienen cuerpos aerodinámicos adaptados para el nado eficiente.

Además de rapidez, el cefalópodo tiene otras dos adaptaciones que facilitan el escapar de sus depredadores, que incluyen ciertas ballenas y morenas. Puede confundir al enemigo al cambiar rápidamente de color. Al expandir y contraer *cromatóforos*, células en la piel que contienen gránulos de pigmento, el cefalópodo puede desplegar una impresionante variedad de colores moteados. Otro mecanismo de defensa es su **saco de tinta**, que produce un grueso líquido negro que el animal libera en una nube oscura cuando se alarma. Mientras su enemigo se detiene, temporalmente cegado y confundido, el cefalópodo escapa. La tinta desactiva los receptores químicos de algunos depredadores, y los incapacita para detectar a su presa.

El pulpo se alimenta de cangrejos y otros artrópodos, a los que captura y mata con una secreción venenosa de sus glándulas salivales. Durante el día el pulpo por lo general se esconde entre las rocas; en la tarde sale a cazar alimento. Su movimiento es increíblemente fluido y proporciona pocos indicios de la considerable fuerza en sus ocho brazos.

Los pulpos pequeños sobreviven bien en acuarios y se han estudiado de manera extensa. Dado que los pulpos son relativamente inteligentes y pueden realizar asociaciones entre estímulos, los investigadores los usan como modelos para estudiar el aprendizaje y la memoria. Su comportamiento enormemente adaptable se parece más al de los vertebrados que a los patrones de comportamiento más estereotípicos observados en otros invertebrados (vea el capítulo 52).

Los anélidos son gusanos segmentados

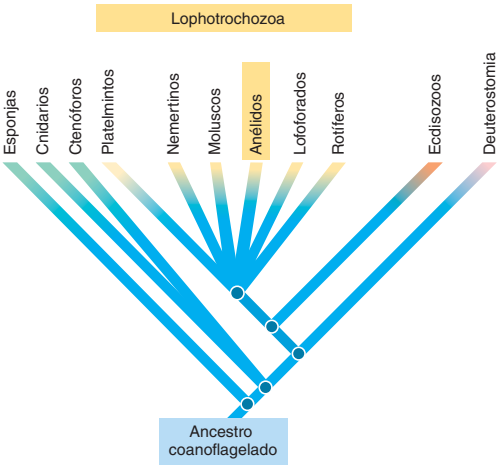
Los **anélidos** (filo **Annelida**) son gusanos segmentados con simetría bilateral y un cuerpo tubular que puede partirse en más de 100 segmentos con forma de anillo. Este filo, compuesto de casi 15,000 especies, incluye tres grupos principales: los poliquetos, un grupo de gusanos marinos y de agua dulce; las lombrices de tierra; y las sanguijuelas (**TABLA 31-4** y **FIGURA 31-18**).

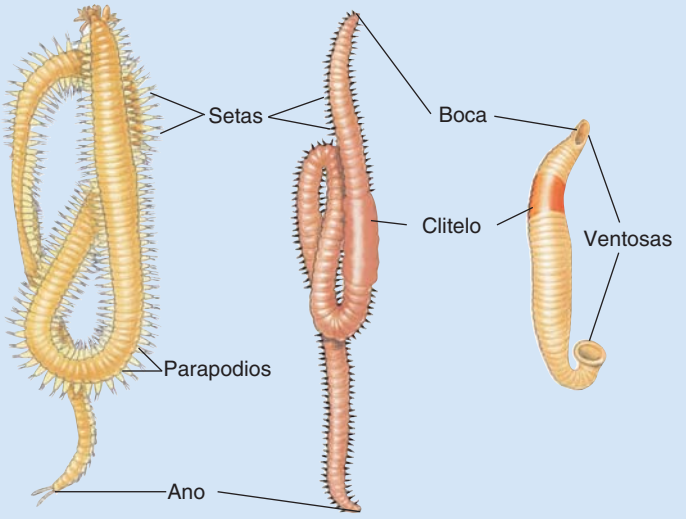
El término *Annelida* (de la palabra latina que significa "anillos pequeños") se refiere a la serie de anillos, o segmentos, que constituyen el cuerpo anélido. Tanto la pared corporal como muchos de los órganos internos son segmentados. Algunas estructuras, como el tubo digestivo y ciertos nervios, se extienden a lo largo del cuerpo y pasan a través de segmentos sucesivos. Otras estructuras, como los órganos excretores, se repiten en cada segmento. En los poliquetos y lombrices de tierra, los segmentos están separados internamente unos de otros mediante particiones transversales llamadas **septos**.

Una ventaja importante de la **segmentación** es que facilita la locomoción. El celoma se divide en segmentos, y cada segmento tiene sus propios músculos. Este arreglo permite al animal alargar una parte de su cuerpo mientras acorta otra parte. El esqueleto hidrostático del anélido es importante en el movimiento. Poliquetos y lombrices de tierra tienen estructuras parecidas a cerdas llamadas **setas**, ubicadas en cada segmento. Las setas brindan tracción conforme el gusano se mueve al

TABLA 31-4 Principales clases del filo Annelida

Clase y animales representativos	Características
Polychaeta Gusanos de arena, gusanos tubo	Principalmente marinos; cada segmento tiene un par de parapodios con muchas setas; cabeza bien desarrollada; sexos separados; larva trocófora
Oligochaeta Lombrices de tierra	Gusanos terrestres y de agua dulce; pocas setas por segmento; carecen de cabeza bien desarrollada; hermafroditas
Hirudinida Sanguijuelas	La mayoría son parásitos chupadores de sangre que habitan agua dulce; apéndices y setas ausentes; prominentes ventosas musculares





(a) Clase Polychaeta. Los poliquetos son gusanos marinos con parapodios con forma de álabe.

(b) Clase Oligochaeta. Los oligoquetos, que incluyen las lombrices de tierra, habitan agua dulce y áreas terrestres húmedas.

(c) Clase Hirudinida. Muchas sanguijuelas son parásitos que se alimentan con sangre.

FIGURA 31-18 Tres grupos principales de anélidos

alternar la contracción de sus músculos longitudinales y circulares. En las lombrices de tierra, las setas consisten principalmente en quitina.

El sistema nervioso anélido usualmente consiste en un cordón nervioso ventral y un cerebro simple que consiste en un par de ganglios. Cada segmento tiene un par de ganglios y nervios laterales. Los anélidos tienen un largo celoma bien desarrollado, un sistema circulatorio cerrado y un tubo digestivo completo de la boca al ano. La respiración es *cutánea*, esto es: a través de la piel o mediante branquias. Por lo general, en cada segmento se ubica un par de túbulos excretores, llamados **metanefridios** (descritos en el capítulo 48).

La mayoría de los poliquetos son gusanos marinos con parapodios

La mayoría de los **poliquetos** son gusanos marinos, y muchos nadan libremente en el mar. Algunos poliquetos son parte del plancton y son importantes en las cadenas alimenticias marinas. Otros se entierran en el fango cerca de la orilla o en grutas en las rocas o arrecifes de coral. Incluso otros viven en tubos que segregan o elaboran al cementar con moco trozos de concha y arena. Los gusanos tubo gigantes se encuentran en respiraderos en las profundidades del océano Pacífico (vea *Preguntas acerca de: Vida sin el Sol* en el capítulo 55).

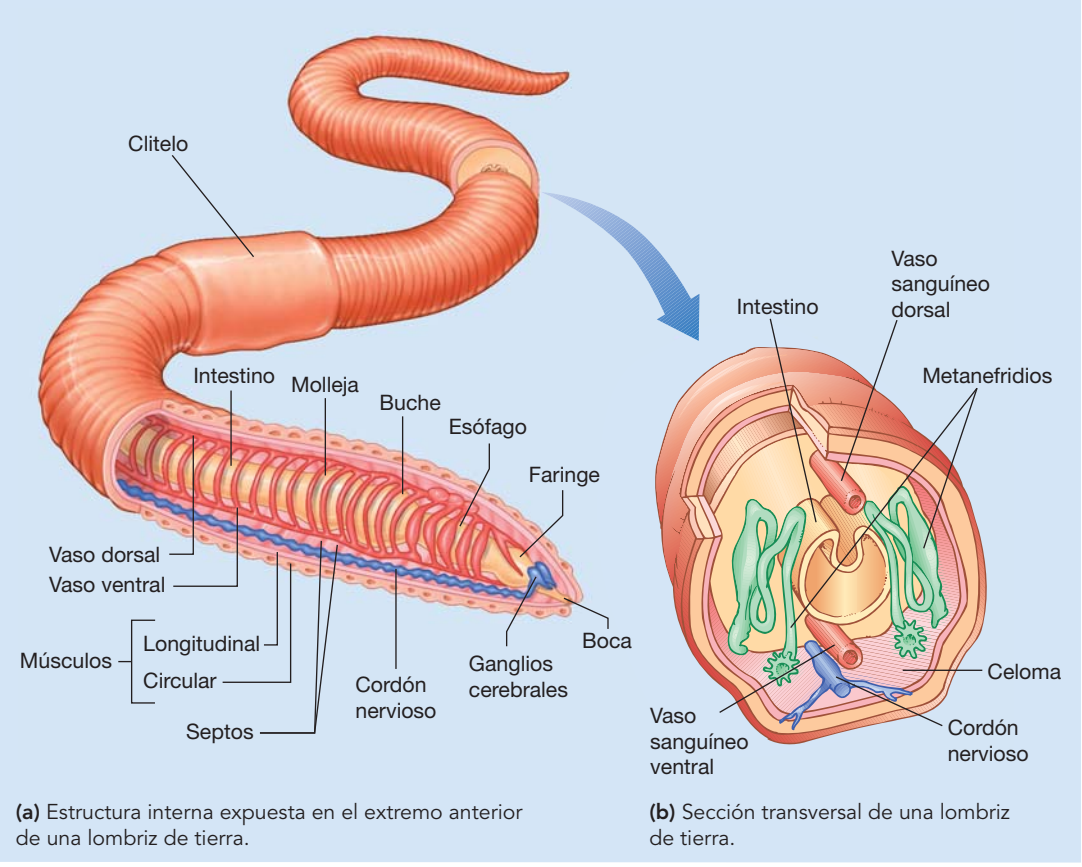
Cada segmento corporal usualmente tiene un par de apéndices con forma de álabe llamados **parapodios** que funcionan en la locomoción y en el intercambio de gases. Estas estructuras carnosas tienen muchas setas rígidas (el término *poliqueto* significa "muchas cerdas"; vea el gusano de fuego en la fotografía de apertura del capítulo). La mayoría de los poliquetos tienen una cabeza bien desarrollada con ojos y antenas. La cabeza también puede estar equipada con tentáculos y palpos (palpadores). Los poliquetos se desarrollan a partir de larvas trocóforas de nado libre similares a las de los moluscos.

En muchas especies de poliquetos evolucionaron patrones de comportamiento que aseguran la fecundación. Al responder a ciertas variaciones rítmicas, o ciclos, en el ambiente, casi todas las hembras y machos de una especie dada liberan sus gametos en el agua al mismo tiempo. Por ejemplo, más del 90% de los gusanos *Palolo* que habitan los arrecifes del Pacífico sur liberan sus óvulos y espermatozoides dentro de un período de 2 horas en una noche del año. La porción posterior del gusano *Palolo*, cargada con óvulos o espermatozoides, se desprende del resto del cuerpo. Llega a la superficie y explota, lo que libera sus gametos. Este evento de reproducción masiva ocurre en octubre o noviembre al comienzo del último cuarto lunar. Los isleños locales recolectan gran cantidad de los abundantes poliquetos, que cocinan o comen crudos.

Las lombrices de tierra mantienen el suelo fértil

Las aproximadamente 3100 especies de **oligoquetos** viven de manera casi exclusiva en agua dulce y en hábitats terrestres húmedos. Estos gusanos carecen de parapodios, tienen pocas cerdas por segmento (el término *oligoqueto* significa "pocas cerdas") y carecen de una cabeza bien desarrollada. Todos los oligoquetos son hermafroditas.

Lumbricus terrestris, la lombriz de tierra común, mide aproximadamente 20 cm de largo. Su cuerpo tiene más de 100 segmentos, separados externamente por surcos que indican la posición interna de los septos (**FIGURA 31-19**). El cuerpo de la lombriz de tierra está de algún modo protegido de la desecación mediante una delgada **cutícula**



(a) Estructura interna expuesta en el extremo anterior de una lombriz de tierra.

(b) Sección transversal de una lombriz de tierra.

FIGURA 31-19 ***Animada*** **Plan corporal de una lombriz de tierra**

transparente segregada por las células de la epidermis. El moco segregado por las células glandulares de la epidermis forma una capa protectora adicional sobre la superficie corporal. La pared corporal tiene una capa exterior de músculos circulares y una capa interior de músculos longitudinales.

Una lombriz de tierra literalmente come su camino a través del suelo. ¡Ingiere su propio peso en suelo y nutricia vegetación en descomposición cada 24 horas! Las lombrices de tierra aumentan la formación y mantenimiento del suelo fértil. Conforme avanzan, voltean y airean el suelo y lo enriquecen con desechos nitrogenados.

La lombriz de tierra procesa su comida de suelo en un sistema digestivo complejo. El alimento lo traga a través de la **faringe** muscular y pasa a través del **esófago**, que está modificado para formar un **buche** de pared delgada donde se almacena el alimento, y una **molleja** muscular de pared gruesa. En la molleja el alimento se muele mediante granos de arena consumidos junto con la comida. El resto del sistema digestivo es un largo **intestino** recto que digiere químicamente el alimento y absorbe nutrientes. Los desechos salen del intestino hacia el exterior a través del **ano**.

El eficiente sistema circulatorio cerrado consiste en dos vasos sanguíneos principales que se extienden longitudinalmente. El vaso sanguíneo dorsal, justo arriba del tubo digestivo, recolecta la sangre de los vasos en los segmentos, luego se contrae para bombear la sangre de manera anterior. En la región del esófago, cinco pares de vasos sanguíneos impulsan la sangre desde el vaso sanguíneo dorsal hacia el ventral. Ubicado justo abajo del tubo digestivo, el vaso sanguíneo ventral lleva la sangre hacia la parte posterior. Pequeños vasos se ramifican a partir de él y llevan la sangre a las diversas estructuras en cada segmento, así como hacia la pared corporal. Dentro de dichas estructuras, la sangre fluye a través de delgados capilares antes de regresar al vaso sanguíneo dorsal.

El intercambio de gases tiene lugar a través de la piel húmeda. El oxígeno se transporta mediante *hemoglobina*, un pigmento respiratorio en la sangre. El sistema excretor consiste en metanefridios pareados, repetidos en casi cada segmento del cuerpo.

El sistema nervioso consiste en un par de **ganglios cerebrales** (un cerebro simple) justo arriba de la faringe y un ganglio subfaríngeo justo abajo de la faringe. Un anillo de fibras nerviosas conecta dichos ganglios. A partir del ganglio inferior, un cordón nervioso ventral se extiende por abajo del tubo digestivo hacia el extremo posterior del cuerpo. En cada segmento, a lo largo del cordón nervioso, hay un par de ganglios fusionados. Los nervios se extienden lateralmente desde los ganglios hacia los músculos y otras estructuras de dicho segmento. Los ganglios coordinan las contracciones musculares de la pared corporal, lo que permite al gusano arrastrarse.

Como otros oligoquetos, las lombrices de tierra son hermafroditas. Durante la copulación, dos lombrices, con la cabeza en direcciones opuestas, presionan sus superficies ventrales una con otra. Dichas superficies quedan pegadas por las gruesas secreciones mucosas de cada *clitelo* de la lombriz, un engrosado anillo de epidermis. Entonces intercambian espermatozoides y se almacenan en los *receptáculos seminales* (pequeños sacos) de la otra lombriz. Pocos días después, cada clitelo segrega un capullo membranoso que contiene un fluido pegajoso. Conforme el capullo se desliza hacia adelante, los óvulos se depositan en él. Los espermatozoides se agregan conforme el capullo pasa sobre las aberturas de los receptáculos seminales. Conforme el capullo se libera por la cabeza de la lombriz, su abertura se cierra de modo que se forma una cápsula con forma de huso. Los óvulos fecundados se desarrollan hasta convertirse en diminutas lombrices dentro de esta cápsula. Este patrón reproductivo es una adaptación a la vida terrestre; el capullo protege los delicados gametos y evita que se sequen las lombrices jóvenes.

Muchas sanguijuelas son parásitos chupadores de sangre

Las sanguijuelas son miembros de un grupo llamado **Hirudinida**. La mayoría de las sanguijuelas habitan agua dulce, pero algunas viven en el mar o en áreas húmedas sobre tierra. Algunas sanguijuelas son depredadores no parásitos que capturan pequeños invertebrados como lombrices de tierra y caracoles. Sin embargo, alrededor del 75% de las especies conocidas de sanguijuelas son parásitos chupadores de sangre. Las sanguijuelas difieren de otros anélidos en que no tienen ni setas ni parapodios.

Las sanguijuelas tienen ventosas musculares en los extremos anterior y posterior de su cuerpo. La mayoría de las sanguijuelas parásitas se adhieren a un huésped vertebrado, muerden a través de la piel y succionan una cantidad de sangre, que almacenan en bolsas en el tubo digestivo. La *hirudina*, un anticoagulante segregado por glándulas en el buche, asegura a las sanguijuelas una comida completa de sangre. ¡En 31 minutos, una sanguijuela puede succionar hasta 10 veces su propio peso en sangre! Algunas sanguijuelas sólo se alimentan aproximadamente dos veces al año, porque digieren su alimento de manera lenta a lo largo de varios meses.

Las sanguijuelas se han usado desde épocas remotas para extraer sangre de áreas inflamadas por picaduras y mordeduras venenosas. Durante el siglo XIX, se usaron ampliamente para remover la "mala sangre", que se consideraba era la causa de muchas enfermedades. Las sanguijuelas se usan en la medicina moderna para remover el fluido y la sangre excesivos que se acumulan dentro de los tejidos corporales como resultado de lesiones, enfermedades o cirugía (**FIGURA 31-20**). La sanguijuela adhiere su ventosa cerca del sitio de la lesión, hace una incisión y segrega hirudina, la cual evita que la sangre coagule y disuelva los coágulos que ya existen.

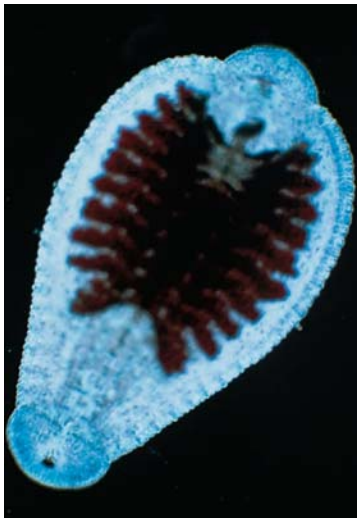
Los lofoforados se distinguen por un anillo ciliado de tentáculos

Con pocas excepciones, los **lofoforados** son animales marinos adaptados para vivir en el lecho oceánico. Estos celomados se distinguen por su **lofóforo**, un anillo de tentáculos ciliados que rodea la boca. El lofóforo es una adaptación para capturar partículas suspendidas en el agua. Los lofoforados no tienen una cabeza distintiva.

Los tres grupos de lofoforados son Brachiopoda, Phoronida y Bryozoa (también conocido como Ectoprocta). Los **braquiópodos** son animales marinos solitarios que habitan agua fría. Hasta mediados del siglo XIX, se consideraban como moluscos porque son alimentadores por suspensión que superficialmente parecen almejas y otros moluscos bivalvos. Su cuerpo está encerrado entre dos conchas y tiene un manto y cavidad del manto (**FIGURA 31-21a**). Sin embargo, difieren de los moluscos bivalvos en que las conchas son dorsal y ventral en lugar de laterales; cada concha es simétrica en torno a la línea media, y las dos válvulas de concha usualmente son de tamaños distintos.

Los braquiópodos se adhieren al sustrato mediante un largo pedúnculo. La acción de los cilios sobre el lofóforo lleva agua con alimento suspendido hacia la concha ligeramente abierta. Aunque ahora sólo hay alrededor de 325 especies vivientes, los braquiópodos fueron abundantes y se diversificaron durante la era Paleozoica. Los paleobiólogos han descrito más o menos 12,000 especies fósiles.

Solamente se conocen alrededor de 20 especies vivas de **foronídeos**. Se trata de animales sésiles parecidos a gusanos que se encuentran en sedimentos marinos costeros. Los foronídeos adultos segregan tubos de quitina en los que viven (**FIGURA 31-21b**). Extienden sus lofóforos desde sus tubos para alimentarse. Los foronídeos varían en longitud de



T. E. Adams/Visuals Unlimited

St. Bartholomew's Hospital/Science Photo Library/Photo Researchers, Inc.

(a) MO de una sanguijuela chupadora de sangre (*Helobdella stagnalis*) que se alimenta de mamíferos. El tubo digestivo (*área oscura*) de su cuerpo hinchado está lleno con sangre sin digerir.

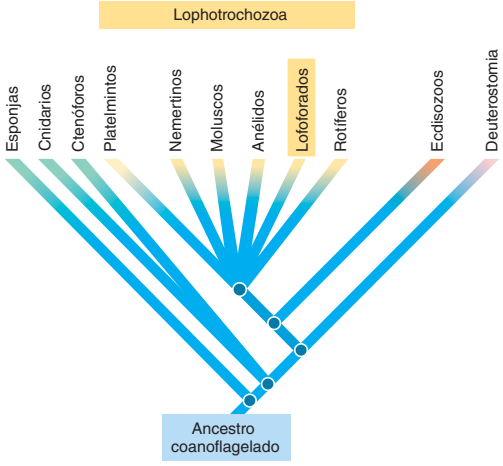
(b) Las sanguijuelas medicinales (*Hirudo medicinalis*) se usan aquí para tratar un hematoma, una acumulación de sangre dentro de los tejidos que resultan de lesiones o enfermedades.

FIGURA 31-20 Sanguijuelas

2 cm a más de 20 cm, pero miden sólo de 1 a 3 mm de diámetro.

Los **briozoos**, también conocidos como *ectoproctos* o "animales musgo", son animales acuáticos microscópicos. Forman colonias sésiles mediante gemación asexual (**FIGURA 31-21c**). Cada colonia puede consistir en millones de individuos y puede extenderse en longitud hasta cerca de 31 cm. Las colonias generalmente parecen plantas, pero algunas tienen apariencia de coral. Se conocen aproximadamente 4500 especies vivientes.

Los biólogos todavía debaten la posición evolutiva de los lofoforados. Tradicionalmente se consideraban un grupo monofilético y un grupo hermano de los deuteróstomos, con base en ciertas semejanzas estructurales. Sin embargo, estos grupos lofoforados también tienen varias características morfológicas que sugieren una relación con los lofotrocozoos. Aunque su filogenia todavía se debate, con base en datos moleculares (secuencias de nucleótido ADNr 18S), los filos lofoforados actualmente se clasifican como Lophotrochozoa.



Andrew J. Martinez/Photo Researchers, Inc.

(a) Braquiópodos. Como otros braquiópodos, estos *Terebratulina septentrionalis* superficialmente parecen almejas.

Stan Elems/Visuals Unlimited

(b) Foronídeos. Un solo lofóforo de un foronídeo (*Phoronopsis viridis*). Este animal mide aproximadamente 20 cm de largo, pero sólo 1-3 mm de diámetro.

M. I. Walker/Photo Researchers, Inc.

(c) Briozoos. Como muchos briozoos, esta especie de agua dulce (*Cristatella mucedo*) forma colonias mediante gemación asexual.

FIGURA 31-21 Lofoforados representativos

Los rotíferos tienen una corona de cilios

Los **rotíferos** (filo **Rotífera**), o "animales rueda", están entre los invertebrados menos familiares. Aunque no más grandes que muchos protozoos, estos microscópicos animales acuáticos son multicelulares. La mayoría de las 2000 especies descritas habitan agua dulce, pero algunas viven en ambientes marinos o suelo húmedo. Los rotíferos son importantes para reciclar nutrientes en ecosistemas acuáticos. Los rotíferos no tienen un celoma verdadero y anteriormente se clasificaban como pseudocelomados. Evidencia actual sugiere que los rotíferos evolucionaron a partir de animales con un celoma verdadero y se les clasifica como lofotrocozoos.

Los rotíferos tienen una característica corona de cilios en su extremo anterior. Los cilios baten rápidamente durante el nado y la alimentación, lo que les da la apariencia de una rueda que gira (**FIGURA 31-22**). Los rotíferos se alimentan de pequeños organismos suspendidos en las corrientes de agua que llevan a la boca con los cilios. Un órgano muscular posterior a la boca muele el alimento. El tubo digestivo completo termina en un ano a través del cual se eliminan los desechos.

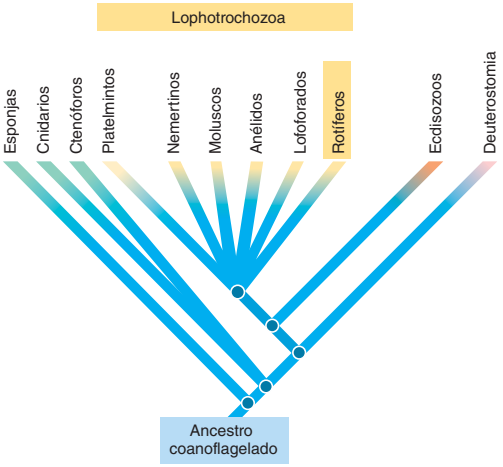
Los rotíferos tienen un sistema nervioso con un "cerebro" y órganos sensoriales, incluidas manchas oculares. Protonefridios con células flamígeras remueven el exceso de agua del cuerpo y también pueden excretar desechos metabólicos.

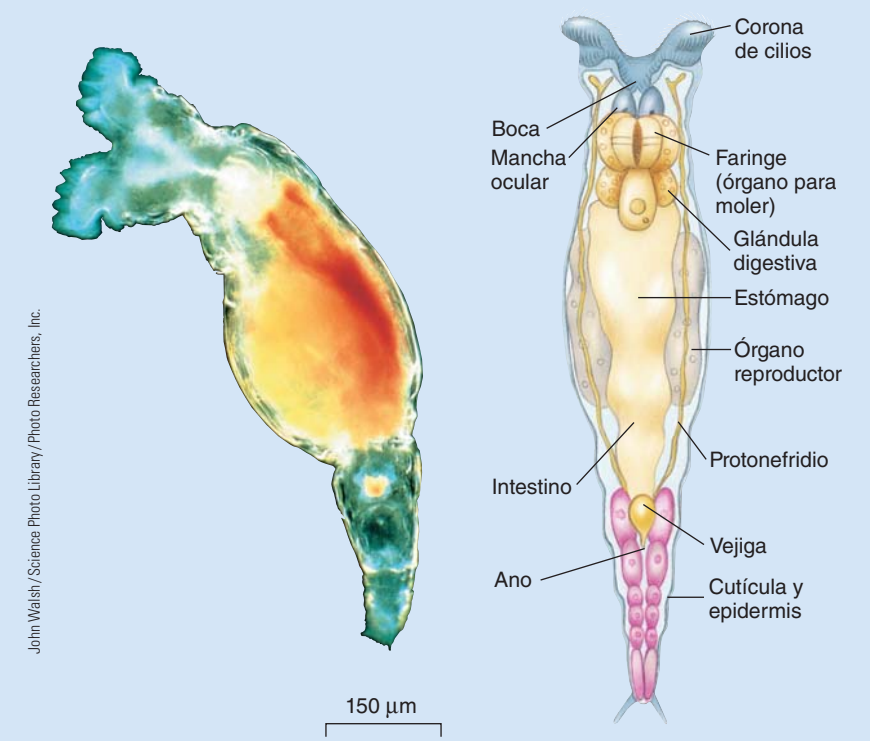
Los biólogos descubrieron que los rotíferos, como algunos otros animales con pseudoceloma, son "constantes en células". Cada miembro de una especie dada tiene exactamente el mismo número de células. De hecho, cada parte del cuerpo tiene un número precisamente fijo de células ordenadas en un patrón característico. La división celular no tiene lugar después del desarrollo embrionario, y no puede inducirse la mitosis. El crecimiento resulta de un aumento en tamaño celular. ¿Usted cree que los rotíferos podrían desarrollar cáncer? Uno de los problemas de investigación más desafiantes de la época actual es descubrir la diferencia entre tales células que no se dividen y las células que se dividen de otros animales.

Otra interesante característica de los rotíferos es su capacidad para sobrevivir condiciones muy secas y temperaturas extremas. Estos interesantes animales pueden permanecer en un estado latente durante meses o años. Cuando las condiciones se vuelven favorables, se recuperan y nuevamente se vuelven activos.

Repaso

- ¿Cuáles son algunas ventajas de (a) la simetría bilateral, (b) la cefalización y (c) un celoma?
- ¿Sobre qué bases los biólogos clasificaron los nemertinos como lofotrocozoos?
- ¿Cómo difiere el estilo de vida de un gasterópodo del de un cefalópodo? Identifique adaptaciones que hayan evolucionado en cada uno para su estilo de vida particular.
- ¿Cuáles son dos características distintivas de cada uno de los siguientes: (1) gusanos planos, (2) moluscos y (3) anélidos?





(a) MO de un rotífero antártico (*Philodina gregaria*) que sobrevive el invierno mediante la formación de un quiste. Se reproduce en grandes cantidades, y en ocasiones colorea el agua de rojo.

(b) Sección longitudinal que muestra la anatomía rotífera. El movimiento de sus cilios lleva partículas de alimento, como algas, hacia la boca.

FIGURA 31-22 Rotíferos (animales rueda)

31.3 LOS ECDYSOZOA

OBJETIVOS DE APRENDIZAJE

9 Resumir lo que se sabe acerca de la filogenia de los ecdisozoos.

10 Describir las características distintivas de los nemátodos e identificar cuatro nemátodos parásitos.

11 Describir seis características clave de los artrópodos, resumir la filogenia propuesta para los artrópodos y distinguir entre subfilos y clases de artrópodos; proporcionar ejemplos de animales que pertenezcan a cada grupo.

12 Identificar las adaptaciones que hayan contribuido al éxito biológico de los insectos.

Los **Ecdysozoa** incluyen nemátodos (gusanos redondos) y artrópodos, animales caracterizados por una cutícula, una cubierta corporal no celular segregada por la epidermis. El nombre *Ecdysozoa* se refiere al proceso de **ecdisis**, o **muda**, característico de los animales de este grupo. Durante la ecdisis, un animal se desprende de su cubierta exterior (por ejemplo, cutícula, exoesqueleto, piel), que luego se sustituye por el crecimiento de una nueva. La validez taxonómica de los Ecdysozoa está apoyada por muchos tipos de datos, incluidos datos moleculares.

Los gusanos redondos son de gran importancia ecológica

Los **nemátodos** (filo **Nematoda**), o **gusanos redondos**, tienen papeles ecológicos clave como descomponedores y depredadores de organismos más pequeños. Muchos nemátodos de suelo comen bacterias. Los nemátodos son numerosos y ampliamente distribuidos en el suelo y en sedimentos marinos y de agua dulce. Se han descrito alrededor de 80,000 especies, y quedan muchos más por descubrir. Los nemátodos rivalizan con los insectos en número de individuos. Una palada de tierra puede contener miles de estos gusanos básicamente microscópicos, que se arrastran de un lado a otro enrollándose y desenrollándose. Mayor comprensión de la diversidad y ecología de los nemátodos del suelo contribuirá a resolver algunos importantes problemas agrícolas. *Caenorhabditis elegans*, un nemátodo de suelo de vida libre, es un importante organismo de investigación modelo para los biólogos que estudian el control genético del desarrollo (vea el capítulo 17).

El cuerpo de los nemátodos, alargado, cilíndrico y con forma de hilo, es puntiagudo en ambos extremos y está cubierto con una gruesa cutícula flexible (**FIGURA 31-23**). Segregada por la epidermis subyacente, la gruesa cutícula brinda al nemátodo su forma corporal y le ofrece cierta protección. La epidermis es rara en cuanto a que no consiste en células distintas.

Los nemátodos tienen un pseudoceloma lleno de fluido que funciona como esqueleto hidrostático. Transmite la fuerza de la contracción muscular al fluido encerrado. El movimiento del fluido en el pseudoceloma también es importante en el transporte y distribución de nutrientes. Como los gusanos cinta, los nemátodos presentan simetría bilateral, un tubo digestivo completo, tres capas de tejido definidas, y sistemas orgánicos definidos; sin embargo, carecen de estructuras circulatorias específicas. Por lo general, los sexos están separados, y el macho por lo común es más pequeño que la hembra.

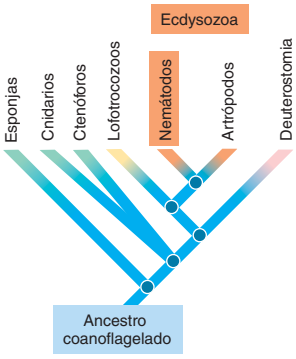
Tradicionalmente, los biólogos clasificaron los nemátodos como un solo filo con base en el pseoduceloma, estructura corporal con forma de gusano, y otras características como la ausencia de una cabeza bien definida. Sin embargo, la evidencia molecular sugiere que los nemátodos no son un grupo monofilético y que evolucionaron a partir de animales más complejos mediante una simplificación del plan corporal. Como los artrópodos y otros ecdisozoos, el nemátodo se desprende periódicamente de su cutícula. En la actualidad, los sistemáticos clasifican a los nemátodos en los Ecdysozoa (vea la figura 30-7).

Aunque la mayoría de los nemátodos son de vida libre, otros son importantes parásitos en plantas y animales. Más de 50 especies de gusanos redondos son parásitos humanos, incluidos *Ascaris*, anquilostomas, oxiuros y triquinas. El parásito intestinal común ***Ascaris*** pasa su vida adulta en el intestino humano, donde ingiere parcialmente comida digerida (**FIGURA 31-24**). *Ascaris* es un gusano blanco de aproximadamente 25 cm de largo. Como la mayoría de los parásitos, tiene notables adaptaciones reproductoras que garantizan la supervivencia de su especie. ¡Una hembra madura puede producir hasta 200,000 huevos por día!

Los **anquilostomas** se adhieren al recubrimiento del intestino y succionan sangre, lo que potencialmente causa severo daño tisular y pérdida de sangre. Los **oxiuros** son los gusanos más comunes que se encuentran en los niños. Los diminutos huevecillos de oxiuro con frecuencia se ingieren al comer con las manos contaminadas con ellos. La **triquina** vive dentro de varios animales, incluidos cerdos, ratas y osos. Por lo general, los humanos se infectan al comer carne infectada mal cocida. Las larvas enquistan en músculos esqueléticos.

Los artrópodos se caracterizan por apéndices articulados y un exoesqueleto de quitina

Los **artrópodos** (filo **Arthropoda**) son el grupo de animales de mayor éxito biológico. ¡Más de 80% de todos los animales conocidos son artrópodos! Son más diversos y viven en un mayor rango de hábitats que



T. E. Adams/Visuals Unlimited

FIGURA 31-23 MO de un nemátodo de vida libre
Este nemátodo acuático no identificado se muestra entre la cianobacteria *Oscillatoria*, de la que se alimenta.

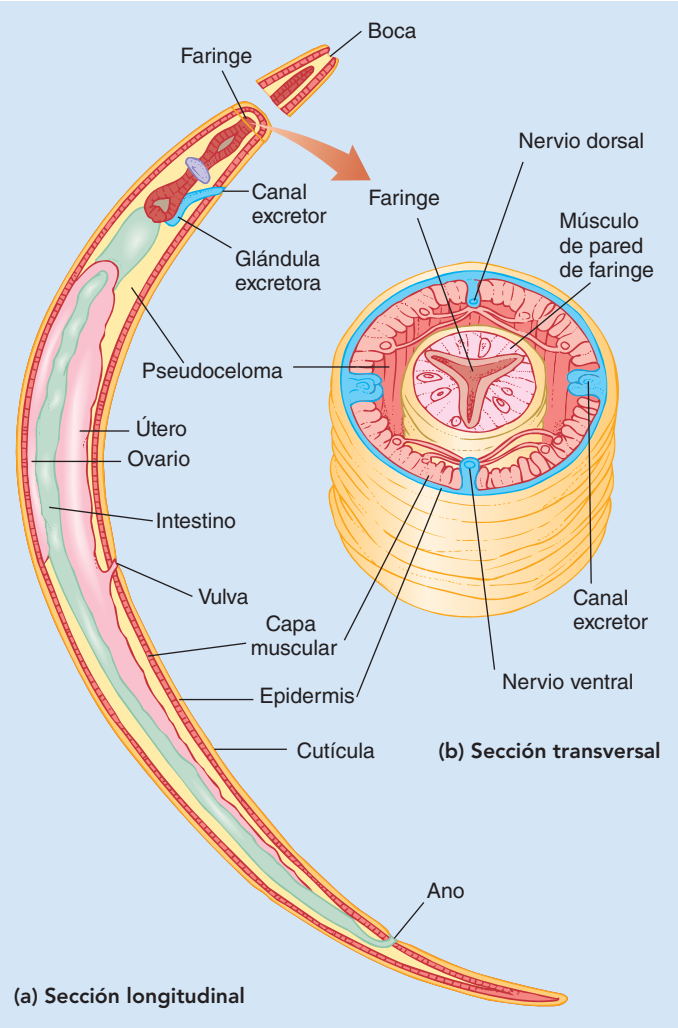


FIGURA 31-24 ***Animada*** **El gusano redondo *Ascaris***

(a) Observe el tubo digestivo completo que se extiende desde la boca hasta el ano. **(b)** Esta sección transversal a través de *Ascaris* muestra el plan corporal de "tubo dentro de un tubo". La cutícula protectora que cubre el cuerpo ayuda al animal a resistir la deshidratación.

los miembros de cualquier otro filo animal. Se han descrito más de un millón de especies y los biólogos predicen que se identificarán millones más. Las siguientes adaptaciones contribuyeron enormemente a su éxito:

1. El cuerpo artrópodo, como el del anélido, está segmentado. La *segmentación* es importante desde una perspectiva evolutiva porque brinda la oportunidad de especialización de regiones corporales. En los artrópodos, los grupos de segmentos están especializados para realizar funciones particulares. Los segmentos difieren en forma, músculos o los apéndices que tienen.
2. Un **exoesqueleto** duro, compuesto de quitina y proteína, cubre todo el cuerpo y los apéndices. El exoesqueleto sirve como armadura que protege contra los depredadores y ayuda a evitar pérdida excesiva de humedad. También sostiene los tejidos blandos subyacentes. Los artrópodos se mueven de manera eficaz debido a que distintos músculos se unen a la superficie interior del exoesqueleto y operan las articulaciones del cuerpo y los apéndices.

   Una desventaja del exoesqueleto es que no es viviente, y el artrópodo periódicamente crece más que él. Recuerde que *muda* es el proceso de desprenderse de un exoesqueleto antiguo, que entonces es sustituido por uno más grande. El exoesqueleto desprendido representa una pérdida metabólica neta, y la muda también deja al artrópodo temporalmente vulnerable ante los depredadores.
3. **Apéndices articulados pareados**, de donde este grupo recibe su nombre (*artrópodo* significa "pie articulado"), están modificados para muchas funciones. Sirven como aletas para nadar, patas para caminar, piezas bucales para capturar y manipular alimento, estructuras sensoriales, u órganos para transferir esperma.
4. El sistema nervioso, que recuerda al de los anélidos, consiste en un "cerebro" (ganglios cerebrales) y cordón nervioso ventral con ganglios. En algunos artrópodos pueden fusionarse ganglios sucesivos. Los artrópodos tienen varios órganos sensoriales muy efectivos. Muchos tienen órganos de audición y **antenas** para los sentidos del gusto y el tacto. La mayoría de los insectos y muchos crustáceos tienen **ojos compuestos** integrados con muchas unidades sensibles a la luz llamadas **omatidios** (vea la figura 43-17). El ojo compuesto puede formar una imagen y está especialmente adaptado para detectar movimiento.

Los artrópodos tienen un *sistema circulatorio abierto*. Un corazón tubular dorsal bombea **hemolinfa** en una arteria dorsal, que puede ramificarse en arterias más pequeñas. A partir de las arterias, la hemolinfa fluye hacia espacios grandes que colectivamente constituyen el hemocele. A la larga, la hemolinfa reingresa al corazón a través de aberturas (*ostiolos*) en sus paredes.

El exoesqueleto presenta una barrera a la difusión de oxígeno y dióxido de carbono a través de la pared corporal, lo que necesitó la evolución de sistemas respiratorios especializados para el intercambio de gases. La mayoría de los artrópodos acuáticos tienen branquias que funcionan en el intercambio de gases, mientras que muchas formas terrestres tienen un sistema interno de tubos de aire ramificados llamados **tráqueas**, o **tubos traqueales** (vea la figura 46-1b). Otros artrópodos terrestres tienen **pulmones en forma de libro** formando unas placas (vea la figura 46-1d).

El sistema digestivo artrópodo es un tubo similar al de la lombriz de tierra. Las estructuras excretoras varían un poco entre grupos. El celoma es pequeño y lleno sobre todo por los órganos del sistema reproductor.

La evolución y clasificación de los artrópodos es controversial

Dos grupos de animales que se consideran están cercanamente emparentados con los artrópodos son los onicóforos y los tardígrados (**FIGURA 31-25**). Estos tres grupos constituyen el clado **Panarthropoda**. Como los artrópodos, onicóforos y tardígrados tienen una cutícula gruesa y deben mudar para poder crecer. El cuerpo está segmentado en los tres grupos, y todos tienen patas y garras, y un sistema nervioso ventral. Los panartrópodos tienen sistema circulatorio abierto, y el celoma está reducido a un hemocele.

Los **onicóforos** parecidos a orugas, conocidos como gusanos aterciopelados, probablemente se ramificaron temprano de la línea artrópoda. Tienen apéndices pareados, pero no están articulados. Como en los artrópodos, sus mandíbulas derivan de apéndices. Algunos biólogos colocan a los **tardígrados**, conocidos como "osos de agua", como el taxón hermano de los artrópodos. Estos diminutos animales (usualmente con menos de 1 mm de largo) tienen patas con garras, cortas y sin articular (vea la figura 2-12).

Se han identificado fósiles de artrópodos que datan del eón Proterozoico. Temprano en su historia evolutiva, hace más de 540 millo-

Dr. Morley Read/Photo Researchers, Inc.

(a) Onicóforos. Observe el cuerpo blando segmentado y la serie de patas sin articular. Los onicóforos vivientes habitan bosques húmedos, pero muchas especies extintas habitaban el océano.

Andrew Syred/Photo Researchers, Inc.

(b) Tardígrados. Conocidos comúnmente como osos de agua, los tardígrados por lo general viven en hábitats húmedos, como delgadas películas de agua sobre musgos. La mayoría mide menos de 1 mm de largo.

FIGURA 31-25 Onicóforos y tardígrados
Estos animales se consideran parientes cercanos de los artrópodos.

nes de años (ma), los artrópodos divergieron en varios grupos. Los artrópodos evolucionaron rápidamente durante la radiación cámbrica, como evidencian muchos fósiles diversos en Burgess Shale y otros sitios antiguos.

Se estudian cinco grupos principales de artrópodos, con base en datos moleculares y otros datos emergentes: los extintos trilobites, y los vivientes Myriapoda, Chelicerata, Crustacea y Hexapoda (**TABLA 31-5**). Algunos sistemáticos consideran cada uno de estos grupos como un filo; otros los ven como subfilos o clases. En esta edición estos grupos se clasifican como subfilos del filo Arthropoda. Sin embargo, conforme estudie las siguientes lecciones, tenga en mente que la sistemática artrópoda es una obra en construcción. Tanto la relación de los artrópodos con otros protóstomos como las relaciones entre artrópodos sigue siendo tema de acalorados debates.

Los trilobites fueron artrópodos primitivos

Entre los primeros artrópodos en evolucionar, los **trilobites** habitaban mares paleozoicos poco profundos hace más de 500 ma. Estos artrópodos, que se extinguieron hace aproximadamente 250 millones de años, vivieron en el fondo del mar y filtraban el fango para obtener alimento. La mayoría variaba de 3 a 10 cm, pero algunos alcanzaron casi 1 m de largo.

Cubiertos por un duro exoesqueleto segmentado, el cuerpo trilobite era un óvalo aplanado dividido en tres partes: una cabeza anterior que tenía un par de antenas y un par de ojos compuestos; un tórax; y un abdomen posterior (**FIGURA 31-26**). En ángulo recto con estas divisiones, dos surcos dorsales se extendían a lo largo del animal, y dividían el cuerpo en un lóbulo medio y dos lóbulos laterales. (El nombre *trilobite* deriva de esta división del cuerpo en tres partes longitudinales). Cada segmento tenía un par de **apéndices birrámeos** segmentados, apéndices con dos ramas articuladas que se extienden desde su base. En los trilobites, cada apéndice consistía en una pata interior para caminar y una rama exterior con branquias.

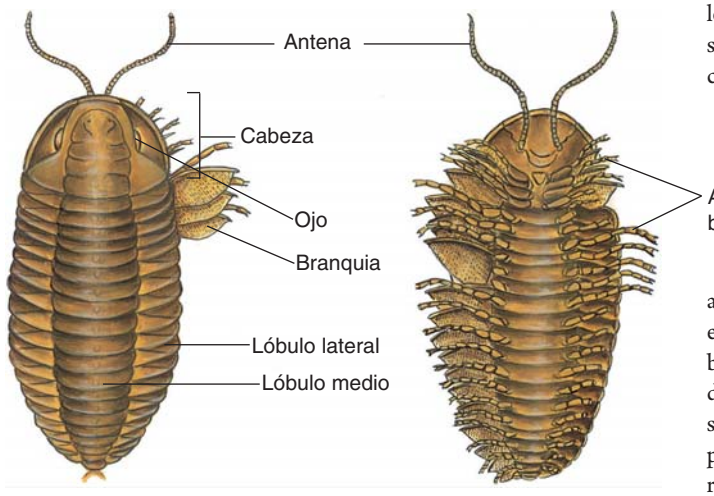
TABLA 31-5 Subfilos artrópodos existentes

Subfilo y clases seleccionadas	Divisiones corporales	Apéndices: antenas, partes bucales	Apéndices: patas	Intercambio de gases	Desarrollo	Hábitat principal
Myriapoda Clase Chilopoda (ciempiés) Clase Diplopoda (miriápodos)	Cabeza con cuerpo segmentado	Unirrámeas. Antenas: un par. Partes bucales: mandíbulas, maxillae	Quilópodos: un par/segmento. Diplópodos: por lo general dos pares/segmentos	Tráqueas	Directo	Terrestre
Chelicerata Clase Merostoma (cangrejos herradura) Clase Arachnida (arañas, escorpiones, garrapatas, ácaros)	Cefalotórax y abdomen	Unirrámeas. Antenas: ninguna Partes bucales: quelíceros, pedipalpos	Merostomados: cuatro pares de patas para caminar. Arácnidos: cuatro pares en el cefalotórax	Merostomados: branquias Arácnidos: pulmones en libro sobre tráqueas.	Directo, excepto ácaros y garrapatas	Merostomados: marino Arácnidos: principalmente terrestre
Crustacea Clase Malacostraca (langostas, cangrejos, camarón, isópodos) Clase Cirripedia* (percebes) Clase Copepoda* (copépodos)	Cabeza, tórax y abdomen	Birrámeas. Antenas: dos pares. Partes bucales: mandíbulas, dos pares de maxilares (para manipular alimento)	Por lo general un par/segmento	Branquias	Por lo general etapas larvarias (larva nauplio)	Marino o agua dulce; algunos son terrestres
Hexapoda Clase Insecta (abejas, hormigas, saltamontes, cucarachas, moscas, escarabajos)	Cabeza, tórax y abdomen	Unirrámeas Antenas: un par. Partes bucales: mandíbulas, maxilares	Tres pares en tórax	Tráqueas	Por lo general, etapas larvarias; la mayoría con metamorfosis completa	Principalmente terrestres

*Algunos sistemáticos incluyen ahora Cirripedia y Copepoda como órdenes bajo la clase Maxillopoda.

William E. Ferguson

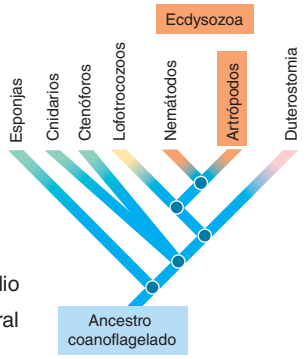
(a) Trilobites fósiles. Estos artrópodos extintos (*Phacops rana*) medían aproximadamente 3 cm de largo. Observe los grandes ojos bien desarrollados visibles en cualquiera de los lados de la región cefálica.



(b) Vista dorsal de un trilobite. **(c)** Vista ventral.

FIGURA 31-26 Trilobites

Los biólogos consideran a estos artrópodos marinos extintos como los miembros más primitivos del filo Arthropoda. Los trilobites proliferaron en el océano durante la era Paleozoica.



El subfilo Myriapoda incluye ciempiés y miriápodos

Los miembros del subfilo **Myriapoda** se caracterizan por apéndices no ramificados llamados **apéndices unirrámeos**, mandíbulas con forma de pinza y un solo par de antenas. Los ciempiés (clase **Chilopoda**) y los miriápodos (clase **Diplopoda**) son terrestres y por lo general se encuentran bajo piedras o madera en el suelo tanto en regiones templadas como tropicales. Ciempiés y miriápodos tienen una cabeza y un tronco alargado con muchos segmentos, cada uno con patas unirrámeas (**FIGURA 31-27**).

Los ciempiés tienen un par de patas en cada segmento detrás de la cabeza. La mayoría de los ciempiés no tienen suficientes patas para merecer su nombre; por lo general, tienen aproximadamente 30, aunque algunas especies tienen 100 o más. Puesto que los ciempiés tienen patas largas, pueden correr rápidamente. Los ciempiés son carnívoros y se alimentan de otros animales, sobre todo insectos. Los ciempiés más grandes comen serpientes, ratones y ranas. Con sus tenazas ponzoñosas ubicadas justo detrás de la cabeza, en el primer segmento del tronco, los ciempiés capturan y matan a sus presas.

Los miriápodos ("mil pies") tienen dos pares de patas en la mayoría de los segmentos corporales. Los diplópodos no son tan ágiles como los quilópodos, y la mayoría de las especies pueden solamente arrastrarse lentamente sobre el terreno. Sin embargo, pueden forzar poderosamente su camino a través de tierra y madera podrida. Los miriápodos por lo común son herbívoros y se alimentan con vegetación viva y muerta.

Los quelicerados no tienen antenas

El subfilo **Chelicerata** incluye los merostomados (cangrejos herradura) y los arácnidos. El cuerpo quelicerado consiste en un *cefalotórax* (cabeza y tórax fusionados) y un abdomen. Los quelicerados son los únicos artrópodos sin antenas. No tienen mandíbulas para masticar. En vez de ello, los primeros apéndices, ubicados inmediatamente anteriores a la boca, son un par de **quelíceros**, apéndices para alimentación con forma de colmillos. La mayoría de los quelicerados succionan alimento fluido de sus presas. Los segundos apéndices son los **pedipalpos**. Quelíceros y pedipalpos están modificados para realizar diferentes funciones en varios grupos, incluidos manipulación de alimento, locomoción, defensa y copulación. Los cuatro pares de patas en el cefalotórax están especializados para caminar.

Casi todos los **merostomados** están extintos. Sólo sobreviven los cangrejos herradura, esencialmente sin cambios durante más de 350 millones de años. *Limulus polyphemus*, la especie común a lo largo de la costa atlántica de América del Norte, tiene forma de herradura (**FIGURA 31-28a**). Su larga cola con forma de púa la usa para locomoción, no para defensa o ataque. Los cangrejos herradura se alimentan en la noche, y capturan moluscos, gusanos y otros invertebrados que encuentran en el lecho marino arenoso.

Los **arácnidos** incluyen arañas, escorpiones, garrapatas, murgaños y ácaros (**FIGURAS 31-28b** y **c**). La mayoría de las aproximadamente 80,000 especies nombradas son carnívoras y depredan insectos y otros pequeños artrópodos. Los arácnidos tienen seis pares de apéndices articulados. En las arañas, los primeros apéndices, los quelíceros, se usan para penetrar a la presa; algunas especies usan los quelíceros para inyectar veneno a sus presas. Las arañas usan el segundo par de apéndices, los pedipalpos, para sostener y masticar el alimento. Muchas especies de arácnidos tienen pedipalpos modificados como órganos sensoriales para saborear alimentos o para reproducción (para transferencia de

© Mousedeer/Dreamstime

(a) Ciempiés (*Lithobius*), un miembro de la clase Chilopoda. Los ciempiés tienen un par de apéndices unirrámeos por segmento.

John R. MacGregor/Peter Arnold, Inc.

(b) Milpiés (*Diplopoda pachydesmus*), un miembro de la clase Diplopoda. Los milpiés tienen dos pares de apéndices unirrámeos por segmento.

FIGURA 31-27 Miriápodos

espermatozoides y exhibiciones de cortejo). Los escorpiones usan sus pedipalpos muy largos como tenazas para capturar presas. Los quelicerados usan los restantes cuatro pares de apéndices para caminar.

Por lo general, las arañas tienen ocho ojos ordenados en dos hileras de cuatro cada una a lo largo del borde dorsal anterior del cefalotórax. Los ojos detectan movimiento, localizan objetos y en algunas especies forman una imagen relativamente clara.

El intercambio de gases en los arácnidos tiene lugar o por tubos traqueales, pulmones en forma de libro o ambos. Un *pulmón en forma de libro* consiste en 15 a 20 placas paralelas (como páginas de un libro) que contienen pequeños vasos sanguíneos. El aire entra al cuerpo a través de rendijas abdominales y circula entre las placas. Conforme el aire pasa sobre los vasos sanguíneos en las placas, el oxígeno se difunde hacia la sangre y el dióxido de carbono se difunde fuera de la sangre hacia el aire. Hasta cuatro pares de pulmones en libro brindan una amplia área superficial para el intercambio de gases.

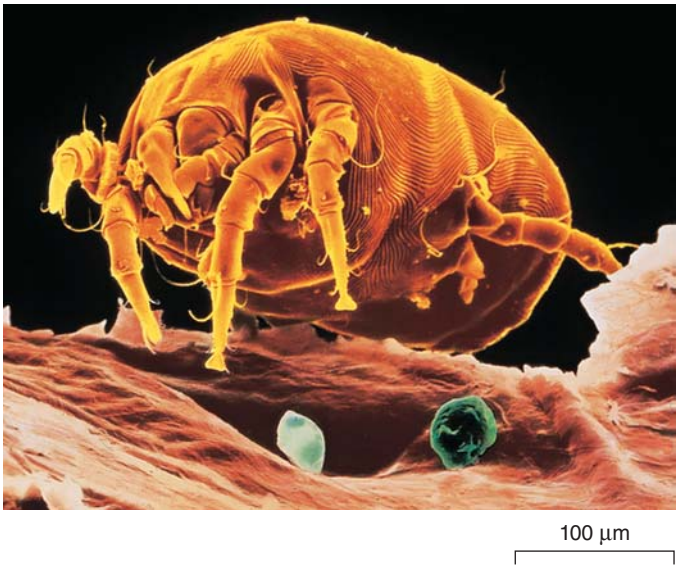
Las arañas tienen glándulas únicas en su abdomen que segregan seda, una proteína elástica que se hila en fibras mediante órganos llama-

Milton H. Tierney Jr./Visuals Unlimited

(a) Cangrejos herradura. Los únicos merostomados vivientes son algunas especies cercanamente emparentadas de cangrejos herradura. Estacionalmente, los cangrejos herradura regresan a las playas para aparearse. En esta fotografía, machos de *Limulus polyphemus* compiten por una hembra.

Steve Maslowski/Visuals Unlimited

(b) Hembra de araña viuda negra (*Latrodectus mactans*) descansa sobre su red. El veneno de la araña viuda negra es una neurotoxina.



K. H. Kjeldsen/Science Photo Library/Photo Researchers, Inc.

(c) El ácaro de polvo doméstico *Dermatophagoides*. Este ácaro, habitante común de las casas, está asociado con las alergias al polvo doméstico (MEB en falso color).

FIGURA 31-28 Quelicerados ▶

dos *hileras*. La seda es líquida cuando sale de las hileras pero se endurece después de que deja el cuerpo. Las arañas usan seda para construir nidos, para encapsular sus huevos en un capullo y, en algunas especies, para atrapar presas en una red. Muchas arañas tienden un sedoso cable de arrastre que sirve como línea de seguridad y como medio de comunicación entre los miembros de una especie. A partir del tipo de cable de arrastre, otra araña puede determinar el sexo y el nivel de madurez de la araña.

Aunque todas las arañas (y escorpiones) tienen glándulas ponzoñosas útiles para capturar presas, sólo algunas producen ponzoña tóxica para los humanos. La araña venenosa más ampliamente difundida en Estados Unidos es la viuda negra (vea la figura 31-28b). Su veneno es una neurotoxina que interfiere con la transmisión de mensajes de los nervios a los músculos. La brillante hembra negra mide alrededor de 3.8 cm de largo y en la parte inferior de su abdomen tiene una marca, roja o anaranjada, con forma de reloj de arena. Las arañas viuda negra machos son más pequeños y son inocuos. Después de aparearse, la hembra en ocasiones mata y devora al macho.

La araña violinista o reclusa (*Loxosceles reclusa*) es más delgada que la viuda negra y tiene una tira con forma de violín sobre su cefalotórax dorsal. Su veneno destruye los tejidos que rodean la mordedura. Aunque dolorosa, las mordeduras de araña causan menos de tres muertes al año en Estados Unidos.

Aunque algunos ácaros contribuyen a la fertilidad del suelo al descomponer materia orgánica, muchas son un serio fastidio. Comen los cultivos, infectan ganado y mascotas, y habitan los cuerpos de los humanos. Ciertos ácaros causan sarna en los perros y otros animales domésticos. Las larvas de los ácaros rojos se adhieren a la piel y segregan un fluido digestivo irritante que puede causar ronchas rojizas que producen comezón.

Más grandes que los ácaros, las garrapatas son parásitos de perros, ciervos y muchos otros animales. Transmiten la bacteria que causa enfermedades como la fiebre maculosa de las Montañas Rocosas y la enfermedad de Lyme (vea la figura 54-2).

Los crustáceos son miembros vitales de las redes alimenticias marinas

El subfilo **Crustacea** incluye langostas, cangrejos, camarones, percebes y sus parientes (**FIGURA 31-29**). Muchos crustáceos son consumidores primarios de algas y detritus. Incontables miles de millones de crustáceos microscópicos son parte del zooplancton marino, los organismos de flotación libre que se encuentran en las capas superiores del océano. Estos crustáceos son alimento de muchos peces y otros animales marinos, como ciertos cetáceos barbados. Los paleobiólogos han datado fósiles de crustáceos de hasta el período Cámbrico (hace más de 505 ma).

Una característica distintiva de los crustáceos es la *larva nauplio*, que con frecuencia es la primera etapa después de la eclosión. Esta larva sólo tiene los tres pares de apéndices más anteriores. Los crustáceos también se caracterizan por mandíbulas, apéndices birrámeos y dos pares de **antenas**. Sus antenas, que son el primero y segundo pares de apéndices, sirven como órganos sensoriales para tacto y gusto. La mayoría de los crustáceos adultos tienen ojos compuestos, y muchos crustáceos tienen **estatocistos**, órganos sensoriales que detectan la gravedad (vea la figura 43-6).

Las duras **mandíbulas**, usadas para morder y moler alimento, son el tercer par de apéndices; se encuentran en cada lado de la boca ventral. Posterior a las mandíbulas hay dos pares de apéndices, el primero y segundo **maxilares**, que usan para manipular y sostener el alimento. Muchos otros pares de apéndices están presentes. Algunos están modificados para caminar. Otros pueden especializarse para nadar, transmitir esperma, transportar huevos y crías, o para sentir.

Los crustáceos son el único grupo de artrópodos que son sobre todo acuáticos; no es de sorprender que usualmente tengan branquias para el intercambio de gases. Dos grandes glándulas ubicadas en la cabeza segregan desechos metabólicos y regulan el equilibrio de sales. La mayoría de

© Photogrape/Dreamstime

(a) Percebes ganso (*Lepas sp.*) se alimenta por filtración. Estos percebes con tallo se encuentran en gran cantidad en las rocas entre mareas. Las de esta imagen están adheridas al flotador de un pescador, en el Pacífico norte.

© Biosphoto/Danna Patricia

(b) Cangrejo esponja (*Criptodromia octodenta*) que usa una esponja sobre su espalda. La esponja brinda camuflaje y cobijo. El cangrejo esponja usa sus tenazas para cortar un fragmento de una esponja y luego recorta la esponja para adecuarla a su propia forma. Los últimos dos pares de patas del cangrejo se doblan hacia arriba sobre el caparazón y mantienen la esponja en su lugar. La esponja crece junto con el cangrejo.

FIGURA 31-29 Crustáceos

los crustáceos tienen sexos separados. Durante la copulación, el macho usa apéndices especializados para transferir esperma hacia la hembra. Los animales recién eclosionados pueden parecer adultos, o pueden experimentar mudas sucesivas conforme pasan a través de una serie de etapas larvarias antes de desarrollar un cuerpo adulto.

Los percebes, los únicos crustáceos sésiles, difieren notablemente en anatomía exterior con los otros miembros del subfilo. Son alimentadores marinos por suspensión, que segregan tazas de caliza dentro de los cuales viven (vea la figura 31-29a). Las larvas de los percebes son formas de nado libre que pasan por varias mudas. Con el tiempo se vuelven sésiles y crecen hasta alcanzar la forma adulta. El naturalista del siglo XIX Louis Agassiz describió al percebe como "nada más que un pequeño animal con forma de camarón que se para sobre su cabeza en una casa de caliza y patea alimento hacia su boca". Maldición de los barqueros marinos, los percebes pueden proliferar en el casco de los barcos en gran cantidad. Los percebes pueden reducir la rapidez de un barco en más del 10% y aumentar el consumo de combustible hasta en 40%. La Oficina de Investigación Naval de Estados Unidos puso a prueba un robot submarino que limpia los percebes y otras formas de vida marina de las quillas de los barcos cuando están en puerto.

Los *isópodos* son principalmente pequeños (de 5 a 15 mm de largo) crustáceos marinos que habitan el lecho marino. Sin embargo, este grupo también incluye algunos animales terrestres: las cochinillas de humedad. Los crustáceos más abundantes son los *copépodos*, que usualmente son microscópicos. Los copépodos marinos son el componente más numeroso del zooplancton.

El orden más grande y más familiar de los crustáceos, Decapoda, contiene más de 10,000 especies de langostas, cangrejos de río, cangrejos y camarones. La mayoría de los decápodos son marinos, pero algunos, como los cangrejos de río, ciertos camarones y algunos cangrejos, viven en agua dulce. Los crustáceos en general, y los decápodos en particular, muestran sorprendente especialización y diferenciación de partes en las varias regiones del animal. En la langosta, los apéndices en las diferentes partes del cuerpo difieren notablemente en forma y función (**FIGURA 31-30**).

Los cinco segmentos de la cabeza de la langosta y los ocho segmentos de su tórax se fusionan mediante un escudo, el **caparazón**, compuesto de quitina impregnada con sales de calcio. Los dos pares de antenas sirven como quimiorreceptores y órganos sensoriales táctiles. Las mandíbulas son cortas y pesadas, con superficies en oposición que usan para moler y morder el alimento. Detrás de las mandíbulas hay dos pares de apéndices alimentadores accesorios: el primero y segundo maxilares.

Los apéndices de los tres primeros segmentos del tórax son los maxilípedos, que ayudan a cortar alimento y pasarlo hacia la boca. El cuarto segmento del tórax tiene un par de grandes **quelípedos**, o tenazas para pinchar. Los últimos cuatro segmentos torácicos tienen patas para caminar.

Los apéndices del primer segmento abdominal son parte del sistema reproductor y el macho los utiliza para transferir esperma. Los siguientes cuatro segmentos abdominales tienen **pleópodos**, pequeñas estructuras con forma de remo que algunos decápodos usan para nadar y las hembras de todas las especies para contener huevos. Cada rama de los sextos apéndices abdominales consiste en una gran estructura aplanada. Junto con el extremo posterior aplanado del abdomen, forman un abanico caudal que usan para nadar hacia atrás.

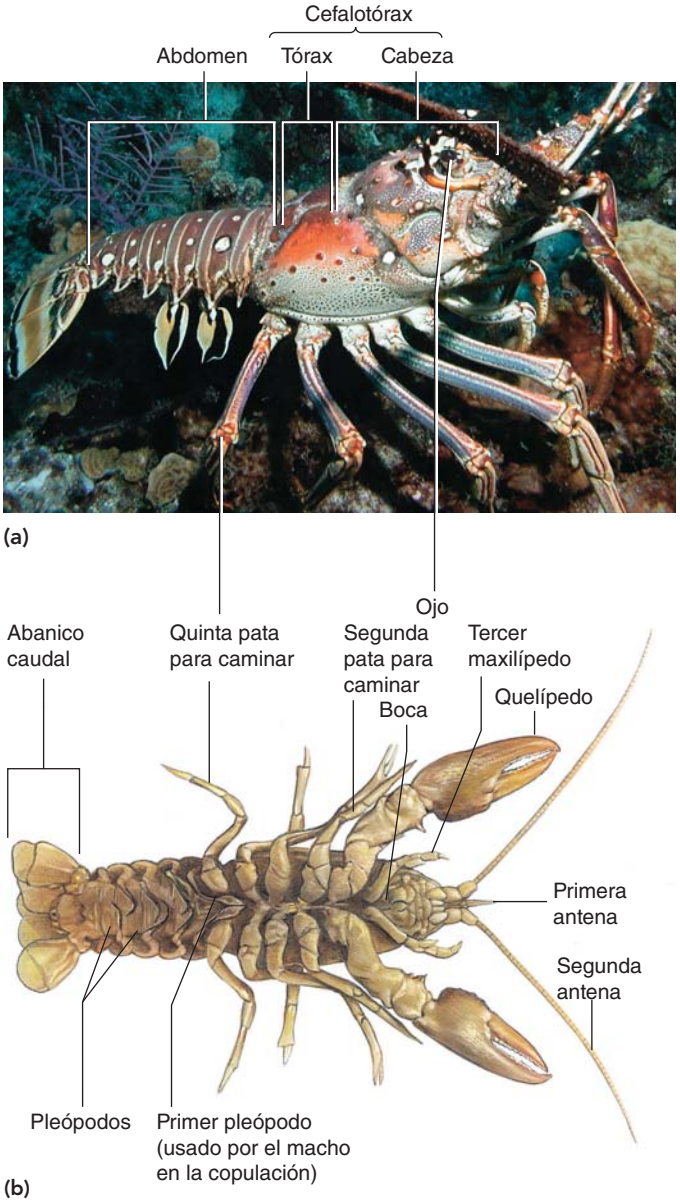


Photo by Tim Dyes, Grand Cayman

FIGURA 31-30 Anatomía de la langosta

(a) Como otros decápodos, la langosta espinosa (*Panulirus argus*) tiene cinco pares de patas para caminar. El primer par de patas para caminar está modificado como quelípedos (*pinzas grandes*). Fotografía tomada en Gran Caimán. **(b)** Vista ventral de una langosta. Observe la variedad de apéndices especializados.

Los insectos son hexápodos articulados con tráquea

Con más de un millón de especies descritas (y acaso millones más todavía no identificadas), la clase **Insecta** del subfilo **Hexapoda** es el grupo más exitoso de animales en el planeta, en términos de número de individuos, número de especies, diversidad y distribución geográfica (**TABLA 31-6**). Lo que carecen en tamaño, los insectos lo compensan con número. Si fuera posible pesar a todos los insectos del mundo, su peso superaría el de todos los animales terrestres restantes. Aunque principalmente terrestres, algunas especies de insectos viven en agua dulce, algunas son verdaderamente marinas y otras habitan la orilla entre las mareas.

Los insectos fósiles más antiguos (primitivas especies sin alas) datan del período Devónico hace más de 360 ma. Insectos fósiles del período Carbonífero, hace más de 310 ma, incluyen tanto especies sin

TABLA 31-6 Algunos órdenes de insectos

Orden, número de especies, algunas características	Adulto representativo
Homoptera (43,000)* Saltamontes, coccoideos. Dos pares de alas membranosas; partes bucales perforantes-succionantes forman pico; parásitos de plantas; vectores de enfermedades vegetales; metamorfosis incompleta	Torito
Odonata (6000) Libélulas, caballitos del diablo. Dos pares de largas alas membranosas; partes bucales para masticar; grandes ojos compuestos; depredadores activos; larvas muy diferentes de los adultos; metamorfosis incompleta	Caballito del diablo
Orthoptera (20,000) Saltamontes, grillos. Alas delanteras coriáceas, alas posteriores membranosas; partes bucales para masticar; la mayoría herbívoros, algunos causan daño a los cultivos; algunos depredadores; metamorfosis incompleta.	Saltamontes longicornio
Blattodea (4000) Cucarachas. Cuando hay alas presentes, alas delanteras coriáceas, alas posteriores membranosas; partes bucales para masticar; patas adaptadas para correr; metamorfosis incompleta	Cucaracha americana
Isoptera (2100) Termitas. Dos pares de alas, o ninguna; alas perdidas por formas sexuales después de copulación; partes bucales para masticar; insectos sociales, forman colonias grandes; comen madera; metamorfosis incompleta.	Termita subterránea oriental
Phthiraptera (3000) Piojos, piojos chupadores Sin alas; partes bucales para perforar-succionar; ectoparásitos de mamíferos; piojos de cabeza y cuerpo y piojos púbicos son parásitos humanos; vectores de tifo; metamorfosis incompleta	Piojo de cabeza y cuerpo humano
Hemiptera (80,000) Chinche de los cereales, chinches, mulitas de agua; cigarras y pulgones ahora se asignan a este orden Alas posteriores membranosas; alas anteriores más pequeñas; partes bucales para perforar-succionar forman pico; mayoría herbívoros; algunos parásitos; metamorfosis incompleta	Chinche de los cereales
Lepidoptera (160,000) Polillas, mariposas Generalmente dos pares de coloridas alas escamosas membranosas; las larvas son orugas parecidas a gusanos, con partes bucales para masticar, con las que comen plantas; partes bucales adultas adaptadas para succionar néctar	Polilla luna
Diptera (150,000) Moscas domésticas, mosquitos, moscas de la fruta Sólo alas anteriores funcionales para el vuelo; alas posteriores reducidas a pequeños órganos de equilibrio con forma de perilla (halterios); partes bucales generalmente adaptadas para succionar (y en algunos para perforar); las larvas dañan animales domésticos o alimentos; los adultos transmiten enfermedades como enfermedad del sueño, fiebre amarilla y malaria	Tábano americano
Siphonaptera (2000) Pulgas Sin alas; partes bucales para perforar-succionar; patas adaptadas para escalar y saltar; parásitos en aves y mamíferos; vectores de peste bubónica y tifo	Pulga de perro
Coleoptera (360,000) Escarabajos, gorgojos Alas anteriores modificadas como cubiertas protectoras para las alas posteriores membranosas (que en ocasiones están ausentes); partes bucales para masticar; orden más grande de insectos; mayoría herbívoros; algunos acuáticos	Escarabajo de papa de Colorado
Hymenoptera (190,000) Hormigas, abejas, avispas. Generalmente dos pares de alas membranosas; partes bucales pueden estar modificadas para succionar o lamer néctar; muchas son insectos sociales; algunos pican; polinizadores importantes	Avispón de América del Norte
Thysanura (320) Pescaditos de plata Sin alas; partes bucales para morder-masticar; dos a tres "colas" extendidas desde la punta posterior del abdomen; habitan hojas muertas; comen almidón de los libros; desarrollo directo.	Pescadito de plata

*El número de especies para cada orden es aproximado. Las estimaciones varían ampliamente.

alas como con alas primitivas. Cucarachas, efímeras y cigarras están entre los insectos que han sobrevivido relativamente sin cambios desde el período Carbonífero hasta el día actual.

Estudios moleculares y de desarrollo sugieren que los hexápodos no son un grupo monofilético y que están cercanamente emparentados con los crustáceos. Al momento de escribir la presente edición, muchos biólogos clasifican los crustáceos junto con los hexápodos en el clado **Pancrustacea**. Algunos sistemáticos plantean la hipótesis de que crustáceos y hexápodos son *taxones hermanos*, taxones cercanamente emparentados que ocupan ramas adyacentes en un cladograma (vea el capítulo 23). Otros argumentan que los hexápodos evolucionaron *dentro* del clado crustáceo.

Un insecto se describe como **hexápodo** (que tiene seis pies) **articulado** (con articulaciones) **traqueado** (que tiene tubos traqueales para el intercambio de gases). El cuerpo del insecto consiste en tres partes distintas: cabeza, tórax y abdomen (**FIGURA 31-31**). Los apéndices unirrámeos (no ramificados) de un insecto incluyen tres pares de patas que se extienden desde el tórax adulto y, en muchos órdenes, uno o dos pares de alas. Un par de antenas sobresalen de la cabeza, y los órganos sensoriales incluyen ojos tanto simples como compuestos. Las complejas partes bucales, que incluyen mandíbulas y maxilares, están adaptadas para perforar, masticar, succionar o lamer.

El sistema traqueal de los insectos brindó una importante aportación a su diversidad. El aire entra a los tubos traqueales, o tráqueas, a través de **espiráculos**, pequeñas aberturas en la pared corporal. El oxígeno pasa directamente a los órganos internos. Este efectivo sistema de entrega de oxígeno permite a los insectos tener la elevada tasa metabólica necesaria para actividades como el vuelo, aun cuando tengan un sistema circulatorio abierto.

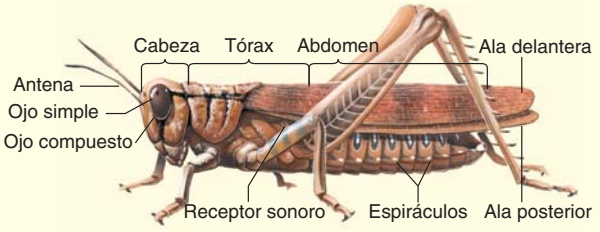
La excreción se logra mediante dos o más **túbulos de Malpighi**, que reciben desechos metabólicos de la sangre, concentran los desechos y los descargan hacia el intestino. Únicos de los artrópodos terrestres, los túbulos de Malpighi también realizan la función extremadamente importante de conservar el agua (vea la figura 48-4).

Los sexos están separados, y la fecundación tiene lugar de manera interna. Durante el desarrollo ocurren muchas mudas. Las etapas inmaduras entre mudas se llaman **estadios**. Los insectos primitivos sin alas, como los pescaditos de plata, tienen desarrollo directo, o simple: la cría eclosiona como joven que parece la forma adulta. Otros insectos, como los saltamontes y las cucarachas, experimentan **metamorfosis incompleta** en la que el huevo da lugar a una larva que se parece al adulto en muchas formas, pero que carece de alas y estructuras reproductivas funcionales. Las larvas pasan por una serie de mudas durante las cuales cada vez se parecen más a los adultos.

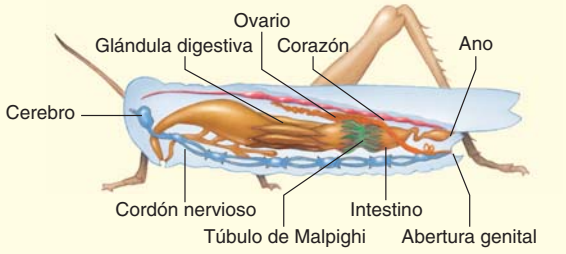
La mayoría de los insectos, incluidas abejas, mariposas y pulgas, experimentan **metamorfosis incompleta** con cuatro etapas distintas en el ciclo de vida: **huevo, larva, pupa** y **adulto** (**FIGURA 31-32**). Las larvas parecidas a gusanos no se parecen en nada al adulto. Por ejemplo, las orugas tienen una forma corporal completamente diferente a la de las mariposas. Por lo general, un insecto pasa la mayor parte de su vida como larva, que tiene partes bucales para masticar. Al final, la larva deja de alimentarse, muda y entra a la etapa de pupa, generalmente dentro de un capullo protector o en una madriguera subterránea. La pupa no se alimenta y por lo común no puede defenderse sola. Las reservas de energía almacenadas durante la etapa larvaria se agotan al remodelar su cuerpo. Cuando emerge como adulto, está equipada con alas funcionales y órganos reproductores.

Ciertas especies de abejas, hormigas y termitas existen como colonias o sociedades constituidas de varios tipos diferentes de individuos, cada uno adaptado para alguna función particular. Los miembros de algunas sociedades de insectos se comunican entre ellos mediante "danzas" y por medio de **feromonas**, sustancias segregadas al ambiente externo. En el capítulo 52 se estudian los insectos sociales y sus comunicaciones.

PUNTO CLAVE **Los insectos, los más exitosos de todos los animales, son hexápodos articulados traqueados.**



(a) Estructura externa. Observe los tres pares de patas segmentadas.



(b) Anatomía interna.

FIGURA 31-31 ***Animada*** **Anatomía del saltamontes**

Adaptaciones que contribuyen al éxito biológico de los insectos ¿Cuáles son los secretos del éxito de los insectos? El duro exoesqueleto los protege de los depredadores y ayuda a reducir la pérdida de agua. La segmentación permite la movilidad y la flexibilidad, y la especialización regional del cuerpo. Por ejemplo, la cefalización y los órganos sensoriales enormemente desarrollados son importantes tanto en el ataque como en la defensa.

El plan corporal de los insectos se ha modificado y especializado en tantas formas, que los insectos están adaptados a un notable numero de estilos de vida. Los apéndices articulados están especializados para varios tipos de alimentación, funciones sensoriales y diferentes tipos de locomoción (caminar, saltar, nadar). Por ejemplo, las partes bucales de los saltamontes están adaptadas para morder y masticar hojas. Las partes bucales de polillas y mariposas están adaptadas para succionar néctar de las flores, y las partes bucales de los mosquitos están adaptadas para succionar sangre. Áfidos y saltamontes tienen partes bucales especializadas para perforar plantas y alimentarse de jugos de plantas.

Otra adaptación que contribuye al éxito de los insectos es la capacidad de volar. A diferencia de otros invertebrados terrestres, que se arrastran lentamente sobre o bajo el suelo, muchos insectos vuelan en forma

PUNTO CLAVE La metamorfosis reduce la competencia entre insectos dentro de la misma especie; las formas larvarias no compiten con los adultos por alimento o hábitat.

(a) Orugas de polilla Polifemo eclosionan de huevos.

(b) Oruga que se alimenta de hojas de liquidámbar.

(c) Capullo abierto para mostrar la pupa en desarrollo.

(d) **Adulto sobre árbol.** Observe las manchas oculares.

FIGURA 31-32 ***Animada*** **Metamorfosis completa en una polilla Polifemo**
Esta polilla (*Antheraea polyphemus*) pertenece a la familia de las polillas de seda gigantes.

rápida a través del aire. Sus alas y pequeño tamaño facilitan su amplia distribución y, en muchos casos, su sobrevivencia inmediata. Por ejemplo, cuando un estanque se seca, los insectos acuáticos adultos pueden volar hacia otro hábitat.

La capacidad reproductora de los insectos es notable. Bajo condiciones ideales, ¡la mosca de la fruta *Drosophila* puede producir 25 generaciones en un solo año! Los huevos de los insectos están protegidos por una gruesa membrana, y varios huevos pueden, además, estar encerrados en un cascarón protector. Al dividir el ciclo de vida del insecto en diferentes etapas, la metamorfosis reduce la competencia entre los miembros de la misma especie (competencia intraespecífica). Por ejemplo, las formas larvarias tienen distintos estilos de vida, de modo que no compiten con los adultos por alimento o hábitat.

Los insectos tienen muchas adaptaciones interesantes para atacar y defenderse (vea la figura 7-8). Todo mundo está familiarizado con los aguijones de abejas y avispas, que son estructuras especializadas ponedoras de huevos (ovipositoras). Muchos insectos tienen **coloración críptica**, que les permite mezclarse con el fondo de su hábitat; algunas parecen ramas u hojas muertas. Otras imitan insectos ponzoñosos, y derivan protección a partir de este parecido. Incluso otros "se hacen los muertos" y permanecen inmóviles.

Los insectos se comunican mediante señales táctiles, auditivas, visuales o químicas. Por ejemplo, ciertas especies de hormigas usan feromonas para marcar caminos y advertir del peligro. Otros insectos usan feromonas para atraer a sus parejas.

Impacto de los insectos sobre los humanos No todos los insectos compiten con los humanos por alimento o producen comezón, hinchazón o hacen que uno se aleje de su presencia. Abejas, avispas, escarabajos y muchos otros insectos polinizan las flores de cultivos y árboles frutales. Algunos insectos destruyen a otros insectos que son dañinos para los humanos. Por ejemplo, las libélulas comen mosquitos. Y muchos granjeros orgánicos y jardineros domésticos compran escarabajos de mariquitas, que son expertos en limpiar las plantas de áfidos y otras plagas de insectos. Los insectos son importantes miembros de muchas redes alimenticias. Muchas aves, mamíferos, anfibios, reptiles y algunos peces dependen de los insectos para comer. Algunos escarabajos y las larvas de las moscas son detritívoros: descomponen plantas y animales muertos y sus desechos, lo que permite el reciclado de nutrientes.

Varios productos de insectos son útiles para los humanos. Las abejas producen miel y cera, que se utilizan para elaborar dulces, lubricantes y otros productos. La goma laca se elabora a partir de laca, una sustancia que producen ciertas cochinillas que se alimentan de savia de los árboles. Y el trabajo de los gusanos de seda proporciona una tela hermosa.

En el lado negativo, los insectos destruyen cultivos que valen miles de millones de dólares cada año. Las termitas destruyen edificios, y las polillas dañan la ropa. Las hormigas fuego no sólo infligen dolorosas picaduras, también causan a los granjeros severas pérdidas económicas debido a sus grandes montículos, que dañan podadoras y otros equipos agrícolas.

Las moscas chupadoras de sangre, el gusano barrenador, piojos, pulgas y otros insectos incomodan y transmiten enfermedades a humanos y animales domésticos. Los mosquitos son vectores de fiebre amarilla y malaria (vea la figura 26-7). Las pulgas y los piojos transmiten la rickettsia que causa tifo, y en ocasiones las moscas domésticas transmiten fiebre tifoidea y disentería. Las moscas tsé-tsé transmiten la enfermedad del sueño africana, y las pulgas pueden ser vectores de la peste bubónica.

En este capítulo se estudiaron los principales grupos de protóstomos. La **TABLA 31-7** resume estos grupos. El capítulo 32 se enfoca en los deuteróstomos, que incluye equinodermos y cordados.

Repaso

- ¿Qué características distinguen a nemátodos de platelmintos?
- ¿Cuáles son las cuatro características clave de los artrópodos, y cómo contribuye cada una al éxito de estos organismos?
- ¿Cómo difieren los miriápodos de los quelicerados?
- ¿Cuáles son las funciones de cada uno de estos apéndices en una langosta: maxilares, quelípedos y pleópodos?
- Defina un insecto. ¿Cuáles son las cuatro adaptaciones que contribuyeron al éxito de los insectos?

TABLA 31-7 Generalidades de esponjas, cnidarios, ctenóforos y protóstomos

Grupos principales	Plan corporal	Algunas características clave
Poríferos (esponjas)	Asimétrico; células ordenadas holgadamente y no forman tejidos verdaderos; el cuerpo es un saco con poros, cavidad central y ósculo	Células de collar (coanocitos); acuático, principalmente marino
Cnidarios (hidras, medusas, corales)	Simetría radial; diploblastos; cavidad gastrovascular con una abertura	Tentáculos con cnidocitos (células urticantes) que descargan nematocistos; dos formas corporales: pólipo y medusa; algunos forman colonias; principalmente marinos
Ctenóforos (medusas peine)	Simetría birradial; diploblasto; cavidad gastrovascular con boca y poros anales	Ocho hileras de cilios que parecen peines; tentáculos con células adhesivas; depredadores marinos
Protóstomos: rama lofotrocozoos		
Gusanos planos (planarias, tenias, duelas)	Simetría bilateral; triploblasto; sistemas orgánicos simples; cavidad gastrovascular con una abertura.	Sin cavidad corporal; cierta cefalización; algunos son carnívoros de vida libre; muchos son parásitos
Nemertinos (gusanos cinta)	Simetría bilateral; triploblasto; sistemas orgánicos; tubo digestivo completo*	Probóscide (largo tubo muscular que puede evertir para capturar presas); celoma verdadero reducido; principalmente carnívoros marinos
Moluscos (almejas, caracoles, pulpos)	Simetría bilateral; triploblasto; sistemas orgánicos; tubo digestivo completo; celoma verdadero	Cuerpo blando generalmente cubierto con concha dorsal; pie muscular plano; manto cubre masa visceral; la mayoría tiene una rádula (cinturón de dientes)
Anélidos (algunos gusanos marinos, lombrices de tierra, sanguijuelas)	Simetría bilateral; triploblasto; sistemas orgánicos; tubo digestivo completo; celoma verdadero	Cuerpo segmentado; la mayoría tiene setas, cerdas que proporcionan tracción durante el arrastre
Lofoforados (braquiópodos, foronídeos, bryozoos)	Simetría bilateral; triploblasto; sistemas orgánicos; tubo digestivo completo; celoma verdadero	Lofóforo (anillo ciliado de tentáculos) rodea la boca, captura partículas suspendidas en el agua; animales marinos principalmente sésiles
Rotíferos (animales rueda)	Simetría bilateral; triploblasto; sistemas orgánicos; tubo digestivo completo; pseudoceloma	Corona de cilios en extremo anterior; número de células constante; animales acuáticos microscópicos
Protóstomos: rama ecdisozoos		
Nemátodos (gusanos redondos, por ejemplo, *Ascaris*, anquilostomos, triquinas)	Simetría bilateral; triploblasto; sistemas orgánicos; tubo digestivo completo; pseudoceloma	Cuerpo cilíndrico con forma de hilo; ampliamente distribuidos en suelo y sedimentos acuáticos; importantes como descomponedores; muchos son depredadores; algunos son parásitos
Artrópodos (ciempiés, arañas, cangrejos, langostas, insectos)	Simetría bilateral; triploblasto; sistemas orgánicos; tubo digestivo completo; celoma verdadero	Cuerpo segmentado; exoesqueleto; apéndices articulados pareados; los insectos y muchos crustáceos tienen ojos compuestos; los insectos tienen tubos traqueales para intercambio de gases

*Un tubo digestivo completo tiene una boca para ingerir alimento y una abertura (ano) para eliminación de desechos.

RESUMEN: ENFOQUE EN LOS OBJETIVOS DE APRENDIZAJE

31.1 *(página 641)*

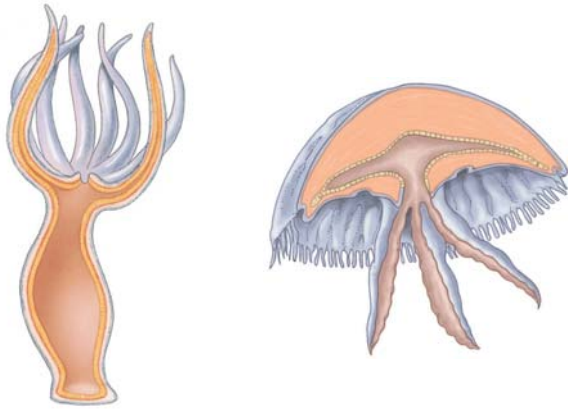
1 Identificar características distintivas de los poríferos.

- Los **poríferos**, o esponjas, se caracterizan por **células de collar (coanocitos)** flageladas que generan una corriente de agua que lleva alimento y oxígeno a las células. Las células de collar atrapan y fagocitan partículas de alimento. El cuerpo de la esponja es un saco con diminutas aberturas a través de las cuales entra agua; una cavidad central, o **espongocele**; y un extremo abierto, u **ósculo**, a través del cual sale el agua. Las células de las esponjas están débilmente asociadas; no forman tejidos verdaderos.

CENGAGENOW™ **Aprenda más acerca de la estructura de las esponjas al hacer clic sobre la figura en CengageNOW.**

2 Identificar características distintivas de cnidarios, describir cuatro grupos y ofrecer ejemplos de animales que pertenezcan a cada grupo.

- Los **cnidarios** se caracterizan por simetría radial, dos capas de tejidos y **cnidocitos**, células que contienen organelos urticantes llamados **nematocistos**. La **cavidad gastrovascular** tiene una sola abertura que sirve como boca y ano. Células nerviosas forman **redes neuronales** irregulares no direccionales que conectan células sensoriales con células contráctiles y glandulares.
- El ciclo de vida de muchos cnidarios incluye una etapa **pólipo** sésil (una forma con una boca dorsal rodeada por tentáculos) y una etapa **medusa** de nado libre.
- El filo Cnidaria incluye cuatro grupos. **Hydrozoa** (hidras, hidroides y la carabela portuguesa) son pólipos típicos y pueden ser solitarios o coloniales. **Scyphozoa** (medusas) generalmente son medusas. **Cubozoa**, las "cubomedusas", tienen ojos complejos que forman imágenes borrosas. **Anthozoa** (anémonas de mar y corales) son pólipos y pueden ser solitarios o coloniales; los antozoos difieren de los hidrozoos en la organización de la cavidad gastrovascular.



CENGAGENOW™ **Aprenda más acerca de las formas corporales, nematocistos y ciclos de vida de los cnidarios al hacer clic sobre las figuras en CengageNOW.**

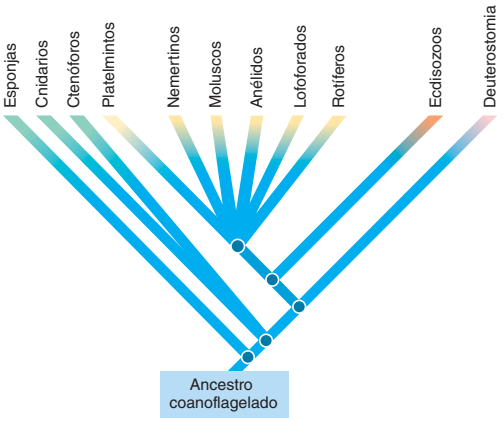
3 Identificar características distintivas de los ctenóforos.

- Los **ctenóforos**, o medusas peine, son frágiles depredadores marinos luminiscentes con simetría birradial. Los ctenóforos tienen ocho hileras de cilios que parecen peines. Son diploblastos y tienen tentáculos con células adhesivas.

31.2 *(página 648)*

4 Resumir lo que se conoce acerca de la filogenia de los lofotrocozoos y citar las ventajas adaptativas de tener un celoma y de la cefalización.

- Los **lofotrocozoos** constituyen un clado que incluye algunos de los gusanos planos, nemertinos, moluscos, anélidos, los filos lofoforados y rotíferos.



- El **celoma verdadero** es una cavidad corporal llena con fluido completamente recubierta con mesodermo que se encuentra entre el tubo digestivo y la pared corporal exterior. El celoma origina el **plan corporal de "tubo dentro de un tubo"**. La pared corporal es el tubo exterior. El tubo interior es el tubo digestivo. El celoma puede funcionar como **esqueleto hidrostático** en el que músculos contráctiles empujan contra un tubo de fluido. El celoma es un espacio donde pueden desarrollarse órganos internos, incluidas gónadas; ayuda a transportar materiales; y protege los órganos internos.
- La **cefalización**, la evolución de una cabeza con la concentración de órganos sensoriales y células nerviosas en el extremo anterior, aumenta la efectividad de un animal bilateral para encontrar alimento de manera activa, refugio y parejas, y para detectar enemigos.

5 Identificar características distintivas de los platelmintos y nemertinos; describir los principales grupos de platelmintos y ofrecer ejemplos de animales que pertenezcan a cada clase.

- Los **platelmintos** (gusanos planos) son animales **acelomados** (no tienen celoma) con simetría bilateral, cefalización, tres capas tisulares definidas y órganos bien desarrollados. Muchos platelmintos son **hermafroditas**; un solo animal produce tanto espermatozoides como óvulos. Los gusanos planos tienen un sistema nervioso en forma de escalera, y generalmente consiste en órganos sensoriales y un cerebro simple compuesto de dos **ganglios**. Los ganglios están conectados a dos cordones nerviosos que se extienden a todo lo largo del cuerpo. Los **protonefridios** funcionan en la osmorregulación y disposición de desechos metabólicos.
- Se reconocen cuatro grupos de platelmintos: la clase **Turbellaria** abarca los gusanos planos de vida libre, incluidos planarias; las clases **Trematoda** y **Monogenea** incluyen las **duelas** parásitas; la clase **Cestoda** incluye las tenias parásitas. Las duelas y tenias parásitas usualmente tienen ventosas o ganchos para adherirse a sus huéspedes; tienen ciclos de vida complicados con huéspedes intermedios y producen gran cantidad de huevos.

CENGAGENOW™ **Observe los ciclos de vida de duelas y tenias al hacer clic sobre las figuras en CengageNOW.**

- Los **nemertinos** (gusanos cinta) se caracterizan por la **probóscide**, un tubo muscular que se usa para capturar alimento y en la defensa. Los nemertinos tienen un plan corporal de tubo dentro de tubo, un tubo digestivo completo con boca y ano, y un sistema circulatorio. El celoma es reducido.

6 Describir las características distintivas de los moluscos y de los cuatro grupos principales de moluscos discutidos, y ofrecer ejemplos de cada grupo.

- Los **moluscos** son animales de cuerpo blando generalmente cubierto por una concha. Tienen un **pie** ventral para locomoción y un par de pliegues llamados **manto** que cubren la **masa visceral**, una concentración de órganos corporales.
- Los moluscos tienen un **sistema circulatorio abierto**, excepto los cefalópodos que tienen un **sistema circulatorio cerrado**. Una **rádula** con forma de rallador funciona como raspador en la alimentación de todos los grupos, excepto los bivalvos, que son alimentadores por filtración. Por lo general, los moluscos marinos tienen una **larva trocófora** de nado libre.
- Los **poliplacóforos** son **quitones**, moluscos con conchas que consisten en ocho placas dorsales que traslapan. Los **gastrópodos**, que incluyen caracoles, babosas y sus parientes, tienen una cabeza bien desarrollada con tentáculos. El cuerpo experimenta **torsión**, un giro de la masa visceral. Los **bivalvos** son almejas, vieiras y ostras marinas. Una concha en dos partes, articulada dorsalmente, encierra los cuerpos de estos alimentadores por filtración. Los **cefalópodos** incluyen calamares, pulpos y nautilo. Estos activos depredadores nadadores tienen tentáculos que rodean la boca, que se ubica en la gran cabeza.

7 Describir las características distintivas de los anélidos y de los tres grupos principales de anélidos discutidos, y ofrecer ejemplos de cada grupo.

- Los **anélidos**, los gusanos segmentados, incluyen muchos gusanos acuáticos, lombrices de tierra y sanguijuelas. Los anélidos tienen cuerpos largos con **segmentación** tanto interna como externa; su gran celoma compartimentalizado sirve como esqueleto hidrostático.
- Los **poliquetos** son anélidos marinos que se caracterizan por **parapodios**, apéndices usados para locomoción e intercambio de gases. Los parapodios tienen muchas estructuras con forma de cercas llamadas **setas**. Los poliquetos también difieren de otros anélidos en que tienen una cabeza bien definida con órganos sensoriales. Los **oligoquetos**, el grupo que incluye las lombrices de tierra, se caracterizan por algunas setas cortas por segmento. El cuerpo está dividido en más de 100 segmentos separados internamente por **septos**. Las sanguijuelas pertenecen al grupo **Hirudinida**. Setas y apéndices están ausentes. Las sanguijuelas parásitas están equipadas con ventosas para sostenerse de su huésped.

8 Describir las características distintivas de los lofoforados y de los rotíferos.

- Los **lofoforados**, animales marinos que tienen un lofóforo, incluyen **braquiópodos**, **foronídeos** y **bryozoos**. El **lofóforo**, un anillo ciliado de tentáculos que rodean la boca, está especializado para capturar partículas suspendidas en el agua.
- Los **rotíferos** son pseudocelomados que se considera evolucionaron a partir de animales con celoma verdadero. Tienen una corona de cilios en su extremo anterior.

31.3 *(página 661)*

9 Resumir lo que se sabe acerca de la filogenia de los ecdisozoos.

- **Ecdysozoa** es uno de los tres grandes clados animales; su validez se basa en muchos tipos de evidencia, incluidos datos moleculares. Los miembros de este grupo pasan por el proceso de **ecdisis**, o **muda**, durante el cual un animal se desprende de su cubierta exterior, que entonces se sustituye por el crecimiento de una nueva.

10 Describir las características distintivas de los nemátodos e identificar cuatro nemátodos parásitos.

- Los **nemátodos**, o **gusanos redondos**, tienen pseudoceloma. El cuerpo está cubierto con una gruesa **cutícula** que ayuda a evitar deshidratación. Los nemátodos parásitos que infectan a los humanos incluyen ***Ascaris***, **anquilostomas, triquinas** y **oxiuros**.

11 Describir seis características clave de los artrópodos, resumir la filogenia propuesta para los artrópodos y distinguir entre subfilos y clases de artrópodos; proporcionar ejemplos de animales que pertenezcan a cada grupo.

- El filo **Arthropoda** está compuesto de animales segmentados con **apéndices articulados pareados** y un **exoesqueleto** de quitina con forma de armadura. La muda es necesaria para que crezca el artrópodo. Los artrópodos tienen un sistema circulatorio abierto con un corazón dorsal que bombea **hemolinfa**. Las formas acuáticas tienen branquias para el intercambio de gases; las formas terrestres tienen o **tráqueas** o **pulmones en libro**.
- Los artrópodos, junto con los **onicóforos** (gusanos aterciopelados) y los **tardígrados** (osos de agua) constituyen el clado **Panarthropoda**. Con base en datos moleculares y de otro tipo, los artrópodos se asignan actualmente a cinco grupos principales: trilobites extintos y Myriapoda, Chelicerata, Crustacea y Hexapoda vivientes.
- Los **trilobites** son artrópodos marinos extintos cubiertos con una dura concha segmentada. Cada segmento tenía un par de **apéndices birrámeos**, apéndices con dos ramas articuladas, una pata interior para caminar y una rama branquial exterior.
- El subfilo **Myriapoda** incluye la clase **Chilopoda**, los ciempiés, y la clase **Diplopoda**, los miriápodos. Los miembros de este subfilo tienen **apéndices unirrámeos** (no ramificados) y un solo par de antenas.
- El subfilo **Chelicerata** incluye los **meróstomos** (cangrejos herradura) y los **arácnidos** (arañas, ácaros y sus parientes). El cuerpo quelicerado consiste en un cefalotórax y abdomen; tienen seis pares de apéndices articulados unirrámeos, de los cuales cuatro pares sirven como patas. Los primeros apéndices son **quelíceros**; los segundos son **pedipalpos**. Estos apéndices están adaptados para manipular el alimento, la locomoción, defensa o copulación. Los quelicerados no tienen antenas ni mandíbulas.
- El subfilo **Crustacea** incluye langostas, cangrejos, camarones, cochinillas y percebes. El cuerpo consiste en un cefalotórax y abdomen. Los crustáceos generalmente tienen cinco pares de patas para caminar. Los apéndices son birrámeos. Los crustáceos tienen dos pares de **antenas** que perciben gusto y tacto. Los terceros apéndices son **mandíbulas** que usan para masticar. Dos pares de **maxilares**, posteriores a las mandíbulas, manipulan y sostienen el alimento.
- El subfilo **Hexapoda** incluye la clase **Insecta**. Un insecto es un **hexápodo articulado traqueado**; su cuerpo consiste en cabeza, tórax y abdomen. Los insectos tienen apéndices unirrámeos, un solo par de antenas, tráqueas para el intercambio de gases y **túbulos de Malpighi** para excreción.

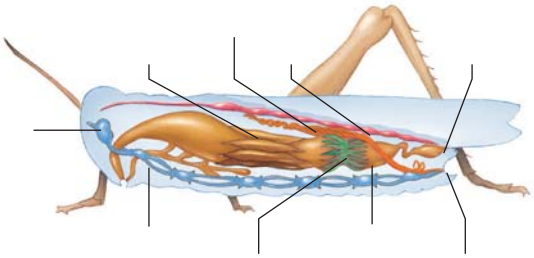
12 Identificar las adaptaciones que hayan contribuido al éxito biológico de los insectos.

- El éxito biológico de los insectos puede atribuirse a sus muchas adaptaciones, incluidos un exoesqueleto versátil, segmentación, apéndices articulados especializados, órganos sensoriales enormemente desarrollados y capacidad para volar. La **metamorfosis**, la transición de una forma de desarrollo a otra, reduce la competencia dentro de la misma especie. Los insectos desarrollaron efectivas estrategias reproductivas, efectivos mecanismos para defensa y ataque, y la capacidad para comunicarse.

CENGAGENOW™ **Explore los planes corporales de los protóstomos al hacer clic sobre las figuras en CengageNOW.**

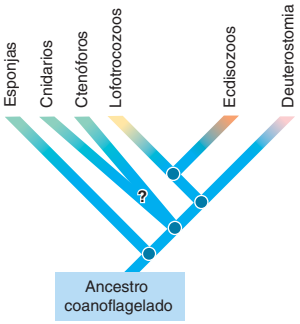
EVALÚE SU COMPRENSIÓN

1. Las células de collar (coanocitos) son características de (a) poríferos (b) cnidarios (c) mayoría de celomados (d) lofotrocozoos (e) ecdisozoos
2. Los cnidocitos (a) son característicos de las esponjas (b) se encuentran entre las células que recubren la cavidad gastrovascular (c) contienen organelos urticantes (d) están recubiertos con mesodermo (e) tienen dos formas principales
3. ¿Cuál de los siguientes está asociado con la evolución del celoma? (a) simetría radial (b) plan corporal de tubo dentro de tubo (c) metamorfosis incompleta (d) simetría bilateral (e) desarrollo de ganglios
4. Las larvas trocóforas son características de (a) artrópodos (b) cnidarios (c) platelmintos (d) moluscos (e) crustáceos
5. ¿Cuál de los siguientes *no* es una adaptación a la vida parásita? (a) producción de algunos huevos bien protegidos (b) ganchos (c) ventosas (d) sistema digestivo reducido (e) huésped intermedio
6. Un sistema circulatorio abierto (a) es característico de calamares y otros moluscos activos (b) permite que los músculos contráctiles se recuperen rápidamente (c) no tiene vasos sanguíneos (d) es una característica única de los anélidos (e) tiene hemolinfa, que baña los tejidos en forma directa
7. ¿Cuál de las siguientes características está asociada con los moluscos? (a) mandíbulas (b) manto (c) pedipalpos (d) quelípedos (e) setas
8. Los trilobites (a) fueron moluscos primitivos (b) son onicóforos (c) se caracterizan por parapodios y setas (d) fueron artrópodos primitivos (e) son un eslabón evolutivo entre anélidos y artrópodos
9. ¿Cuál de los siguientes *no* es característico de los artrópodos? (a) exoesqueleto (b) pseudoceloma (c) apéndices articulados pareados (d) quitina (e) segmentación
10. ¿Cuál de los siguientes es característico de los insectos? (a) apéndices birrámeos (b) dos pares de antenas (c) quelíceros (d) ocho patas (e) mandíbulas
11. La secuencia correcta de la metamorfosis completa de un insecto es
    (a) huevo ⟶ forma inmadura ⟶ adulto
    (b) huevo ⟶ larva trocófora ⟶ adulto
    (c) huevo ⟶ pupa ⟶ larva ⟶ adulto
    (d) huevo ⟶ larva ⟶ pupa ⟶ adulto
    (e) adulto ⟶ larva ⟶ huevo ⟶ pupa
12. Etiquete el diagrama. Consulte la figura 31-31b para confirmar sus respuestas.



PENSAMIENTO CRÍTICO

1. **ANÁLISIS DE DATOS.** Imagine que usted descubre un nuevo animal en una selva tropical. Tiene un largo cuerpo segmentado. ¿Dónde colocaría este animal en el siguiente cladograma? Apoye su decisión. Observe el cladograma más detallado de la figura 30-7a (del capítulo 30). ¿Qué características adicionales le ayudarían a colocar su animal en este cladograma? Explique su proceso de toma de decisión.



2. **VÍNCULO CON LA EVOLUCIÓN.** Acelomados, pseudocelomados y celomados históricamente se clasificaron como grupos distintos de animales. ¿en qué forma cambió esta clasificación? ¿Por qué los biólogos dejaron de usar el tipo de cavidad corporal como criterio principal para inferir las relaciones entre grupos de animales?
3. **VÍNCULO CON LA EVOLUCIÓN.** Los planes corporales animales generalmente evolucionaron de lo simple a lo más complejo. ¿Cómo podría explicar las excepciones?
4. **VÍNCULO CON LA EVOLUCIÓN.** Discuta las adaptaciones importantes que fueron posibles por el desarrollo del celoma.
5. **VÍNCULO CON LA EVOLUCIÓN.** Discuta la idea de que toda adaptación evolutiva tiene tanto ventajas como desventajas, y use cada uno de los siguientes como ejemplo: (a) cefalización, (b) el exoesqueleto artrópodo, y (c) segmentación con especialización.
6. **VÍNCULO CON LA EVOLUCIÓN.** Los insectos que experimentan metamorfosis completa superan en número a los que no lo hacen por más de 10 a 1. Plantee una hipótesis para explicar esto.
7. **CIENCIA, TECNOLOGÍA Y SOCIEDAD.** Muchos proyectos de monitoreo internacional recolectan datos para ayudar a la comprensión de la destrucción de los arrecifes de coral. En su opinión, ¿por qué es importante tomar medidas para proteger los arrecifes de coral?

CENGAGENOW™ **Preguntas adicionales están disponibles en CengageNOW en www.cengage.com/login.**

32 Los deuteróstomos

James D. Mauseth, University of Texas

Deuteróstomos representativos. Este hábitat marino fotografiado en Hawai incluye un equinodermo conocido como erizo lápiz (*Heterocentrotrus mammilatus*); y cordados, representados por peces, el budión payaso (*Coris gaimard*) con su cola amarilla y el ídolo moro (*Zanclus cornutus*).

CONCEPTOS CLAVE

32.1 Equinodermos y cordados son los dos linajes deuteróstomos más exitosos, en términos de diversidad, número de especies y número de individuos.

32.2 Los equinodermos se caracterizan por simetría radial en adultos, un sistema vascular acuífero, pie ambulacral y piel espinosa.

32.3 En algún momento de su vida, un cordado tiene un notocordo; un cordón nervioso tubular dorsal; una cola postanal muscular; y un endostilo (o glándula tiroides).

32.4 Los cordados invertebrados incluyen tunicados y anfioxos.

32.5 Los caracteres derivados compartidos de los vertebrados incluyen columna vertebral, cráneo, células de cresta neural y endoesqueleto de cartílago o hueso.

32.6 Entre los primeros vertebrados, los ostracodermos eran peces armados sin mandíbulas. Los mixinos y lampreas existentes no tienen ni mandíbulas ni aletas pareadas.

32.7 Mandíbulas y aletas fueron adaptaciones clave que contribuyeron al éxito de los peces con mandíbulas, y el desarrollo de extremidades fue importante en la transición hacia la vida terrestre.

32.8 La evolución del huevo amniótico permitió a los animales volverse completamente terrestres; el huevo amniótico fue la adaptación clave que condujo a la evolución de los reptiles y, más tarde, a las aves y mamíferos.

¿Qué tiene en común una estrella de mar con un pez, una rana, un halcón o un humano? Podría pensar que es extraño agrupar los equinodermos (estrellas de mar, erizos de mar y dólares de arena) con los cordados, el filo al que pertenecen los humanos y otros animales con columna vertebral. Sin embargo, aun cuando estos animales parezcan y se comporten de manera muy diferente, la evidencia fósil y datos morfológicos, de desarrollo y moleculares sugieren que cordados y equinodermos comparten un ancestro común y están cercanamente emparentados.

En el capítulo 31 estudió las dos principales ramas de protóstomos del reino animal: lofotrocozoos y ecdisozoos. En este capítulo el enfoque está en la tercera gran rama del reino animal: deuteróstomos. Algunos biólogos especulan que el último ancestro común de los deuteróstomos fue un animal que obtenía alimento al filtrar el agua del océano. Los dos grupos principales (filos) de animales vivientes asignados a los deuteróstomos son los equinodermos y los cordados. El subfilo cordado más grande es Vertebrata, que incluye los animales con los que los humanos están más familiarizados: peces, anfibios, reptiles (incluidas aves) y mamíferos. Los equinodermos están representados en la fotografía por el erizo lápiz, y los cordados están representados por los peces.

El capítulo comienza con una introducción a los deuteróstomos, y un estudio de los equinodermos. Con su inusual simetría, pieles espinosas,

sistema vascular acuífero y pie ambulacral, los equinodermos son uno de los grupos animales más particulares. Luego se dirigirá la atención hacia los cordados. Se describirán las características clave de los cordados y se estudiarán los cordados invertebrados. Después de una introducción a los vertebrados, se estudian los peces sin mandíbulas y la evolución de mandíbulas y extremidades. Se estudiará la evolución de las adaptaciones que hicieron posible la transición a la vida sobre tierra. Luego se describirá la evolución de reptiles (incluidas las aves) y mamíferos.

32.1 ¿QUÉ SON LOS DEUTERÓSTOMOS?

OBJETIVO DE APRENDIZAJE

1 Identificar las características derivadas compartidas de los deuteróstomos y describir brevemente los hemicordados.

Deuterostomia, la tercera gran rama del reino animal, incluye a los *equinodermos* (estrellas de mar, erizos de mar y dólares de arena) y los *cordados*, el filo al que pertenecen los humanos y otros *vertebrados* (animales con columna vertebral). Los biólogos también clasifican a los **hemicordados**, un pequeño grupo de animales marinos con forma de gusano, como deuteróstomos. Los hemicordados tienen un cuerpo en tres partes, que incluye una probóscide, collar y tronco. Estos animales también tienen un característico anillo de cilios alrededor de la boca. El más familiar de los hemicordados es el **gusano bellota**, animal que vive enterrado en lodo o arena.

Los deuteróstomos evolucionaron a partir de un ancestro común durante el eón Proterozoico hace más de 550 millones de años (ma). Los principales grupos estuvieron presentes durante el Cámbrico temprano. Los deuteróstomos se caracterizan por varios **caracteres derivados compartidos (sinapomorfias)**, novedades evolutivas ausentes en su ancestro común más reciente (vea el capítulo 23). Sus características que las definen son semejantes en sus patrones de desarrollo. Por ejemplo, los deuteróstomos se caracterizan más por su segmentación radial que en espiral (vea el capítulo 30). Su segmentación es indeterminada, lo que significa que el destino de sus células se fija más tarde en el desarrollo que en el caso de los protóstomos. El blastoporo de los deuteróstomos se convierte en el ano (o se ubica cerca del futuro sitio del ano), y la boca se desarrolla a partir de una segunda abertura en el extremo anterior del embrión (de ahí el nombre *deuteróstomos*, que se deriva de las palabras griegas "segunda boca").

Otra característica de los deuteróstomos es la presencia de *faringotremas* (aberturas en la faringe) en algún momento de su ciclo de vida. Hemicordados y cordados tienen faringotremas. Aunque existe evidencia de que algunos equinodermos primitivos tenían faringotremas, los equinodermos vivientes perdieron esta característica. Los *deuteróstomos basales* (miembros del grupo deuteróstomo más primitivo en evolucionar) tienen un tipo de larva con una banda de cilios con forma de bucle que usan para locomoción. Los deuteróstomos tienen celoma verdadero.

Repaso

- ¿Cuáles son las tres características derivadas compartidas de los deuteróstomos?

32.2 EQUINODERMOS

OBJETIVO DE APRENDIZAJE

2 Identificar tres características compartidas derivadas de los equinodermos y describir las principales clases de equinodermos.

Los **equinodermos** (filo **Echinodermata**) tienen uno de los planes corporales más enormemente derivado del reino animal. Las larvas equinodermas tienen simetría bilateral, son ciliadas y de nado libre. Sin embargo, durante el desarrollo, el cuerpo se reorganiza, y el adulto muestra **simetría pentarradial**, en la que el cuerpo se ordena en cinco partes alrededor de un eje central. Los biólogos plantean la hipótesis de que los primeros equinodermos eran sésiles y que la simetría radial evolucionó como una adaptación a dicho estilo de vida. Su simetría radial permite a estos animales responder de manera efectiva en toda dirección de su ambiente circundante.

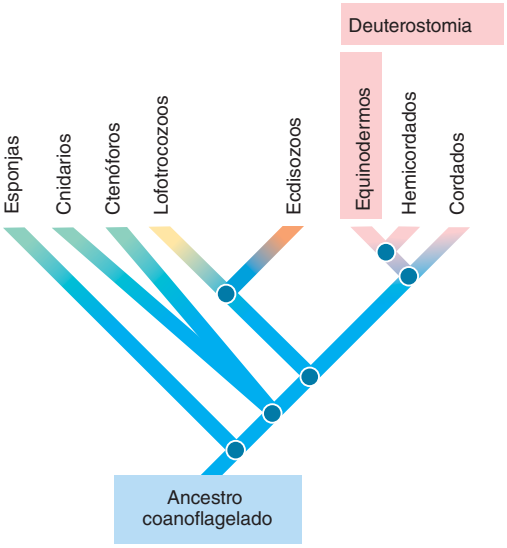
La característica derivada más exclusiva de los equinodermos es el **sistema vascular acuífero**, una red de canales y cámaras llenos con fluido. En la estrella de mar, por ejemplo, el agua de mar entra a través de pequeños poros en el *madreporito*, una estructura con forma de colador sobre la superficie corporal. Cilios que recubren los canales del sistema mueven el agua. Ramificaciones del sistema vascular acuífero conducen a numerosos **pies ambulacrales** diminutos que se extienden cuando se llenan con fluido. Cada pie ambulacral recibe fluido del sistema principal de canales. Un saco muscular redondo, o **ámpula**, en la base del pie, almacena fluido y se usa para operar el pie tubular. Una válvula separa cada pie tubular de otras partes del sistema. Cuando cierra la válvula, la ámpula se contrae y fuerza fluido hacia el pie tubular. El fluido hace que se extienda el pie tubular. En la parte inferior del pie, una estructura tipo ventosa presiona contra cualquier superficie sobre la que se apoye el pie tubular y se adhiere a ella. El sistema vascular acuífero funciona en la alimentación y el intercambio de gases, y sirve como esqueleto hidrostático importante en la locomoción.

Otra característica única de los equinodermos es el **endoesqueleto**, un esqueleto interno, cubierto por una delgada epidermis ciliada. El endoesqueleto consiste en placas de carbonato de calcio ($CaCO_3$) y espinas. El nombre *Equinodermata*, derivado de palabras que significan "piel con espinas", fue inspirado por las espinas que se proyectan hacia afuera desde el endoesqueleto. Algunos grupos tienen espinas modificadas con forma de pinzas, llamadas **pedicelarios**, sobre la superficie corporal. Estas estructuras, que sólo se encuentran en los equinodermos, mantienen la superficie del animal libre de detritus.

Los equinodermos tienen un celoma bien desarrollado que contiene fluido celómico que transporta materiales. Aunque su estructura varía en diferentes grupos, el sistema digestivo completo es el sistema corporal más prominente. En las diversas clases se encuentran varias estructuras respiratorias. No presentan órganos excretores. El sistema nervioso es simple, y por lo general consiste en un anillo nervioso con nervios que se extienden fuera de él. Los equinodermos no tienen cerebro. Los sexos por lo común están separados, y óvulos y espermatozoides usualmente se liberan en el agua, donde tiene lugar la fecundación.

Los equinodermos evolucionaron a partir de ancestros con simetría bilateral, probablemente durante el período Cámbrico temprano. Lograron máxima diversidad hacia mediados de la era Paleozoica, hace aproximadamente 400 ma. Hacia comienzos de la era Mesozoica, hace 251 ma, declinaron y dejaron cinco grupos principales que sobreviven hasta el presente. Los biólogos han identificado alrededor de 7000 especies vivientes y más de 13,000 especies extintas. Todos los equinodermos

habitan ambientes marinos. Se encuentran en el océano en todas las profundidades. Este libro considera los cinco grupos existentes: clase Crinoidea, lirios de mar y estrellas pluma; clase Asteroidea, estrellas de mar; clase Ophiuroidea, estrellas cesta y estrellas quebradizas; clase Echinoidea, erizos de mar y dólares de arena; y clase Holothuroidea, pepinos de mar (**FIGURA 32-1** y **TABLA 32-1**).



D. J. Wrobel/Monterey Bay Aquarium

(a) Clase Crinoidea. Las estrellas pluma usan sus delgados apéndices articulados para aferrarse a la superficie de una roca o arrecife de coral. Pueden arrastrarse y con frecuencia se alejan para escapar a los depredadores.

©Stubblefield Photography/Shutterstock

(b) Clase Asteroidea. Estrella de mar anaranjada y roja (*Fromia monilis*) sobre coral burbuja.

Robert Dunne/Photo Researchers, Inc.

(c) clase Ophiuroidea. Estrella quebradiza margarita (*Ophiopholis aculeata*), fotografiada en Muscongus Bay, Maine.

D. J. Wrobel/Monterey Bay Aquarium

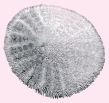
(d) Clase Echinoidea. Con su cuerpo circular aplanado, el dólar de arena (*Dendraster excentricus*) está adaptado para enterrarse en el fondo marino.

Peter Scoones/Seaphoto, Ltd.

(e) Clase Holothuroidea. Un pepino de mar (*Thelonota*) yergue su cuerpo para desovar.

FIGURA 32-1 Equinodermos representativos

TABLA 32-1 Clases de equinodermos

Clase y animales representativos		Características
Crinoidea Estrellas pluma, lirios de mar		Estrellas pluma mótiles; lirios de mar, sésiles, adheridos al lecho marino mediante tallos; superficie oral sobre lado superior de disco; pie tubular a lo largo de brazos plumosos atrapa organismos microscópicos.
Asteroidea Estrellas de mar		Brazos (rayos) extendidos desde disco central; pie tubular sobre superficie inferior de cada brazo; boca en centro de superficie inferior de disco; depredadores carnívoros y carroñeros.
Ophiuroidea Estrellas cesta, estrellas quebradizas		Parecen estrellas de mar, pero tienen brazos largos y delgados y más de ellos se proyectan desde el disco central; pie tubular usado para recolectar y manipular alimento.
Echinoidea Erizos de mar, dólares de arena		Placas esqueléticas aplanadas y fusionadas para formar una testa; los dólares de arena se entierran en la arena y se alimentan de partículas orgánicas; los erizos de mar pastan por las algas.
Holothuroidea Pepinos de mar		El cuerpo es un alargado saco muscular; la boca está rodeada por tentáculos que son pies tubulares modificados; animales lentos que viven en el fondo marino; muchas especies eyectan órganos cuando las condiciones son malas; para defenderse, pueden sacar unos túbulos desde el ano.

Las estrellas pluma y los lirios de mar se alimentan por suspensión

Las estrellas pluma y los lirios de mar (clase **Crinoidea**) son los equinodermos vivientes más antiguos (vea la figura 32-1a). Aunque se conocen muchos crinoideos extintos, se han identificado relativamente pocas especies vivientes. Las estrellas pluma son mótiles, aunque con frecuencia permanecen en la misma ubicación durante largos períodos. Los lirios de mar son sésiles y permanecen adheridos al lecho marino mediante un tallo.

Los crinoideos remueven alimento suspendido del agua. Muchos brazos plumosos ramificados se extienden hacia arriba. Numerosos pies tubulares con forma de pequeños tentáculos se ubican a lo largo de los brazos plumosos. Dichos pies tubulares están recubiertos con moco que atrapa organismos microscópicos. La **superficie oral** (ubicación de la boca) está en el lado superior del disco. En todos los demás equinodermos, la boca se ubica en el lado interior del disco, hacia el sustrato.

Muchas estrellas de mar capturan presas

Las estrellas de mar son asteroideos (clase **Asteroidea**; vea la figura 32-1b). Sus cuerpos consisten en un disco central de donde se extienden de 5 a más de 20 brazos, o rayos (**FIGURA 32-2**). La superficie inferior de cada brazo tiene cientos de pares de pies tubulares. El endoesqueleto consiste en una serie de placas calcáreas que permiten cierto movimiento de los brazos. Delicadas branquias dérmicas, pequeñas extensiones de la pared corporal, realizan el intercambio de gases. La boca se encuentra en el centro del lado inferior del disco.

La mayoría de las estrellas de mar son depredadores carnívoros y carroñeros que se alimentan de crustáceos, moluscos, anélidos e incluso otros equinodermos. Ocasionalmente capturan peces pequeños. El sistema vascular acuífero de las estrellas de mar no permite movimientos rápidos, de modo que sus presas comúnmente consisten en animales estacionarios o de movimiento lento, como las almejas.

Para atacar una almeja u otro molusco bivalvo, la estrella de mar lo monta y asume una posición corcovada mientras monta a horcajadas el borde opuesto a la articulación. Luego, manteniéndose en posición con su pie tubular, la estrella de mar desliza su delgado estómago flexible a través de su boca y entre las valvas (partes de la concha) cerradas, o ligeramente abiertas, de la almeja. Mientras la almeja todavía se encuentra en su concha, la estrella de mar segrega enzimas que digieren las partes blandas de la almeja hasta la consistencia de una sopa espesa. Cuando la estrella de mar ingiere la carne parcialmente digerida, la digiere aún más con enzimas segregadas por glándulas digestivas ubicadas en cada brazo.

El sistema circulatorio de las estrellas de mar está deficientemente desarrollado y quizás es de poca ayuda en el transporte de materiales. En su lugar, fluido celómico, que llena el gran celoma y baña los tejidos internos, asume esta función. Los desechos metabólicos pasan al exterior mediante difusión a través del pie tubular y branquias dérmicas. El sistema nervioso consiste en un anillo de tejido nervioso que envuelve la boca y un nervio que se extiende desde este anillo hacia cada brazo.

Las margaritas de mar son un curioso grupo de asteroideos caracterizado por pequeños cuerpos aplanados con forma de disco (menos de 1 cm de diámetro) sin brazos ni boca. Habitan en madera rica en bacterias hundida en aguas profundas y aparentemente absorben bacterias a través de su superficie corporal.

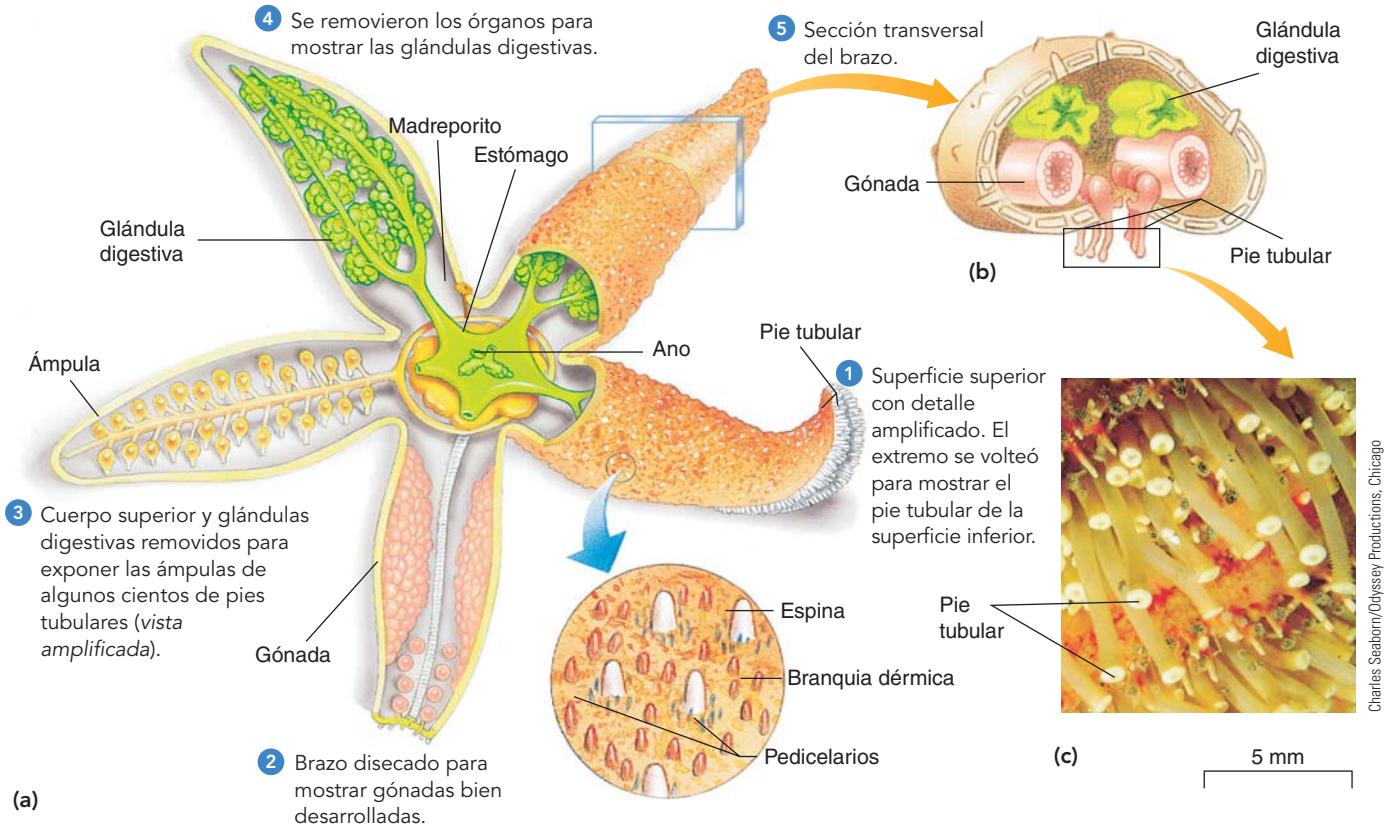


FIGURA 32-2 **Plan corporal de una estrella de mar**

(a) Estrella de mar vista desde arriba, con sus brazos en varias etapas de disección. Estructuras similares están presentes en cada brazo, pero algunos órganos no se muestran con la finalidad de destacar ciertas estructuras. El estómago de dos partes está en el disco central, con el ano en la superficie aboral (*superior*) y la boca abajo, sobre la superficie oral. **(b)** Sección transversal de brazo y pie tubular. **(c)** MO de pie tubular de estrella de mar.

Estrellas cesta y estrellas quebradizas constituyen el grupo más grande de equinodermos

Estrellas cesta y estrellas quebradizas (estrellas serpiente) constituyen el grupo más grande de equinodermos (clase **Ophiuroidea**) tanto en número de especies como de individuos (vea la figura 32-1c). Estos animales se parecen a las estrellas de mar en cuanto a que sus cuerpos consisten en un disco central con brazos. Sin embargo, los brazos son largos y delgados y más notablemente destacados desde el disco central. Algunas estrellas quebradizas usan sus brazos para locomoción y hacen movimientos de remado. Sus pies tubulares carecen de ventosas; pueden usarlos para recolectar y manipular alimento y también pueden tener una función sensorial, acaso la del gusto.

Erizos de mar y dólares de arena tienen espinas móviles

Los erizos de mar y los dólares de arena (clase **Echinoidea**) no tienen brazos (vea la figura 32-1d y la fotografía de apertura del capítulo). Sus placas esqueléticas son aplanadas y fusionadas para formar una concha sólida llamada testa. El cuerpo aplanado del dólar de arena está adaptado para enterrarse en la arena, donde se alimenta de diminutas partículas orgánicas. Los dólares de arena tienen espinas más pequeñas que los erizos de mar.

Muchos erizos de mar pacen algas, y raspan el lecho marino con sus dientes calcáreos. Los erizos de mar usan su pie tubular para locomoción. También se empujan con sus espinas móviles. En algunas especies, las espinas que cubren el cuerpo pueden penetrar la carne y son difíciles de remover. Tan atemorizantes son estas espinas que los nadadores de las playas tropicales con frecuencia tienen la precaución de usar zapatos cuando se aventuran fuera de la costa, donde estos alfileteros vivientes pueden habitar en abundancia.

Los pepinos de mar son lentos animales alargados

Los pepinos de mar (clase **Holothuroidea**) reciben su nombre de manera adecuada, pues algunas especies tienen aproximadamente el tamaño y la forma de un pepino. El cuerpo alargado es un flexible saco muscular (vea la figura 32-1e). La boca generalmente está rodeada por un círculo de tentáculos que son pies ambulacrales modificados. El endoesqueleto consiste en placas microscópicas incrustadas en la pared corporal. El sistema circulatorio, que está más enormemente desarrollado que en otros equinodermos, funciona para transportar oxígeno y acaso nutrientes.

Los pepinos de mar son animales lentos que por lo general viven en el fondo del mar, en ocasiones enterrados en el cieno. Algunos pastan con sus tentáculos, mientras otros estiran sus tentáculos rami-

ficados en el agua y esperan que la cena flote hacia ellos. Algas y otros bocaditos son capturados en moco a lo largo de los tentáculos.

Un interesante hábito de algunos pepinos de mar es la evisceración, en la que el tubo digestivo, estructuras respiratorias y gónadas se expulsan del cuerpo, generalmente cuando las condiciones ambientales no son favorables. Cuando las condiciones mejoran, regeneran las partes perdidas. Incluso más curioso, cuando ciertos pepinos de mar están irritados o bajo ataque, ¡dirigen su parte trasera hacia el enemigo y disparan túbulos rojos desde su ano! Estas inusuales armas se vuelven pegajosas en el agua de mar y el animal atacante queda desesperadamente enmarañado en el enredijo de túbulos con forma de espagueti. Algunos de estos túbulos liberan una sustancia tóxica.

Repaso

- ¿Cuáles son las tres características derivadas de los equinodermos? Describa cada una.
- ¿Cómo difieren las estrellas de mar de los crinoideos? ¿De los erizos de mar?

32.3 LOS CORDADOS: CARACTERÍSTICAS DEFINITORIAS

OBJETIVO DE APRENDIZAJE

3 Describir las características de los cordados, incluidas cuatro características derivadas compartidas.

En la actualidad, los biólogos asignan los cordados (filo **Chordata**) a tres grupos, o subfilos: urocordados, animales marinos llamados *tunicados*; cefalocordados, animales marinos llamados *anfioxos*; y vertebrados, animales con columna vertebral. Los sistemáticos actualmente debaten si los urocordados o los cefalocordados son el grupo hermano de los cordados (**FIGURA 32-3**).

Los cordados son deuteróstomos. Son celomados con simetría bilateral, un plan corporal de tubo dentro de tubo, y tres capas germinales bien desarrolladas. Cuatro características derivadas compartidas distinguen a los cordados de todos los otros grupos de animales. Estas características, que evolucionaron en conexión con sus métodos evolutivos de locomoción y de obtención de alimento, incluyen el notocordio; el cordón nervioso tubular dorsal; una cola postanal; y un endostilo o glándula tiroidea.

1. Todos los cordados tienen un **notocordio** durante alguna etapa de su ciclo de vida. El notocordio es una barra dorsal longitudinal compuesta de cartílago. El notocordio es firme pero flexible, y sostiene al cuerpo.
2. En algún momento de su ciclo de vida, los cordados tienen un **cordón nervioso tubular dorsal**. El cordón nervioso cordado difiere del cordón nervioso de la mayoría de los otros animales en que se ubica en forma dorsal en lugar de ventralmente, es hueco en vez de sólido, y es singular en vez de doble.
3. Los cordados tienen una larva o embrión con una **cola postanal** muscular, un apéndice que se extiende posterior al ano.
4. El **endostilo** es un surco en el piso de la faringe que segrega moco y atrapa partículas de alimento en el agua de mar que pasa a través de la faringe. El endostilo está presente en las larvas de urocordados, cefalocordados y lampreas. La glándula tiroides evolucionó a partir del endostilo y está presente en todos los otros cordados.

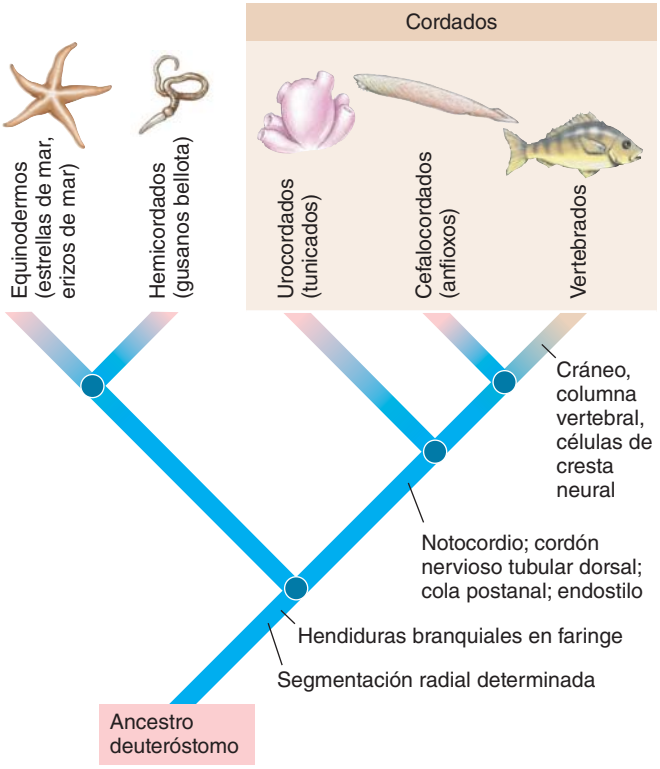


FIGURA 32-3 Relaciones evolutivas de los cordados
Este cladograma muestra relaciones filogenéticas hipotéticas entre deuteróstomos, incluidos cordados (*región marrón claro*), con base en datos estructurales y de ADN. Las posiciones relativas de urocordados y cefalocordados pueden cambiar conforme se consideren nuevos datos.

Los cordados tienen **faringotremas** (también llamadas *hendiduras branquiales faríngeas*) o arcos faríngeos durante alguna época en su ciclo de vida (**FIGURA 32-4**). En el embrión, una serie de arcos y surcos branquiales alternados se desarrollan en la pared corporal en la región faríngea (garganta). Los arcos faríngeos se extienden lateralmente desde la porción anterior del tubo digestivo hacia los surcos. En los cordados acuáticos, el tejido se separa donde los arcos se unen a los surcos, y forman hendiduras.

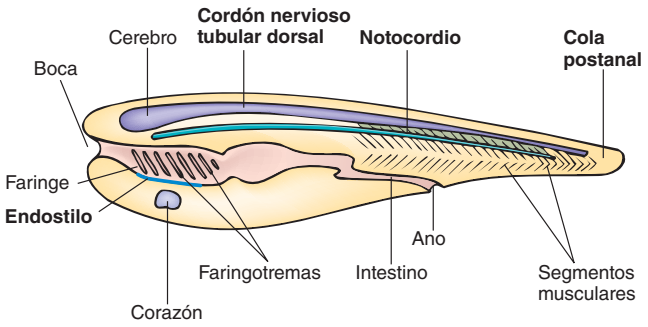


FIGURA 32-4 Plan corporal cordado generalizado
Observe las características derivadas compartidas: notocordio; cordón nervioso tubular dorsal; cola postanal; y endostilo. Otras características clave incluyen faringotremas y músculos segmentados.

La faringe perforada evolucionó por primera vez como adaptación para filtrar el alimento. Conforme el agua fluía a través de la boca y salía de la faringe a través de las hendiduras branquiales, las partículas de alimento suspendidas quedaban atrapadas en moco. Más tarde, evolucionaron modificaciones, y adaptaron las hendiduras branquiales para el intercambio de gases en los peces y algunos otros vertebrados acuáticos. Temprano en la evolución vertebrada, los arcos faríngeos anteriores evolucionaron en mandíbulas. Los arcos faríngeos no son una característica derivada de los cordados porque ellos también están presentes en los hemicordados.

Usualmente, los cordados tienen un endoesqueleto y un sistema circulatorio cerrado con un corazón ventral. Los cordados tienen cuerpos segmentados, pero la especialización es tan pronunciada que la segmentación básica del plan corporal puede no ser aparente. Por ejemplo, en los vertebrados, aunque la segmentación del cuerpo no es obvia, músculos y nervios están organizados en segmentos.

Repaso

- ¿Cuáles son cuatro características derivadas compartidas de los cordados?
- ¿Cómo se diferencia el cordón nervioso cordado del cordón nervioso de la mayoría de los otros animales?

32.4 CORDADOS INVERTEBRADOS

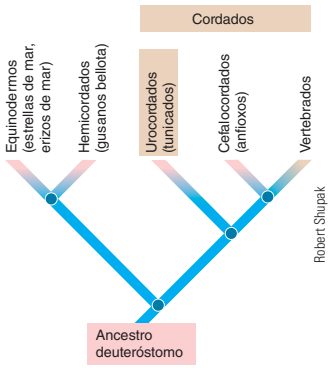
OBJETIVO DE APRENDIZAJE

4 Comparar tunicados y anfioxos, y resumir la filogenia de los cordados.

Algunos cordados no son vertebrados. Los cordados invertebrados incluyen tunicados (urocordados) y anfioxos (cefalocordados).

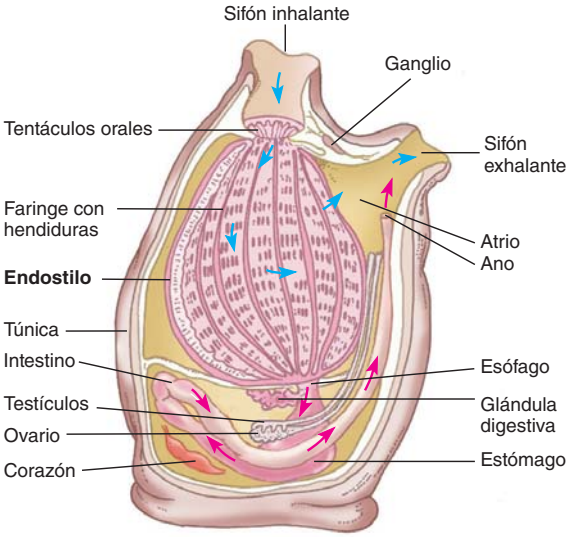
Los tunicados son animales marinos comunes

Los **tunicados**, o **urocordados** (subfilo **Urochordata**), incluyen las ascidias y sus parientes (**FIGURA 32-5**). Los tunicados larvarios tienen características típicas de los cordados y superficialmente parecen renacuajos. El cuerpo expandido tiene una faringe con hendiduras, y la larga cola muscular contiene un notocordio y un cordón nervioso tubular dorsal. Algunos tunicados (*apendicularias*) retienen sus características cordadas y la habilidad para nadar. Estos animales son miembros comunes del zooplancton.



Robert Shupak

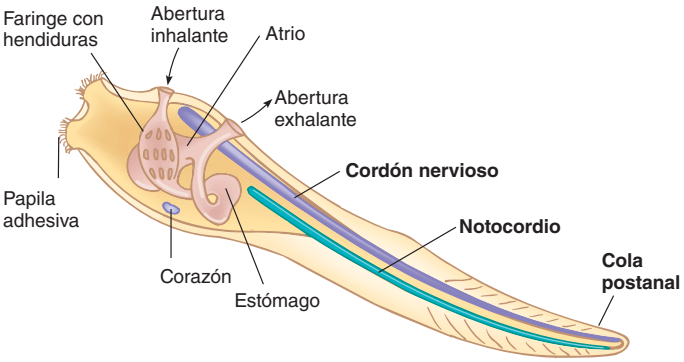
(a) Sifones inhalante (*arriba*) y exhalante (*lado*) de *Halocynthia aurantium*, un tunicado solitario.



(b) Vista lateral de un tunicado adulto. Las flechas azules representan el flujo de agua, y las flechas rojas representan la ruta del alimento.

Richard A. Cloney/University of Washington

(c) Etapa larvaria natatoria de una especie colonial, *Distaplia occidentalis*.



(d) Estructura interna de un tunicado larvario (*vista lateral*).

FIGURA 32-5 ***Animada*** **Plan corporal tunicado**

La mayoría de los tunicados son **ascidias**, conocidas comúnmente como sifones de mar (clase Ascidiacea). Una larva de sifón de mar nada durante algún tiempo, luego se adhiere a una roca, pilote o al fondo del mar. Pierde su cola, notocordio y gran parte de su sistema nervioso. Los sifones de mar adultos tienen forma de barril y son animales marinos sésiles, a diferencia de otros cordados. De hecho, con frecuencia se confunden con esponjas o cnidarios. Sólo las faringotremas, el endostilo y la estructura de sus larvas indican que el sifón marino es un cordado.

Los tunicados adultos desarrollan una cubierta protectora, o **túnica**, que puede ser blanda y transparente o bastante coriácea. Curiosamente, la túnica consiste en un carbohidrato muy parecido a la celulosa. La túnica tiene dos aberturas: el sifón inhalante, a través del cual entra el agua y el alimento; y el sifón exhalante, a través del cual pasan al exterior agua, productos de desecho y gametos. Los sifones de mar reciben su nombre por su práctica, cuando está irritado, de expulsar con fuerza un chorro de agua desde el sifón exhalante.

Los tunicados se alimentan por filtración, y remueven el plancton suspendido en el chorro de agua que pasa a través de la faringe. Las partículas de alimento quedan atrapadas en moco segregado por células en el *endostilo*, un surco que se extiende a lo largo de la faringe. Las células ciliadas de la faringe mueven el chorro de moco cargado con alimento hacia el esófago. Gran parte del agua que entra a la faringe sale a través de las faringotremas hacia el **atrio** (cámara) y se descarga mediante el sifón exhalante.

Algunas especies de tunicados forman grandes colonias donde los miembros comparten una túnica y un sifón exhalante comunes. Las formas coloniales con frecuencia se reproducen asexualmente mediante gemación. Las formas sexuales por lo general son hermafroditas.

Los anfioxos muestran claramente características de cordados

La mayoría de los **cefalocordados** (subfilo **Cephalochordata**) pertenecen al género *Branchiostoma*, que consiste en animales usualmente conocidos como **anfioxos**. Los anfioxos son animales translúcidos con forma de pez, de 3 a 8 cm de largo y puntiagudos en ambos extremos. Están ampliamente distribuidos en mares poco profundos. Las larvas pueden nadar libremente, pero los adultos por lo general se entierran en la arena en agua poco profunda cerca de la costa. En algunas partes del mundo son una importante fuente de alimento. Una pescadería china reporta una captura anual de 35 toneladas (alrededor de mil millones de anfioxos).

Las características de los cordados están enormemente desarrolladas en los anfioxos. El notocordio se extiende desde la punta anterior ("cabeza"; de ahí el nombre *Cephalochordata*) hasta la punta posterior. Un cordón nervioso tubular dorsal también se extiende a lo largo del animal, y muchos pares de faringotremas son evidentes en la larga región faríngea (**FIGURA 32-6**). Aunque superficialmente son similares a los peces, los anfioxos tienen un plan corporal mucho más simple. No tienen aletas pareadas, mandíbulas, órganos sensoriales, corazón o una cabeza o cerebro bien definidos.

Como los tunicados, los anfioxos se alimentan por filtración. Cilios en la boca y faringe llevan una corriente de agua hacia la boca. Microscópicos organismos en el agua quedan atrapados en el moco segregado por el endostilo, y luego se mueven hacia el intestino mediante cilios en batimiento.

El agua pasa a través de las faringotremas hacia el atrio, una cámara con una abertura ventral (el *atrioporo*) ubicado anterior al ano. Los desechos metabólicos se eliminan mediante *protonefridios* ciliados, ordenados en segmentos, que abren en el atrio. A diferencia de la circulación en otros invertebrados, la sangre fluye anteriormente en el vaso ventral y posteriormente en el vaso dorsal de los anfioxos. Este patrón circulatorio es similar al de los peces.

Los sistemáticos debaten la filogenia de los cordados

Fósiles de cordados primitivos contribuyen a la comprensión de la filogenia cordada. Los cordados invertebrados tienen cuerpo blando y no dejan muchos fósiles. Sin embargo, algunos fósiles clave bien preservados que datan del Cámbrico medio se encontraron en Burgess

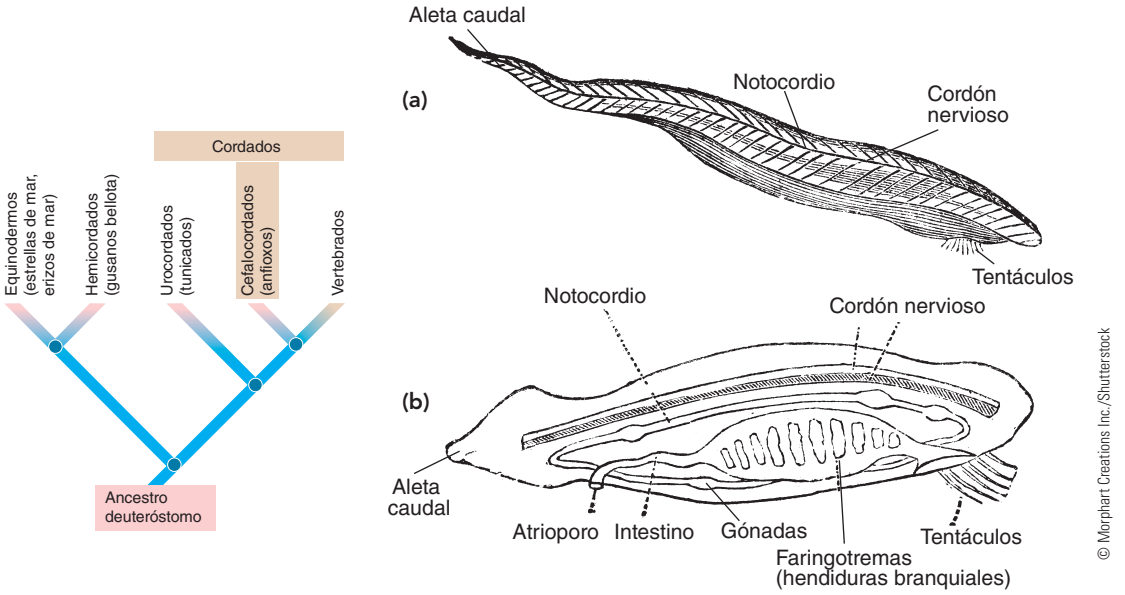


FIGURA 32-6 ***Animada*** **Plan corporal cefalocordado**

(a) Fotografía de un anfioxo, *Branchiostoma*. Observe las prominentes hendiduras branquiales faríngeas.
(b) Sección longitudinal que muestra características derivadas y otras estructuras internas.

Shale de Columbia Británica, Canadá. En Chengjian y Haikou, China, se descubrieron sitios de fósiles cámbricos tempranos. En Chengjiang, rocas de grano fino de hace aproximadamente 530 millones de años de antigüedad preservaron animales de cuerpo blando, incluidos *Haikouella*, con cierto detalle. *Haikouella* medía entre 2 y 3 cm de largo y poseía un cordón nervioso, notocordio, branquias, segmentos musculares y cerebro. Muchos biólogos ven a *Haikouella* como un cordado primitivo. Algunos investigadores plantean la hipótesis de que este fósil representa una forma transicional entre cefalocordados y vertebrados.

Pikaia, un fósil con forma de anfioxo descubierto en Burgess Shale, tenía un notocordio primitivo con músculos adheridos al mismo que permitían la locomoción. Con aproximadamente 4 cm de largo, *Pikaia* tenía una aleta caudal y quizás filtraba alimento del agua. *Pikaia* se considera un cordado temprano, muy probablemente un cefalocordado.

¿Cuál es el grupo hermano del vertebrado: cefalocordados o urocordados? Los datos estructurales así como los moleculares sugieren que los cefalocordados son el grupo hermano de los vertebrados. El ancestro más reciente de cefalocordados y vertebrados podría parecer una larva tunicada. Importantes características derivadas compartidas incluyen la presencia de notocordio, cordón nervioso y cola postanal en los adultos. Otra es la presencia de **somitas**, una serie de bloques pareados de mesodermo que se desarrollaron a cada lado del notocordio. Las somitas son estructuras temporales que definen la segmentación del embrión. En los vertebrados, origina las vértebras, costillas y ciertos músculos esqueléticos. Otra semejanza entre cefalocordados y vertebrados es el cordón nervioso anfioxo, que tiene regiones especializadas, y corresponde a los cerebros anterior y medio de los vertebrados. Datos moleculares apoyan los cefalocordados como grupo hermano de los vertebrados, con base en semejanzas en secuencias génicas ribosómicas y mitocondriales.

Sin embargo, con base en secuencias genómicas de tunicados (incluido el tunicado *Ciona intestinalis*), algunos biólogos argumentan que el genoma urocordado corresponde más estrechamente con el del ancestro cordado y que los urocordados son el grupo hermano de los vertebrados. El tunicado *Ciona intestinalis* es un excelente organismo modelo para estudiar el desarrollo cordado, pues su genoma consiste sólo de aproximadamente 16,000 genes que codifican proteínas, el conjunto básico de genes que se encuentra en cordados. Es interesante que más o menos el 80% de los genes de *Ciona* se encuentren en los vertebrados. De hecho, *Ciona* tiene la mayoría de las familias de genes vertebrados, pero en forma simplificada. Por ejemplo, *Ciona* sólo tiene una sola copia de cada familia genética involucrada en señalización celular y reconocimiento del desarrollo, mientras que los vertebrados tienen dos o más copias de estas familias de genes. (Una familia de genes es un puñado de genes que evolucionaron con el tiempo a partir de un solo gen ancestral a través de duplicación y divergencia.) Algunas de las copias "adicionales" probablemente evolucionaron para codificar nuevas estructuras o funciones. *Ciona* también tiene genes para algunas estructuras y procesos vertebrados, aun cuando no exprese dichos genes.

Aunque continúa el debate acerca de la filogenia cordada y el grupo hermano de los vertebrados, en esta edición de *Biología* se considera a los cefalocordados como el grupo hermano de los vertebrados.

Repaso

- ¿Cómo se evidencian las principales características cordadas derivadas en una larva tunicada y en un tunicado adulto?
- Si el lector descubriera un pequeño animal con forma de pez a lo largo de la costa, ¿cómo lo identificaría como anfioxo?

32.5 INTRODUCCIÓN A LOS VERTEBRADOS

OBJETIVOS DE APRENDIZAJE

5 Describir cuatro características derivadas compartidas de los vertebrados.

6 Describir los principales taxones de vertebrados existentes.

Con alrededor de 50,000 especies descritas, los **vertebrados** (subfilo **Vertebrata**) son menos diversos y mucho menos numerosos que los insectos. Sin embargo, los vertebrados rivalizan con los insectos en sus adaptaciones a una gran variedad de estilos de vida (**FIGURA 32-7**). Además de las características cordadas básicas, los vertebrados tienen algunas características derivadas compartidas que no se encuentran en otros grupos.

La columna vertebral es una característica derivada de los vertebrados

Los vertebrados se distinguen de otros cordados en que tienen una **columna vertebral** que forma el eje esquelético del cuerpo. Este sostén flexible se desarrolla alrededor del notocordio, y en la mayoría de las especies sustituye principalmente al notocordio durante el desarrollo embrionario. La columna vertebral consiste en segmentos cartilaginosos u óseos llamados **vértebras**. Proyecciones dorsales de las vértebras encierran el cordón nervioso en toda su longitud. Anterior a la columna vertebral, un **cráneo** cartilaginoso u óseo encierra y protege el cerebro, el extremo anterior agrandado del cordón nervioso.

El cráneo y la columna vertebral son partes del *endoesqueleto*. En contraste con el exoesqueleto no vivo de muchos invertebrados, el endoesqueleto vertebral es un tejido vivo que crece con el animal. Algunos vertebrados (peces sin mandíbulas y cartilaginosos) tienen esqueletos hechos de cartílago. Sin embargo, en la mayoría de los vertebrados, el esqueleto principalmente es hueso, un tejido que contiene fibras hechas de la proteína colágeno. La dura matriz de hueso consiste en el compuesto hidroxiapatita, compuesta principalmente de fosfato de calcio.

Muchas características comunes a los vertebrados se derivaron de un grupo de células llamadas **células de cresta neural** (vea el capítulo 17). Estas células que se encuentran sólo en los vertebrados, aparecen al principio del desarrollo y migran a diferentes partes del embrión. Las células de cresta neural permiten alcanzar o influyen en el desarrollo de muchas estructuras, incluyendo nervios, músculos de la cabeza, cráneo y mandíbulas.

Recuerde que los genes *Hox* son importantes en la determinación de patrones de desarrollo en los embriones. Específicamente, los genes *Hox* determinan el destino de las células en el eje antero-posterior. Dichos genes se presentan en grupos sobre cromosomas específicos. Todos los invertebrados y primeros cordados estudiados tienen un cúmulo de genes *Hox*, pero los vertebrados tienen cuatro grupos duplicados. Otros grupos genéticos, que incluyen algunos factores que codifican transcripción, también se duplicaron durante la evolución de los primeros vertebrados. La importancia de estos cambios genéticos es el foco de la investigación actual, pero es razonable plantear la hipótesis de que el aumento en complejidad genética contribuyó al desarrollo de cuerpos más complejos y variados.

Recuerde que los invertebrados muestran una tendencia evolutiva hacia la **cefalización**, la concentración de células nerviosas y órganos sensoriales en una cabeza definida. La evolución de las vértebras se caracteriza por cefalización *pronunciada*. El cerebro se vuelve más grande

PUNTO CLAVE Este cladograma proporciona un marco para comprender la evolución de la diversidad de los vertebrados y adaptaciones a los ambientes acuático y terrestre.

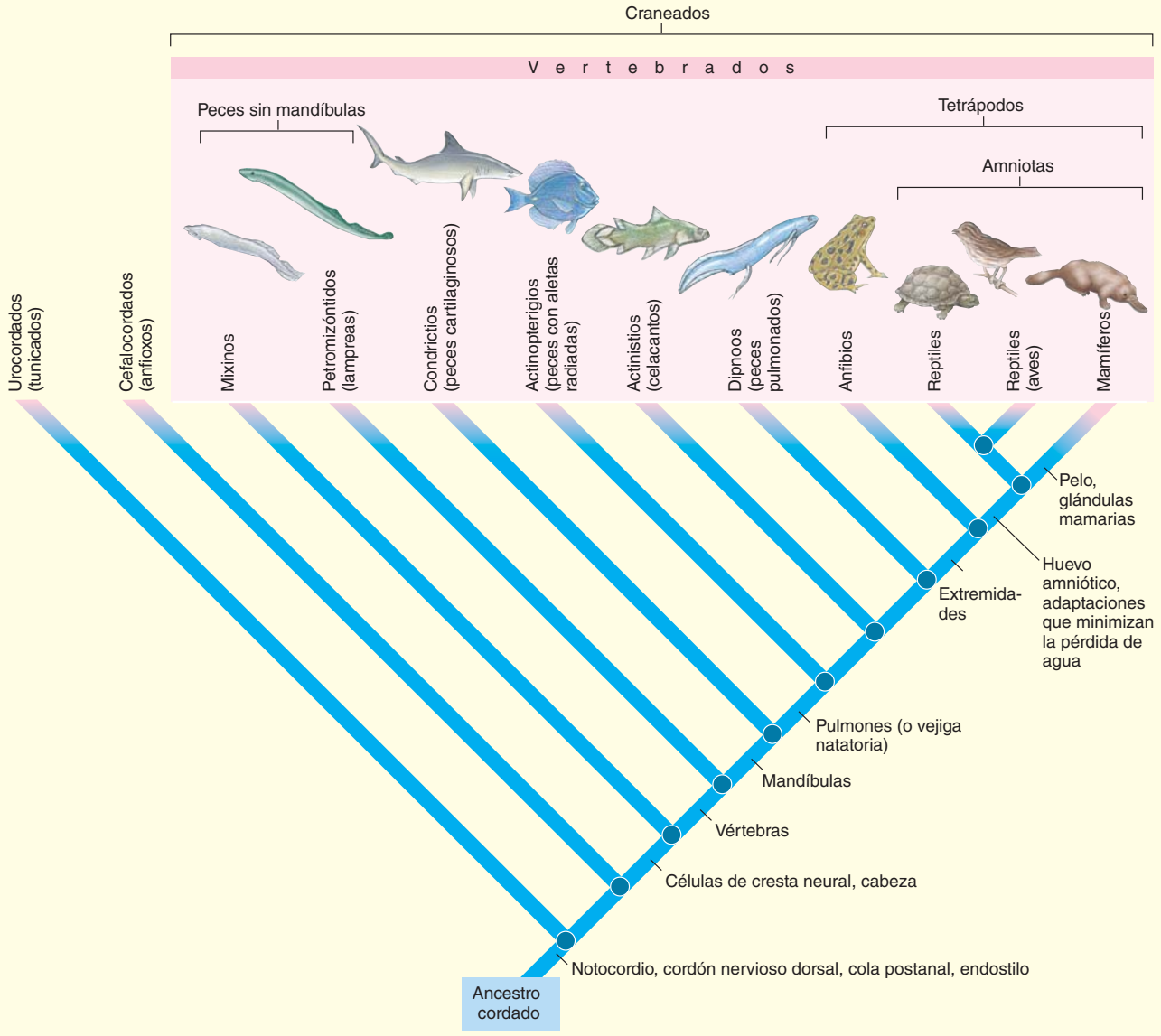


FIGURA 32-7 ***Animada*** **Relaciones evolutivas de vertebrados existentes**

Este cladograma representa una interpretación filogenética de la filogenia vertebrada. En él se indica la evolución de ciertas características clave. Conforme se recolecten y consideren nuevos datos, los detalles del cladograma probablemente cambiarán. La figura 32-20 es un cladograma más detallado para relaciones amniotas.

y más elaborado, y sus diversas regiones se especializan para realizar diferentes funciones. Ya sean 10 o 12 pares de **nervios craneales** salen del cerebro y se extienden hacia varios órganos del cuerpo. Los vertebrados tienen órganos sensoriales bien desarrollados concentrados en la cabeza: ojos; oídos que sirven como órganos del equilibrio y, en algunos vertebrados, también para escuchar; y órganos para el olfato y el gusto.

La mayoría de los vertebrados tienen dos pares de apéndices. Las aletas de los peces son apéndices que estabilizan al pez en el agua. Aletas pareadas pectorales y pélvicas también se utilizan en la dirección. Los biólogos plantean la hipótesis de que los apéndices articulados que facilitan la locomoción sobre tierra evolucionaron a partir de las aletas lobuladas (divididas) de los peces pulmonados.

Los vertebrados tienen un sistema circulatorio cerrado con corazón ventral y sangre que contiene hemoglobina. El tubo digestivo completo tiene regiones especializadas y grandes glándulas digestivas (hígado y páncreas). Varias *glándulas endocrinas*, que son glándulas sin ductos, segregan hormonas. Riñones pareados regulan el equilibrio de fluidos. Los sexos usualmente están separados.

Los primeros vertebrados probablemente fueron animales marinos. En contraste con tunicados y anfioxos, que usan cilios para generar una corriente de agua hacia la boca y filtrar partículas de alimento del agua, los vertebrados usan músculos para alimentarse. Algunos vertebrados usan músculos para impulsarse en una corriente de agua de donde pueden extraer tanto alimento como oxígeno. Los músculos en la pared del tubo digestivo son más poderosos que los cilios y quizá contribuyeron a un aumento tanto en tamaño como en actividad de los primeros vertebrados. Una faringe muscular pudo permitir a los animales triturar presas pequeñas después de su captura. La evolución de sistemas sensoriales más efectivos, un cerebro más complejo y órganos que pudieran sostener la actividad creciente fueron importantes en el cambio de la alimentación por filtración a un estilo de vida más activo.

La taxonomía vertebrada es una obra en continua construcción

El estudio de las relaciones evolutivas de los vertebrados es un importante foco de investigación. Los fósiles vertebrados más antiguos incluyen *Haikouichthys*, conodontes y un grupo conocido como *ostracodermos* (que se estudia en la siguiente sección). *Haikouichthys* era un animal con forma de pez de aproximadamente 2.5 cm de longitud. Tenía muchas características que se encuentran en los vertebrados y algunos investigadores consideran que se trató de un pez primitivo sin mandíbulas.

Los **conodontes** eran simples cordados con forma de pez, con arcos branquiales, segmentos musculares y aletas. Tenían ojos grandes y complejos ganchos parecidos a dientes que probablemente utilizaban para capturar presas. Los conodontes fueron abundantes desde el Precámbrico hasta el período Triásico tardío; se les ha identificado en varios lechos fósiles alrededor del mundo. Análisis cladísticos sugieren que los conodontes fueron vertebrados primitivos.

Los vertebrados existentes más antiguos en evolucionar eran *agnatos* (*a*, "sin"; y *gnatos*, "mandíbula"): los mixinos, seguidos por las lampreas. Los biólogos asignan los mixinos a la clase *Myxini* y las lampreas a la clase *Petromyzontida* (del griego *petros*, "piedra"; y *myzon*, "succionar"; las lampreas se sostienen a las rocas mediante sus bocas para evitar ser arrastradas por las corrientes).

Algunos sistemáticos argumentan que los mixinos no califican muy bien como vertebrados. Aunque tienen muchas características vertebradas, incluido un cráneo, los mixinos no tienen trazas de vértebras. El notocordio es su único sostén axial. Algunos biólogos usan el término **Craniata**, con base en la presencia de un cráneo, para designar un clado que incluye los vertebrados más los mixinos. Ven a los mixinos como el grupo hermano de todos los otros craneados. Sin embargo, análisis moleculares recientes apoyan la clasificación de los mixinos como vertebrados. Los mixinos pudieron evolucionar a partir de vertebrados que tenían vértebras pero que las perdieron durante el curso de su evolución.

Si se incluye Myxini, los vertebrados existentes actualmente se asignan a nueve clases: seis clases de peces y tres de tetrápodos (vertebrados con cuatro extremidades) (**TABLA 32-2** y vea la figura 32-7). Algunos biólogos dan a peces y tetrápodos estatus de superclase: superclase **Pisces** y superclase **Tetrapoda**. En este esquema de clasificación, los peces incluyen mixinos, lampreas y cuatro clases de peces mandibulados: *Chondrichthyes, Actinopterygii, Actinistia* y *Dipnoi*.

Los vertebrados terrestres de cuatro extremidades, o **tetrápodos**, incluyen la clase *Amphibia* (ranas, sapos y salamandras); la clase *Reptilia* (lagartos, serpientes, tortugas, cocodrilos y aves); y la clase *Mammalia*, los mamíferos. Reptiles y mamíferos forman un clado conocido como *amniotas*, animales completamente adaptados a la vida sobre tierra.

Repaso

- ¿Qué características derivadas compartidas distinguen a los vertebrados del resto de los cordados?
- ¿Cuáles son las seis clases de peces? ¿Las tres clases de tetrápodos?

32.6 PECES SIN MANDÍBULAS

OBJETIVO DE APRENDIZAJE

7 Distinguir entre los principales grupos de peces sin mandíbulas.

Algunos de los vertebrados más antiguos conocidos, llamados de manera colectiva **ostracodermos**, consistían en varios grupos de pequeños peces acorazados sin mandíbulas que vivían en el fondo y colaban su alimento del agua (vea la figura 21-11). Gruesas placas óseas protegían sus cabezas de los depredadores, y gruesas escamas cubrían sus troncos y colas. La mayoría de los ostracodermos carecían de aletas. En rocas del período Cámbrico se han encontrado fragmentos de escamas de ostracodermo, pero la mayoría de los fósiles ostracodermos provienen de los períodos Ordovícico y Silúrico. Se extinguieron hacia finales del período Devónico.

Como los ostracodermos, los mixinos y lampreas contemporáneos no tienen ni mandíbulas ni aletas pareadas. Son animales con forma de anguila, de hasta 1 m de largo. Su piel lisa carece de escamas y se sostienen mediante un esqueleto cartilaginoso y notocordio bien desarrollado.

Los mixinos, asignados a la clase **Myxini**, son carroñeros marinos (**FIGURA 32-8**). Excavan en busca de gusanos y otros invertebrados o depredan peces muertos y enfermos. Los mixinos usan proyecciones con forma de dientes desde sus lenguas para desprender carne de la presa. Para hacer palanca, un mixino puede amarrarse en un nudo

Tom McHugh/ Photo Researchers, Inc.

FIGURA 32-8 ***Animada*** Mixino del Pacífico (*Eptatretus stoutii*)
El mixino tiene un cuerpo flexible y puede formar vueltas en forma de nudos. Anuda su cola y luego desliza el nudo hacia su cabeza. Al anudarse obtiene el apalancamiento necesario cuando desprende carne de su presa. El anudarse ayuda al mixino a remover el exceso de limo de su cuerpo.

TABLA 32-2 Clases vertebradas existentes

Clase		Ejemplos	Características
Myxini		Mixinos	Peces marinos sin mandíbulas que carecen de apéndices pareados; el notocordio es su único sostén axial; carecen de vértebras, de modo que algunos biólogos los clasifican como craneados, mas no como vertebrados.
Petromyzontida		Lampreas	Peces sin mandíbulas, marinos y de agua dulce, con esqueleto de cartílago; cráneo completo y vértebras rudimentarias; eclosionan como pequeñas larvas.
Chondrichthyes		Tiburones, rayas, quimeras	Peces mandibulados, marinos y de agua dulce, con esqueleto de cartílago; notocordio sustituido por vértebras en los adultos; branquias; escamas placoideas; dos pares de aletas; ovíparos, ovovivíparos o vivíparos (algunas especies); órganos sensoriales bien desarrollados (incluido sistema de línea lateral).
Actinopterygii (peces con aletas radiadas)		Perca, salmón, atún, trucha	Peces óseos marinos y de agua dulce; branquias; vejiga natatoria; generalmente ovíparos.
Actinistia (peces con aletas lobuladas)		Celacantos	Peces óseos; depredadores marinos nocturnos de peces; aletas lobuladas.
Dipnoi		Peces pulmonados	Peces óseos de agua dulce; cuatro extremidades de tamaño similar, que son semejantes en estructura y posición a los de los tetrápodos.
Amphibia		Salamandras, ranas y sapos, cecilias	Tetrápodos; larvas acuáticas usualmente experimentan metamorfosis en adulto terrestre; intercambio de gases a través de pulmones y/o piel húmeda; el corazón consiste en dos aurículas y un solo ventrículo; circulación sistémica y pulmonar.
Reptilia		Tortugas, lagartos, serpientes, cocodrilos	Amniotas* con escamas córneas; adaptados para reproducción en tierra (fecundación interna, concha coriácea, amnios); pulmones; ventrículos de corazón parcialmente divididos.
		Petirrojos, pelícanos, águilas, patos, pingüinos, avestruces	Amniotas con plumas; extremidades anteriores modificadas como alas; cuerpo compacto aerodinámico; corazón de cuatro cámaras; endotérmicos; llamados vocales y cantos complejos.
Mammalia		Monotremas (Protheria), marsupiales (Metatheria), Eutheria (mamíferos con placentas bien desarrolladas)	Amniotas con pelo; hembras nutren a las crías con glándulas mamarias; diferenciación de dientes; tres huesos en el oído medio; diafragma; corazón de cuatro cámaras; endotérmicos; sistema nervioso enormemente desarrollado.

*En la figura 32-20 se muestra un cladograma de clasificación de amniotas.

sobre sí mismo. Como mecanismo de defensa, los mixinos segregan grandes cantidades de fluido que forman limo pegajoso en agua de mar. El mixino se vuelve tan resbaladizo que los depredadores no pueden atraparlo.

Las lampreas son vertebrados sin mandíbulas asignados a la clase **Petromyzontida**. Algunas pasan su vida adulta en el océano y regresan al agua dulce para reproducirse. Muchas especies de lampreas adultas son parásitas de otros peces (**FIGURA 32-9**). Las lampreas parásitas adultas tienen un disco succionante circular alrededor de la boca, que se encuentra en el lado ventral del extremo anterior del cuerpo. Con este disco para adherirse a un pez, la lamprea perfora a través de la piel de su huésped con dientes córneos (hechos de queratina) sobre el disco y la lengua. Entonces la lamprea inyecta un anticoagulante en su huésped y succiona sangre y tejidos blandos.

Como en los mixinos, el notocordio persiste a lo largo de su vida y no se sustituye con una columna vertebral. Sin embargo, las lampreas tienen rudimentos de vértebras, segmentos cartilaginosos llamados *arcos neuronales* que se extienden dorsalmente alrededor de la médula espinal.

Tom Stack / Tom Stack & Associates

(a) Tres lampreas adheridas a un pez carpa mediante sus bocas de ventosa. Observe la ausencia de mandíbulas y aletas pareadas.

Courtesy of Dr. Kiyoko Uehara

(b) Boca de ventosa de lamprea adulta (*Entosphenus japonicus*). Observe los dientes con forma de rallador.

FIGURA 32-9 ***Animada*** **Lampreas**
Las lampreas parásitas se adhieren al pez y succionan fluidos corporales. Las heridas que dejan en el pez pueden ser mortales.

Repaso

- ¿En qué se parecen lampreas y mixinos a los ostracodermos?
- ¿Cómo difieren los mixinos de otros peces?

32.7 EVOLUCIÓN DE MANDÍBULAS Y EXTREMIDADES: PECES CON MANDÍBULAS Y ANFIBIOS

OBJETIVO DE APRENDIZAJE

8 Trazar la evolución de los peces con mandíbulas y los tetrápodos primitivos; describir los anfibios modernos.

Imagine intentar cazar alimento y luego comerlo sin mandíbulas o extremidades. Éste fue el reto de los vertebrados primitivos y ayuda a explicar por qué los peces sin mandíbulas son principalmente carroñeros y parásitos. La evolución de mandíbulas a partir de una porción del esqueleto del arco branquial y el desarrollo de aletas permitió a los peces convertirse en depredadores activos. Con mandíbulas un animal puede asir y sostener una presa viva mientras la come. La evolución de aletas permitió a los peces nadar más rápido y con más control. Los peces con mandíbulas y aletas tienen muchas oportunidades nuevas para capturar alimento.

La evidencia fósil sugiere que las mandíbulas y las aletas pareadas evolucionaron durante los períodos Silúrico tardío y Devónico. Dos grupos primitivos de peces con mandíbulas, ahora extintos, fueron los **acantodios**, peces acorazados con espinas pareadas y aletas pectoral y pélvica, y los **placodermos**, peces acorazados con aletas pareadas (**FIGURA 32-10**). El éxito de los vertebrados con mandíbulas quizás contribuyó a la extinción de los ostracodermos.

Cuando las aletas de ciertos peces evolucionaron en extremidades hace aproximadamente 370 ma, fue posible un tipo diferente de locomoción. Estos peces pudieron moverse en aguas poco profundas y humedales en busca de alimento. Cuando los primeros tetrápodos, anfibios, se mudaron a tierra, estuvieron a su disposición nuevas oportunidades de hábitat y alimento.

(a) Un acantodio. *Climatius* fue un acantodio de piel espinosa con grandes espinas en las aletas y cinco pares de aletas accesorias entre los pares pectoral y pélvico. *Climatius* era un pez pequeño que alcanzaba una longitud de 8 cm.

(b) Un placodermo. *Dinichthys* fue un placodermo gigante que crecía hasta 8 m de largo. (La mayoría de los placodermos sólo medían más o menos 20 cm de largo). Su cabeza y tórax estaban cubiertos con una armadura ósea, pero el resto del cuerpo y cola estaban desnudos.

FIGURA 32-10 **Primitivos peces con mandíbulas**
Acantodios y placodermos florecieron en el período Devónico.

La mayoría de los peces cartilaginosos habitan ambientes marinos

Los peces cartilaginosos, miembros de la clase **Chondrichthyes**, parecían una forma marina exitosa en el período Devónico. La clase Chondrichthyes, que es considerada monofilética, incluye tiburones y rayas

(**FIGURA 32-11**). La mayoría de las especies son habitantes marinos, pero algunos invadieron agua dulce. Con excepción de las ballenas, los tiburones son los vertebrados vivientes más grandes. Algunos tiburones ballena (*Rhincodon*) superan los 15 m de longitud.

La mayoría de las mantarrayas son criaturas aplanadas que viven parcialmente enterradas en la arena. Sus enormes aletas pectorales los impulsan sobre el fondo, donde se alimentan de mejillones y almejas. La mantarraya látigo tiene una cola con forma de látigo y una espina barbada en su base que puede infligir una lesión dolorosa. La mantarraya eléctrica tiene órganos eléctricos a los lados de la cabeza. Estos músculos modificados pueden descargar suficiente corriente eléctrica (hasta 200 volts) para atontar peces bastante grandes así como nadadores humanos.

Los condrictios conservan su esqueleto embrionario cartilaginoso. Aunque este esqueleto no se sustituye con hueso, un depósito de sales de calcio puede fortalecerlo. Todos los condrictios tienen mandíbulas pareadas y dos pares de aletas. La piel contiene **escamas placoides**, que son estructuras con forma de dientes (**FIGURA 32-12**). El recubrimiento de la boca contiene escamas más grandes, pero en esencia similar, a las que funcionan como dientes. Los dientes de otros vertebrados son homólogos a estas escamas. Los dientes de tiburón están incrustados en la carne y no adheridos a la mandíbula; nuevos dientes se desarrollan continuamente en hileras detrás de los dientes funcionales y migran hacia adelante para sustituir cualquiera que se haya perdido.

Jeffrey L. Rotman/Peter Arnold, Inc.

(a) Mantarraya de arrecife (*Taeniura lymma*). Las mantarrayas usualmente se alimentan de mariscos y peces que habitan el fondo marino.

Kelvin Aitken/Peter Arnold, Inc.

(b) El gran tiburón blanco (*Carcharodon carcharias*). Fotografiado en Australia, este tiburón se considera el tiburón más peligroso para los humanos. En realidad sólo es blanco en su aspecto ventral; el resto del cuerpo es gris pardusco o gris azulado.

FIGURA 32-11 ***Animada*** **Peces cartilaginosos**

El aerodinámico cuerpo del tiburón está adaptado para nado rápido. La sustentación la proporcionan la forma del cuerpo y las aletas, y la acción del nado rápido. El tiburón almacena gran cantidad de aceite en su gran hígado (que puede representar hasta el 30% del peso corporal). Grasas y aceites disminuyen la densidad global de los peces y contribuyen a la flotabilidad. Incluso así, el cuerpo del tiburón es más denso que el agua, de modo que los tiburones tienden a hundirse a menos que naden activamente.

La mayoría de los tiburones son depredadores que nadan activamente y capturan y comen otros peces, así como crustáceos y moluscos. Los tiburones y rayas más grandes, al igual que las ballenas más grandes, se alimentan por filtración que filtran plancton del agua. Engullen agua a través de la boca. Conforme el agua pasa a través de la faringe y sale por las hendiduras branquiales, las partículas de alimento quedan atrapadas en una estructura parecida a colador.

Los tiburones depredadores son atraídos por la sangre, de modo que un nadador herido o un buceador que arrastra un pez arponeado son un blanco potencial. Sin embargo, a pesar de la imagen usual en libros y películas de los tiburones como monstruosos enemigos, la mayoría no se esfuerza por atacar a los humanos. De hecho, de las aproximadamente 350 especies de tiburones conocidas, menos de 30 se sabe atacan a los humanos.

El tiburón tiene un cerebro complejo y una médula espinal que está protegida por vértebras. Los órganos sensoriales bien desarrollados localizan de manera efectiva presas en el agua. Los tiburones pueden detectar otros animales de manera eléctrica antes de sentirlos por la vista o el olfato. **Electrorreceptores** en la cabeza del tiburón perciben débiles corrientes eléctricas generadas por la actividad muscular de los animales. El **órgano de línea lateral**, que se encuentra en todos los peces, es un surco a lo largo de cada lado del cuerpo, con muchas diminutas aberturas hacia el exterior. Células sensoriales en la línea lateral detectan vibraciones causadas por las olas y otros movimientos en el agua, incluidos los movimientos de depredadores o presas (vea la figura 43-7).

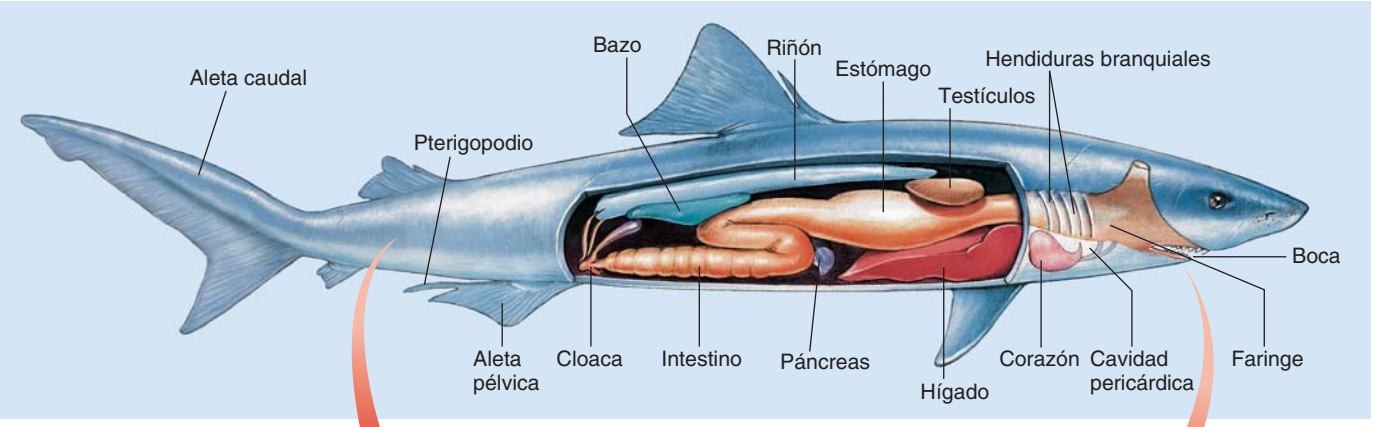
Los peces cartilaginosos no tienen pulmones. El intercambio de gases tiene lugar a través de sus cinco a siete pares de branquias. Una corriente de agua entra a la boca y pasa sobre las branquias y sale por hendiduras branquiales, lo que constantemente proporciona al pez un suministro fresco de oxígeno disuelto. Los tiburones que nadan activamente dependen de su movimiento para aumentar el intercambio de gases. Rayas y tiburones que pasan tiempo en lecho marino usan músculos de la mandíbula y faringe para bombear agua sobre sus branquias.

El tubo digestivo de los tiburones consiste en la cavidad bucal; una larga faringe que conduce al estómago; un corto intestino recto; y una **cloaca**, que se abre sobre la parte inferior del cuerpo y es característica de muchos vertebrados (vea la figura 32-12). El hígado y el páncreas descargan jugos digestivos en el intestino. La cloaca recibe desechos digestivos así como desechos metabólicos del sistema urinario. En las hembras, la cloaca también sirve como órgano reproductor.

Los sexos están separados, y la fecundación es interna. En el macho maduro, cada aleta pélvica tiene una delgada sección acanalada, conocida como **pterigopodio**, que se usa para transferir esperma a la cloaca de la hembra. Los óvulos se fecundan en la parte superior de los oviductos de la hembra. Parte del oviducto se modifica como una glándula de cáscara, que segrega un recubrimiento protector alrededor del óvulo.

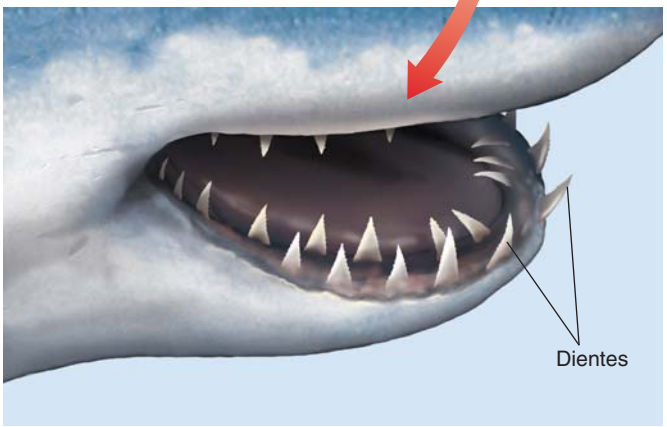
Las mantarrayas y algunas especies de tiburones son **ovíparas**; esto es: ponen huevos. No obstante, muchas especies de tiburones son **ovovivíparas**, lo que significa que sus crías están encerradas en huevos y se incuban dentro del cuerpo de la madre. Durante el desarrollo, la cría depende de la yema almacenada para su nutrición en lugar de la transferencia de materiales desde la madre. La cría nace después de eclosionar el huevo.

Algunas especies de tiburones son **vivíparas**. No sólo los embriones se desarrollan dentro del útero, sino gran parte de su nutrición llega a



(a) Estructura interna de un tiburón.

(b) Escamas placoides. Estas duras escamas protegen al tiburón contra los depredadores. La base de cada escama placoide está incrustada en la piel. Las escamas placoides son dientes modificados. Están cubiertas con esmalte duro.



(c) Dientes. Las escamas placoides están incrustadas en la carne a lo largo de la superficie interior del cartílago de la mandíbula, donde funcionan como dientes. Los tiburones tienen varias hileras de dientes. Los dientes viejos se desprenden y rápidamente se sustituyen.

FIGURA 32-12 Anatomía de un tiburón

ellos a través de la sangre de la madre. Los nutrientes se transfieren entre los vasos sanguíneos en el recubrimiento del útero y el saco vitelino que rodea a cada embrión.

Los peces con aletas radiadas dieron origen a los peces óseos modernos

Aunque los peces óseos aparecieron más temprano en el registro fósil que los peces cartilaginosos, ambos grupos pudieron evolucionar aproximadamente al mismo tiempo, durante el período Devónico. Los dos grupos comparten muchas características (como sustitución continua de dientes), pero también difieren en formas importantes.

La mayoría de los peces óseos se caracterizan por un esqueleto óseo con muchas vértebras. El hueso tiene ventajas sobre el cartílago porque brinda excelente apoyo y almacena calcio de manera efectiva. La mayoría de las especies tiene aletas flexibles, medianas y pareadas, sostenidas por largos rayos hechos de cartílago o hueso. Al traslaparse, escamas dérmicas óseas cubren el cuerpo. Un alerón óseo lateral, el **opérculo**, se extiende de manera posterior desde la cabeza y protege las branquias.

A diferencia de la mayoría de los tiburones, los peces óseos son ovíparos. Ponen una impresionante cantidad de huevos y los fertilizan externamente. Por ejemplo, ¡el pez sol pone más de 300 millones de huevos! Desde luego, la mayoría de los huevos y crías se convierten en alimento de otros animales. La probabilidad de sobrevivencia aumenta por ciertas adaptaciones en el comportamiento. Por ejemplo, muchas especies de peces construyen nidos para sus huevos y los protegen.

Durante el período Devónico, los peces óseos divergieron en dos grandes grupos: los **Sarcopterygii** y los **peces con aletas radiadas**, clase **Actinopterygii**. Fósiles de los más antiguos sarcopterigios datan del período Devónico, hace aproximadamente 400 ma. Pulmones y **aletas lobuladas** carnosas caracterizan a estos peces. Las aletas flexibles no estaban sostenidas por rayos de huesos, excepto en sus puntas. En vez de ello, las aletas estaban sostenidas por un grupo de huesos con articulaciones entre ellos. Dichas aletas tenían músculos que podían moverlas. Las aletas lobuladas pudieron evolucionar como una adaptación a la vida en el fondo del mar. El pez podía usar las aletas para empujar contra el fondo.

Los sarcopterigios primitivos evolucionaron a lo largo de dos líneas separadas: los **peces pulmonados** (clase **Dipnoi**) y los **peces con aletas lobuladas** (clase **Actinistia**). Ambos linajes tienen aletas lobuladas. Tres géneros de peces pulmonados sobreviven hoy en los ríos de África tropical, Australia y América del Sur.

Los peces con aletas radiadas experimentaron dos importantes radiaciones adaptativas. La primera se originó durante la era Paleozoica tardía a un grupo de peces cuya mayoría ahora está extinta. La segunda

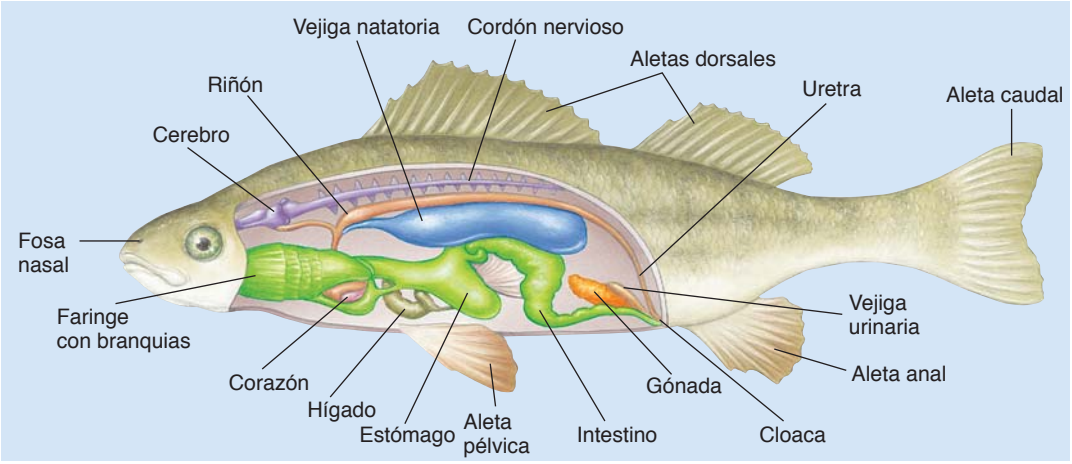


FIGURA 32-13 ***Animada*** **Perca, un pez óseo representativo**
La vejiga natatoria es un órgano hidrostático que permite al pez cambiar la densidad de su cuerpo y permanecer estacionario en una profundidad dada. Las aletas pectorales (*no mostradas*) y las aletas pélvicas son pareadas.

radiación comenzó durante la era Mesozoica temprana y dio origen a los modernos peces óseos.

El ancestro común de los peces óseos modernos tenía pulmones primitivos que podían intercambiar gases en el aire. Los pulmones para intercambio de gases los retuvieron los peces con aletas lobuladas y los peces pulmonados. En los peces con aletas radiadas, los pulmones se modificaron como **vejiga natatoria**, un saco de aire que ayuda a regular la flotabilidad (**FIGURA 32-13**). Huesos y músculos son más pesados que el agua, y sin la vejiga natatoria el pez se hundiría. Al regular el intercambio de gases entre su sangre y la vejiga natatoria, un pez puede controlar la cantidad de gas en la vejiga natatoria y en consecuencia cambiar la densidad global de su cuerpo. Esta habilidad permite a un pez óseo, en contraste con un tiburón, flotar a una profundidad de agua dada sin mucho esfuerzo muscular.

Existen más especies de peces óseos que de cualquier otro grupo vertebrado. Los biólogos han identificado alrededor de 49,000 especies vivientes de peces óseos de agua dulce y agua salada, de muchas formas y colores (**FIGURA 32-14**). Los peces óseos varían en tamaño desde el del *Paedocypris progenetica*, que se ha medido en menos de 8 mm de largo, hasta el del pez sol (o *Mola*; vea la figura 20-16c), que puede alcanzar 4 m y pesar aproximadamente 1 500 kg. *Paedocypris progenetica*, nativo de Indonesia, es el vertebrado más pequeño conocido.

La diversidad de peces óseos pudo resultar a partir de la acción de los genes *Hox*. Durante la radiación de los peces con aletas radiadas, cromosomas enteros se duplicaron, lo que resultó en uno o más grupos adicionales de genes *Hox*. El pez cebra (vea la figura 17-6d) tiene siete grupos *Hox*. Estos genes adicionales pudieron brindar el material genético para la evolución de las diversas especies de peces con aletas radiadas.

Los descendientes de los peces pulmonados se mudan a tierra

Los biólogos creen que los peces con aletas lobuladas se extinguieron hacia finales de la era Paleozoica, de modo que en 1938 la comunidad científica se entusiasmó mucho cuando un pescador comercial capturó uno en la costa de Sudáfrica. Desde esa época se han encontrado más de 200 especímenes de estos "fósiles vivientes" gigantes en aguas profundas en la costa sureste de África, las Islas Comores, Madagascar e Indonesia (**FIGURA 32-15**). Estos peces, conocidos como **celacantos**, miden casi 2 m de largo. Son depredadores nocturnos de otros peces.

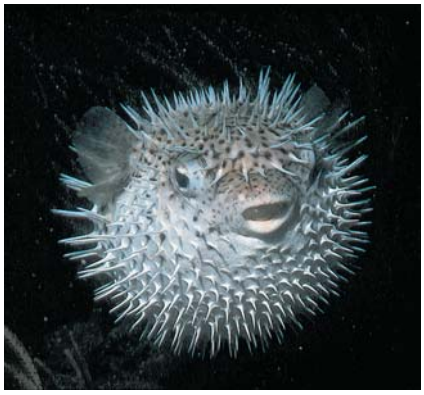
Hasta la década de 1980, la hipótesis prevaleciente era que los celacantos eran el fósil viviente representativo del grupo que dio origen a los vertebrados terrestres. Luego, algunos investigadores desafiaron esta hipótesis con datos morfológicos. Las aberturas nasales externas de los peces pulmonados fósiles y vivientes sugerían que, en lugar de los celacantos, ellos eran los ancestros de los vertebrados terrestres. Otras similitudes entre los peces pulmonados y los vertebrados terrestres son el esmalte dental y cuatro extremidades que tienen la misma estructura y posición (**FIGURA 32-16**). (Recuerde que las aletas de los peces pulmonados también son lobuladas).

Durante la década de 1990, la hipótesis de los peces pulmonados ganó apoyo por las comparaciones del ADN mitocondrial. Más recientemente, estudios submarinos de celacantos demostraron que este pez usa sus aletas musculares para nadar con lentitud en lugar de "caminar" sobre el fondo marino. En contraste, los peces pulmonados vivientes usan sus aletas para "caminar" sobre el lecho de los ríos. Ahora los biólogos generalmente están de acuerdo en que los ancestros de los peces pulmonados, en vez de los celacantos, dieron lugar a los **tetrápodos**.

Datos moleculares apoyan la evidencia estructural de que las extremidades de los tetrápodos evolucionaron a partir de las aletas lobuladas de los peces. Proteínas codificadas por ciertos genes reguladores, incluidos genes *Hox*, se encuentran en los mismos momentos de desarrollo y en las mismas posiciones tanto en extremidades como en aletas. Estos hallazgos indican que el desarrollo de extremidades y de aletas está gobernado por los mismos genes.

¿Qué impulsó la evolución de las extremidades de los tetrápodos? Una hipótesis sugiere que, durante las frecuentes sequías estacionales del período Devónico, los pantanos se mantenían estáticos o secaban por completo. Los peces con aletas lobuladas tenían una ventaja tremenda para sobrevivir bajo tales condiciones. Estaban sorprendentemente preadaptados para moverse hacia tierra. Tenían pulmones para respirar aire y sus robustas aletas carnosas podían soportar el peso del pez, de modo que podía emerger hacia tierra seca y dirigirse hacia otro charco o corriente.

Una hipótesis más reciente sostiene que las extremidades evolucionaron en un ambiente totalmente acuático. Los animales con extremi-



David Hall/Photo Researchers, Inc.

(a) Pejerizo común (*Diodon hystrix*). Este pez traga aire o agua para inflar su cuerpo, una estrategia que desalienta a depredadores potenciales. Fotografiado en las Islas Vírgenes.

Jeffrey L. Rotman/Peter Arnold, Inc.

(b) Pez loro *(Scarus gibbus).* El pez loro se alimenta de coral, lo muele en su tubo digestivo y extrae las algas coralinas. El pez elimina una fina arena blanca. Estos peces contribuyen a las playas de arena blanca en muchas partes del mundo. El pez loro comienza su vida como hembra y más tarde se convierte en macho.

Norbert Wu/Minden Pictures/NGS Image Collection

(c) Pez sapo. En algunos clados de peces sapo, el macho mucho más pequeño se adhiere a una hembra con sus agudos dientes y se convierte en un compañero parásito toda la vida. La mayoría de las especies tienen al menos una espina larga que se proyecta desde la parte media de la cabeza. Este "señuelo" se usa como cebo para atraer presas. Las más de 200 especies de peces sapo se asignan al orden Lophiliformes.

FIGURA 32-14 Peces óseos modernos

dades más desarrolladas podían moverse en agua poco profunda o se arrastran a través de densa vegetación acuática de manera más eficiente que sus ancestros con aletas lobuladas. ***Tiktaalik*** fue una forma transicional entre peces y tetrápodos (**FIGURA 32-17**). Los biólogos consideran al *Tiktaalik*, que vivió hace aproximadamente 375 ma (durante el período Devónico), un pez, pues tiene escamas y aletas. Sin embargo, *Tiktaalik* también tenía características de tetrápodo, como cuello móvil y costillas que sostenían pulmones.

Acanthostega fue uno de los más antiguos tetrápodos conocidos. Fósiles del período Devónico muestran que este animal tenía cuatro patas con dedos bien formados. Sin embargo, sus extremidades no eran suficientemente fuertes para caminar de manera eficaz sobre tierra. *Acanthostega* era un animal acuático, no un anfibio. *Ichthyostega* es el fósil anfibio más antiguo descubierto hasta el momento. Este animal tenía patas fuertes sostenidas por hombros bien desarrollados y huesos y músculos de cadera.

La selección natural favoreció a animales como *Ichthyostega*, que pudieron explorar humedales poco profundos y dirigirse hacia tierra seca. La capacidad para moverse en tierra, aunque fuera de manera torpe,

Mark Erdmann

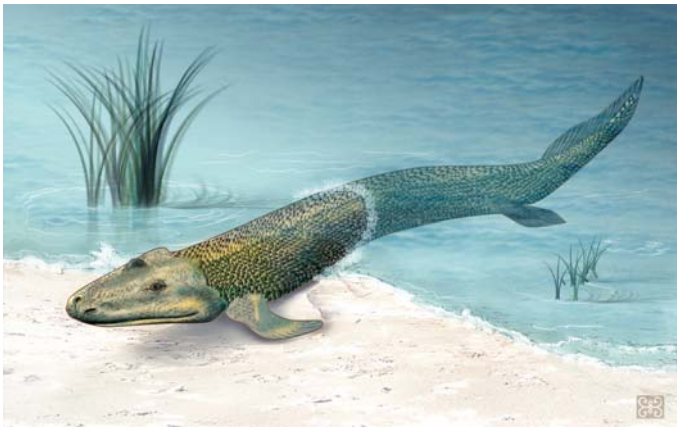
FIGURA 32-15 Buzo nadando con celacanto

Durante muchos años, los biólogos consideraron que los ancestros de este pez con aletas lobuladas (*Latimeria chalumnae*) dieron lugar a los anfibios.

Perennou Nuridsany/Photo Researchers, Inc.

FIGURA 32-16 Pez pulmonado sudamericano (*Lepidosiren paradoxus*)

Los peces pulmonados eran comunes en épocas Devónica y Carbonífera (de 400 ma a 300 ma). El pez pulmonado sudamericano tiene pulmones pareados en cualquier lado de la garganta y puede sobrevivir durante largos períodos si el río que habitan se seca.



Zina Deretsky/National Science Foundation

FIGURA 32-17 ***Animada*** ***Tiktaalik***
Este pez extinto, que alcanzaba 2.75 m de largo, tenía aletas con forma de extremidad y otras características de tetrápodo. .

brindó acceso a nuevas fuentes de alimento. Las plantas terrestres ya estaban establecidas, y los insectos y arácnidos terrestres evolucionaban rápidamente. Un vertebrado que pudiera sobrevivir en tierra tenía menos competencia por alimento. Sin embargo, el éxito en tierra requería la evolución de muchas grandes adaptaciones además de patas.

Como ya se estudió, los peces pulmonados tenían pulmones para el intercambio de gases. Esto era importante porque las branquias no pueden funcionar en aire. La vida sobre tierra también requirió la evolución de vértebras y músculos suficientemente fuertes para sostener el peso del cuerpo en el aire. Eran necesarias cubiertas corporales y otros mecanismos para proteger a los animales contra el efecto secante del aire.

La evolución de oídos que pudieran escuchar sonidos transmitidos a través del aire y mecanismos olfatorios para detectar olores transportados en el aire contribuyeron a la habilidad para encontrar alimento y parejas sexuales, y a evitar depredadores. Al principio, los animales regresaban al agua para reproducirse, pero a la larga evolucionaron adaptaciones que permitieron la reproducción en ambientes terrestres. La experiencia vertebrada temprana sobre tierra fue tan exitosa que este linaje dio lugar a los anfibios y, más tarde, a los reptiles, incluidas aves, y a los mamíferos.

Los anfibios fueron los primeros vertebrados terrestres exitosos

Los biólogos clasifican los anfibios modernos (clase **Amphibia**) en tres órdenes. El orden **Urodela** ("cola visible") incluye salamandras, salamandras acuáticas y tritones, todos animales con colas largas; orden **Anura** ("sin cola") constituido por ranas y sapos, con patas adaptadas para saltar; y orden **Apoda** ("sin pies") contiene las cecilias con forma de gusano (**FIGURA 32-18**). Aunque algunos anfibios adultos son muy exitosos como animales terrestres y viven en ambientes secos, la mayoría regresan al agua para reproducirse. Óvulos y espermatozoides usualmente se liberan en el agua.

Los anfibios experimentan **metamorfosis**, una transición de larva a adulto. Los embriones de la mayoría de ranas y sapos se desarrollan hasta ser larvas llamadas **renacuajos**. Estas larvas tienen colas y branquias, y la mayoría se alimenta con plantas acuáticas. Después de un tiempo, el renacuajo experimenta metamorfosis, que es regulada por hormonas segregadas por la *glándula tiroides*. Durante la metamorfosis, desaparecen las branquias y las hendiduras branquiales, la cola se reabsorbe y

Gerald and Buff Corsi/Tom Stack & Associates

(a) Rana dardo rojo (*Dendrobates histrionicus*). La venenosa rana dardo, nativa de América Central y del Sur, es activa durante el día. La mayoría tiene colores brillantes. Muchos segregan toxinas a través de su piel como una defensa química contra los depredadores.

© Maximilian Weinzier/Alamy

(b) Salamandra moteada (*Ambystoma maculatum*). Esta salamandra pasa la mayor parte de su tiempo bajo tierra. A comienzos de la primavera las salamandras moteadas se reúnen en estanques boscosos para reproducirse.

FIGURA 32-18 Anfibios modernos

emergen las extremidades. El tubo digestivo se acorta y la preferencia alimenticia cambia de material vegetal a una dieta carnívora; la boca se ensancha; se desarrolla una lengua; aparecen la membrana timpánica (tímpano) y los párpados; y la córnea cambia de forma. Muchos cambios bioquímicos acompañan la transformación de una vida completamente acuática a una anfibia.

Muchas salamandras, como el *Necturus*, no experimentan metamorfosis completa; conservan muchas características larvarias aun cuando sean adultos sexualmente maduros. Recuerde del capítulo 20 que éste es un ejemplo de **pedomorfosis** (vea la figura 20-17). Este tipo de desarrollo permite a estas salamandras permanecer acuáticas en lugar de tener que competir en tierra.

La coloración de los anfibios puede ocultarlos en su hábitat o puede ser muy brillante y destacado. Muchas de las especies con colores brillantes son venenosas (vea la figura 32-18a). Sus colores distintivos advierten a los depredadores que no encuentran un anfibio ordinario. Algunas ranas se camuflan al cambiar de colores.

Los anfibios adultos no dependen de manera exclusiva de sus pulmones primitivos para el intercambio de gases respiratorios. Su piel húmeda glandular, que carece de escamas y está plenamente suministrada con vasos sanguíneos, también sirve como superficie respiratoria. Las

numerosas glándulas de moco dentro de la piel ayudan a mantener la superficie corporal húmeda, lo que es importante en el intercambio de gases. El moco también vuelve resbaladizo al animal, lo que facilita su escape de los depredadores. Algunos anfibios tienen glándulas en su piel que segregan sustancias venenosas dañinas para los depredadores.

El corazón del anfibio está dividido en tres cámaras: dos **aurículas** que reciben sangre, y un solo **ventrículo** que la bombea hacia las arterias. Un doble circuito de vasos sanguíneos mantiene parcialmente separada la sangre rica en oxígeno de la sangre deficiente en oxígeno. La sangre pasa a través de **circulación sistémica** hacia los diversos tejidos y órganos del cuerpo. Luego, después de regresar al corazón, se dirige a la **circulación pulmonar**, hacia los pulmones y la piel, donde se recarga con oxígeno. La sangre rica en oxígeno regresa hacia el corazón para ser bombeada nuevamente hacia la circulación sistémica. En el capítulo 44 se comparan la anatomía del corazón y la circulación en varias clases de vertebrados.

Repaso

- Desde una perspectiva evolutiva, ¿cuál es la importancia de cada uno de los siguientes: (1) placodermos, (2) peces pulmonados, (3) peces con aletas radiadas, (4) *Ichthyostega* y (5) *Tiktaalik*?
- ¿Qué cambios permitieron a los anfibios moverse de la vida acuática como renacuajos, a la vida terrestre como adultos?

32.8 AMNIOTAS

OBJETIVOS DE APRENDIZAJE

9 Describir tres adaptaciones vertebradas a la vida terrestre.

10 Describir los reptiles (incluidas las aves) y dar un argumento para incluir las aves en el clado reptil.

11 Describir cinco características clave de los mamíferos; contrastar los mamíferos proterios (monotremas), metaterios (marsupiales) y euterios, y dar ejemplos de animales que pertenezcan a cada grupo.

La evolución de los reptiles a partir de anfibios ancestrales requirió muchas adaptaciones que les permitieron volverse completamente terrestres. La evolución del **huevo amniótico** fue un evento en extremo importante porque permitió a los vertebrados terrestres completar su ciclo de vida sobre tierra. El huevo amniótico contiene un **amnios**, una membrana que forma un saco lleno con fluido alrededor del embrión. El amnios brinda al embrión su propio "estanque" privado, lo que permite independencia de un ambiente acuoso externo. Además de mantener al embrión húmedo, el fluido amniótico sirve como amortiguador que acolchona al embrión en desarrollo.

La evolución del huevo amniótico es tan importante para el éxito de los vertebrados terrestres como los reptiles (incluidas aves) y mamíferos, que los biólogos se refieren a estos animales como **amniotas**. Los amniotas son un grupo monofilético porque tienen un ancestro común reciente que en sí mismo era amniota.

Además del amnios, el huevo amniótico tiene otras tres membranas extraembrionarias (no son parte del cuerpo en desarrollo): saco vitelino, corion y alantoides (**FIGURA 32-19**). Estas membranas protegen al embrión en desarrollo, almacenan nutrientes (*saco vitelino*), realizan intercambio de gases (*corión* y *alantoides*) y almacenan desechos (*alantoides*). En el capítulo 51 se estudia el desarrollo de las membranas extraembrionarias. Aunque la mayoría de los mamíferos existentes no ponen huevos, sus embriones tienen un amnios y otras membranas extraembrionarias.

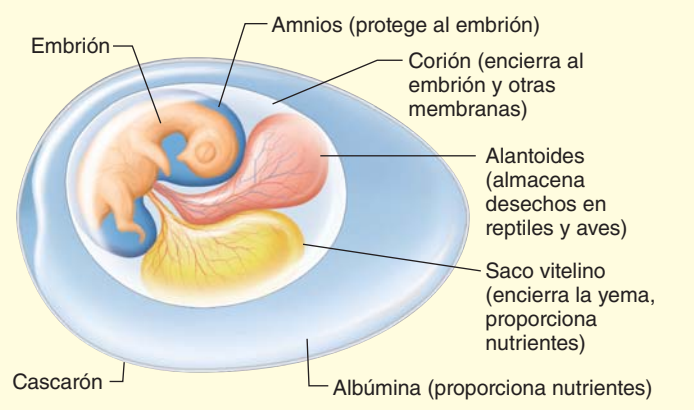


FIGURA 32-19 ***Animada*** **Un huevo amniótico**
El amnios es una membrana protectora que rodea al embrión. Otras membranas extraembrionarias son el saco vitelino, el alantoides y el corión.

Otra importante adaptación a la vida terrestre es una cubierta corporal que minimiza la pérdida de agua. Dicha cubierta presenta otro reto porque reduce severamente el intercambio de gases a través de la superficie corporal. Este reto se superó con la evolución de pulmones y sistemas circulatorios eficientes para el intercambio de oxígeno y dióxido de carbono. Los amniotas también tienen mecanismos fisiológicos para conservar el agua. por ejemplo, mucha del agua filtrada desde la sangre por los riñones es reabsorbida en los túbulos renales para disminuir la pérdida de fluido durante la excreción de desechos metabólicos.

La comprensión de la filogenia amniota está cambiando

Los profesores de biología alguna vez enseñaron que las tres clases de amniotas eran Reptilia, Aves y Mammalia. Sin embargo, el análisis cladístico determinó que la clase Reptilia no era un grupo monofilético sin las aves. Dado que incluía algunos de sus descendientes, mas no a todos, era un grupo parafilético (vea la figura 23-7). Por esta razón, la mayoría de los biólogos ahora clasifican las aves como un grupo de reptiles.

Los biólogos plantean la hipótesis de que los amniotas más primitivos parecían lagartos. Hacia el período Carbonífero tardío, hace aproximadamente 290 ma, los amniotas experimentaron una impresionante radiación adaptativa y divergieron en dos ramas principales: **diápsidos** y **sinápsidos** (**FIGURA 32-20** y **TABLA 32-3**). El término *diápsido* se refiere a los dos pares de aberturas en los huesos temporales que caracterizan los cráneos de estos animales. Los cráneos sinápsidos tienen un par de aberturas temporales. Los diápsidos abarcan todos los grupos de reptiles existentes, incluidas las aves y la mayoría de los reptiles existentes. Los sinápsidos incluyen los reptiles **terápsidos** extintos y los mamíferos.

Una segunda gran radiación adaptativa de amniotas ocurrió durante la era Mesozoica, que terminó hace aproximadamente 66 ma. Durante esa época los reptiles eran los animales terrestres dominantes (vea el capítulo 21). De hecho, la era Mesozoica se conoce como "la era de los reptiles". Estos animales radiaron hacia una impresionante variedad de estilos de vida ecológicos (vea las figuras 21-13, 21-14 y 21-15). Algunos podían volar, otros se volvieron marinos y muchos llenaron hábitats terrestres. Entre los principales grupos estaban los **pterosaurios**, los reptiles voladores; los **di-**

PUNTO CLAVE Los reptiles diápsidos dieron origen a las aves, y los sinápsidos a los mamíferos. Observe las cinco ramas principales (incluidas las aves) de los diápsidos existentes.

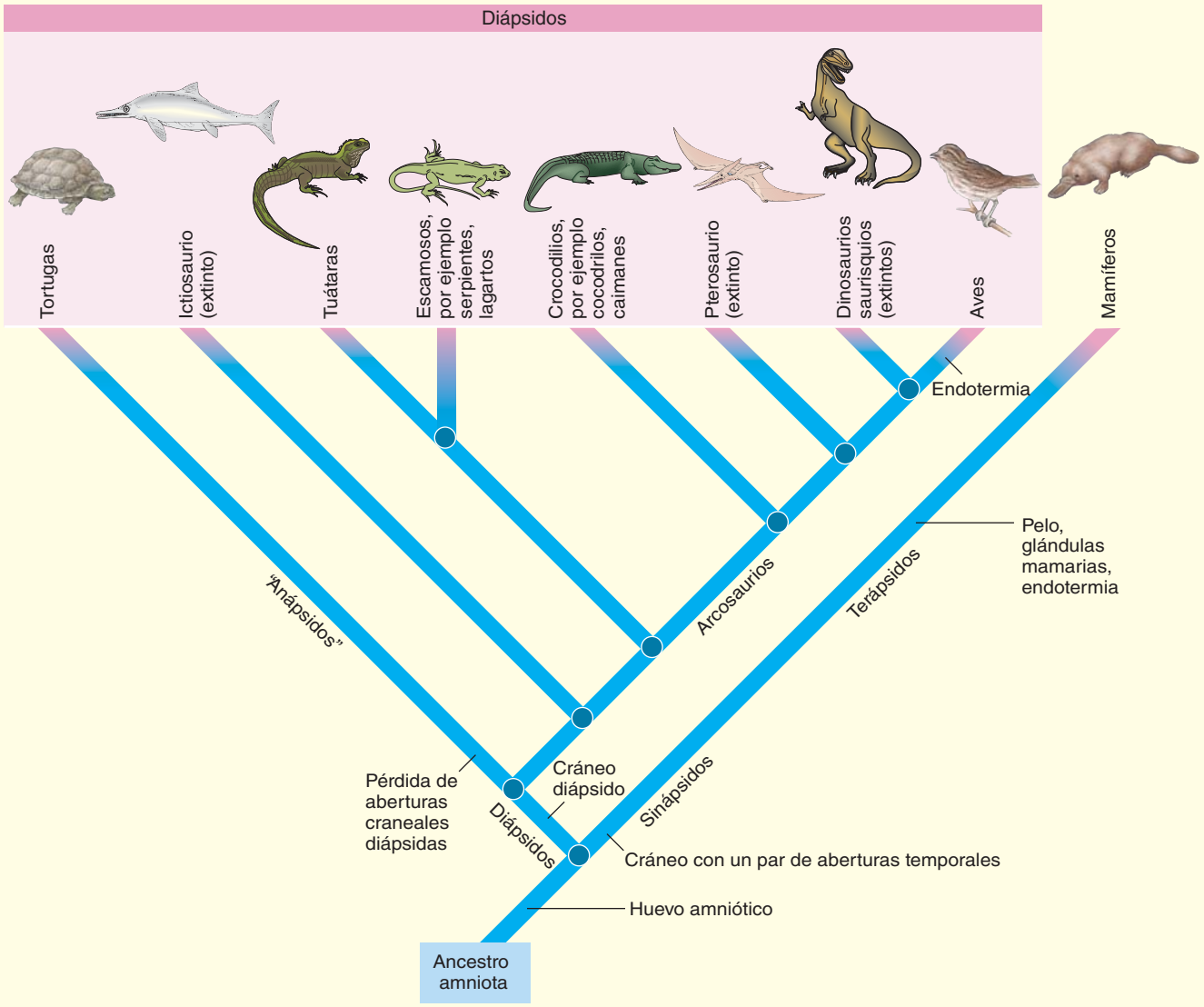


FIGURA 32-20 Relaciones evolutivas de algunos amniotas

Este cladograma muestra las relaciones evolutivas propuestas entre reptiles, aves y mamíferos. Muchas de estas relaciones se estudian actualmente y pueden reinterpretarse.

nosaurios saurisquios, un grupo que incluía *Tyrannosaurus* y *Diplodocus*; y los **dinosaurios ornitisquios**, incluido *Triceratops*.

Algunos de los dinosaurios estaban entre los animales terrestres más grandes que han caminado sobre la Tierra. Aparentemente algunos dinosaurios viajaban en grupos sociales y se hacían cargo de sus crías. La evidencia fósil apoya la hipótesis de que al menos algunos dinosaurios eran **endotérmicos**, lo que significa que usaban energía metabólica para mantener una temperatura corporal constante a pesar de los cambios en la temperatura del ambiente. Una ventaja de la endotermia es que permite a los animales ser más activos. En el capítulo 21 se estudian con más detalle la historia natural y la evolución de los dinosaurios y otros reptiles primitivos.

Los reptiles fueron los animales terrestres dominantes durante casi 200 millones de años. Luego, hacia el final de la era Mesozoica, muchos, incluidos todos los dinosaurios y pterosaurios, desaparecieron del registro fósil. De hecho, más de la mitad de todas las especies animales se extinguieron en esa época (vea el capítulo 21). Como resultado de esta extinción en masa, existen muchos más reptiles extintos que especies vivientes.

Los reptiles tienen muchas adaptaciones terrestres

Muchas de las características de los reptiles están adaptadas a la vida terrestre. El reptil hembra segrega un cascarón coriáceo protector alrededor del huevo, que ayuda a evitar que el embrión en desarrollo se deshidrate. El cascarón presenta un reto para la reproducción porque el espermatozoide no puede penetrarlo. La fecundación debe ocurrir dentro del cuerpo de la hembra antes de añadir el cascarón. En este proceso, el macho usa un órgano copulatorio (pene) para transferir espermato-

TABLA 32-3 Algunos grupos principales de reptiles no aviares

Subclase (superorden/orden)	Características importantes
Subclase Diápsida	Cráneo con dos pares de aberturas temporales
Orden Testudines (quelonios) Tortugas terrapenes y tortugas galápagos	Encerrados en concha ósea; pico de queratina en lugar de dientes; algunos pueden meter cabeza y patas en la concha; pérdida de aberturas temporales ("anápsidos").
Superorden Lepidosauria	Escamas solapadas; más exitoso de los reptiles modernos.
Orden Squamata Serpientes, lagartos, iguanas, anfisbenios (culebrillas ciegas)	Armadura flexible de escamas córneas solapadas, que desprenden. Lagartos: cuerpo delgado, usualmente con cuatro extremidades; párpados móviles. Serpientes: cuerpo alargado sin extremidades; mandíbula flexible holgadamente articulada; lengua bífida extensible.
Orden Sphenodonta Tuátaras	Tercer ojo bajo la piel de la frente; sólo dos especies existentes.
Superorden Ichthyosauria (extinto) Reptiles marinos del Mesozoico	Cuerpo con forma de delfín moderno; ojos grandes; colas verticales.
Superorden Archosauria	Principalmente terrestres; algunos especializados para el vuelo; ventrículo completamente dividido.
Orden Crocodilia Cocodrilos, yacarés, caimanes, gaviales	Corazón con cuatro cámaras; parientes existentes más cercanos de las aves.
Pterosauria (extinto) Reptiles voladores del Mesozoico	Alas membranosas.
Saurischia (extinto) Dinosaurios del Mesozoico (*Tyrannosaurus, Diplodocus*) **Las aves descendieron de este linaje**	Algunos eran carnívoros de dos patas; otros eran herbívoros de cuatro patas.
Ornithischia (extinto) Dinosaurios del Mesozoico (*Triceratops*)	Herbívoros bípedos y cuadrúpedos.
Subclase Synapsida	Cráneo con un par de aberturas temporales
Therapsida (extinto) **Los mamíferos descendieron de este linaje**	Muchas características como de mamífero; fueron los animales terrestres dominantes durante el Pérmico medio.

zoides al aparato reproductor femenino. Un amnios rodea al embrión conforme se desarrolla dentro del cascarón protector.

Las escamas córneas, duras y secas son parte de la piel del reptil y retardan la deshidratación, otra adaptación a la vida sobre tierra. Esta escamosa armadura protectora, que también protege al reptil de los depredadores, se desprende periódicamente. La piel seca del reptil no permite el intercambio efectivo de gases. Los pulmones de los reptiles están mejor desarrollados que los pulmones con forma de saco de los anfibios. Divididos en muchas cámaras, los pulmones de los reptiles ofrecen una mayor área superficial para el intercambio de gases.

La mayoría de los reptiles tienen un corazón de tres cámaras que es más eficiente que el corazón anfibio. El único ventrículo tiene una partición, aunque incompleta, que separa la sangre rica en oxígeno de la que es deficiente en oxígeno, lo que facilita la oxigenación de los tejidos corporales. En los cocodrilos la partición es completa, y el corazón tiene cuatro cámaras.

Como peces y anfibios, los reptiles existentes usualmente carecen de mecanismos metabólicos para regular la temperatura corporal. Son **ectotérmicos**, lo que significa que su temperatura corporal fluctúa con la temperatura del ambiente circundante. Algunos reptiles tienen un comportamiento que les ayuda a adaptarse para mantener una temperatura corporal más alta que la del ambiente. Por ejemplo, usted ha observado una lagartija tomando un baño de Sol, lo que eleva su temperatura corporal y en consecuencia aumenta su tasa metabólica. Esto permite a la lagartija cazar activamente su alimento. Cuando el cuerpo de un reptil se enfría, su tasa metabólica es baja y el animal tiende a ser perezoso. La ectotermia ayuda a explicar por qué los reptiles son más exitosos en los climas cálidos que en los fríos.

Muchos reptiles son carnívoros (comen carne). Sus extremidades pareadas, por lo general con cinco dedos, están bien adaptadas para correr y escalar en busca de presas. Además, sus órganos sensoriales bien desarrollados les permiten localizar presas.

Los reptiles existentes pueden asignarse a cinco grupos

Los biólogos asignan los reptiles existentes a cinco órdenes, o clados. El orden Testudines incluye a las tortugas, terrapenes y tortugas galápagos.

El orden Squamata incluye lagartos, serpientes y anfisbenios (culebrillas ciegas). El orden Sphenodonta incluye a las **tuátaras**, animales parecidos a los lagartos que viven en madrigueras. Los arcosaurios son un clado (en ocasiones designado como superorden) que incluye a los reptiles voladores y dinosaurios extintos, así como al orden existente Crocodilia, y a las aves. El orden Crocodilia incluye cocodrilos, lagartos, caimanes y gaviales (**FIGURA 32-21**).

Las tortugas tienen conchas protectoras

Los miembros del orden **Testudines** están encerrados en una concha protectora hecha de placas óseas con escamas córneas solapadas unas con otras. Algunas especies terrestres pueden meter sus cabezas y patas completamente en sus conchas. Su pico córneo cubre las mandíbulas. Las tortugas no tienen dientes.

Carlyn Iverson

(a) Tortuga verde (*Chelonia mydas*). Los apéndices con forma de remo de esta tortuga están adaptados para nadar.

Pete Oxford/Minden Pictures

(b) Boa arborícola esmeralda (*Corallus canina*). La boa habita la selva sudamericana tropical. Rara vez deja los árboles donde habita para ir al suelo. Las boas esmeralda usan sus fosetas sensibles al calor para localizar a sus presas.

Betty and Nathan Cohen/Visuals Unlimited

(c) Tuátara (*Sphenodon punctatus*). Estos depredadores nocturnos alcanzan una longitud de 60 cm o más. Existen dos especies de tuátaras. Ambas se clasifican como en peligro de extinción.

Frans Lanting/Minden Pictures

(d) Cocodrilo del Nilo (*Crocodilus niloticus*). Ambos progenitores protegen los huevos coriáceos. Cuando salen las crías, la madre los dirige hacia el agua. Ella puede transportarlos en su boca.

Smithsonian, Vol. 31, Feb. 2001/Tom Blagden, Jr.

(e) Dos cigüeñas de cabeza pelada (*Mysteria americana*). Más o menos con 8 a 9 semanas de edad, estas cigüeñas acicalan sus plumas en su nido en la colonia White Hall de Carolina del Sur.

FIGURA 32-21 ***Animada*** **Reptiles existentes representativos**

El tamaño de las tortugas adultas varía en longitud de más o menos 8 cm a más de 2 m en el Tinglar, que es la especie marina más grande. El peso de un Tinglar puede superar los 500 kg. Las extremidades anteriores de las tortugas marinas están modificadas en aletas. Las tortugas migran cientos de kilómetros desde las playas donde salieron del cascarón hacia los terrenos de alimentación. Las hembras regresan a las mismas playas donde eclosionaron para aparearse y anidar. La mayoría de las especies de tortugas marinas están en peligro de extinción como resultado de actividades humanas. A veces, los biólogos se refieren a las formas acuáticas como *tortugas acuáticas* y a las especies terrestres como *tortugas terrestres*. Los tipos de agua dulce se conocen algunas veces como *terrapenes*.

Lagartos y serpientes son los reptiles modernos más comunes

Lagartos y serpientes se asignan al orden **Squamata**. Estos animales tienen filas de escamas que traslapan como tejas en un techo, y forman una armadura flexible continua de la que se desprenden periódicamente. Los lagartos varían en tamaño desde ciertos gecos, que pesan tan poco como 1 g, hasta el dragón de Komodo en Indonesia, que puede pesar 100 kg. Sus tamaños y formas corporales varían enormemente. Algunos lagartos no tienen patas, por ejemplo, las "culebrillas ciegas" y la serpiente de cristal (que en realidad es un lagarto).

Las serpientes se caracterizan por una flexible estructura mandibular articulada holgadamente que les permiten tragar animales más grandes que el diámetro de sus propias mandíbulas. Estos reptiles tienen cuerpos alargados sin patas, aunque las pitones tienen huesos vestigiales de extremidades posteriores (vea la figura 18-17). Recuerde que, aunque no todos los tetrápodos tienen cuatro extremidades, todos evolucionaron a partir de ancestros con cuatro extremidades. Los ojos de las serpientes están cubiertos con una escama transparente. No tienen párpados móviles. También está ausente una abertura auditiva externa, una membrana timpánica (tímpano) y una cavidad de oído medio.

La serpiente usa su lengua bífida como un órgano sensorial accesorio para tacto y olfato. Los químicos del suelo o el aire se adhieren a la lengua. La serpiente frota la punta de su lengua a través de la abertura de un órgano sensorial en el techo de la boca que detecta olores. Los crótalos y algunas boas también tienen prominentes **fosetas loreales** o **termorreceptoras** a cada lado de la cabeza que detectan el calor de las presas endotérmicas (vea la figura 43-3). Estas serpientes usan sus fosetas para localizar y capturar aves y pequeños mamíferos nocturnos.

Algunas serpientes, como las serpientes rey, pitones y boas constrictoras, matan a sus presas al enroscarse rápidamente sobre el animal y apretarlo de modo que no pueda respirar. Otras tienen colmillos, que son dientes huecos conectados a glándulas venenosas. Cuando la serpiente muerde, bombea veneno a través de los colmillos hacia la presa. Algunos venenos de serpiente causan el rompimiento de los eritrocitos; otros, como el de coralillo, son neurotoxinas que interfieren con el funcionamiento nervioso. Las serpientes venenosas de Estados Unidos incluyen víboras de cascabel, cabeza de cobre, mocasín y coralillos. Todas, excepto coralillo, son crótalos.

Los anfisbenios, o culebrillas ciegas, ahora se consideran lagartos modificados. Están bien adaptados para su estilo de vida en madrigueras. Tienen cuerpos alargados sin patas, y sus ojos están ocultos bajo su piel. La mayoría miden menos de 15 cm de largo. La mayoría de las especies habitan América del Sur y el sur de África. Sólo una especie (conocida como "serpiente de panteón") se conoce en Estados Unidos; se encuentra en Florida.

Las tuátaras superficialmente parecen lagartos

Las tuátaras parecen un poco iguanas, pero tienen ciertas características distintivas. Por ejemplo, son los únicos amniotas con vértebras que son cóncavos en ambos extremos; tales vértebras son características de los peces y algunos anfibios. Las dos especies existentes de tuátaras habitan Nueva Zelandia y muchas islas pequeñas en su costa. Desde hace mucho tiempo las tuátaras se consideran especies en peligro de extinción. Cuando los humanos llevaron ratas, gatos y perros a Nueva Zelandia, dichos animales no nativos diezmaron la población de tuátaras al comer sus huevos. Las tuátaras se extinguieron en la Nueva Zelandia continental. En 2005, estos animales se reintrodujeron en un santuario en Nueva Zelandia y ahora están protegidos.

Los crocodilios tienen un cráneo alargado

Los miembros existentes del orden **Crocodilia**, junto con las aves, son los reptiles sobrevivientes del linaje arcosaurio. Éste es el linaje que dio origen a los pterosaurios (reptiles voladores) y a la mayoría de los dinosaurios que dominaron la era Mesozoica. Los cocodrilos modernos incluyen tres grupos: (1) los cocodrilos de África, Asia y América; (2) los caimanes del sur de Estados Unidos y China, más los caimanes de América Central; y (3) los gaviales del sur de Asia. La mayoría de las especies viven en pantanos, ríos o a lo largo de las costas marinas, y se alimentan de varios tipos de animales.

Los cocodrilos son los reptiles vivientes más largos; algunos superan los 7 m de longitud. El esqueleto craneal está adaptado para la vida acuática. El cocodrilo puede distinguirse del caimán por su largo hocico delgado y por el gran cuarto diente en el fondo de la mandíbula, que es visible cuando la boca está cerrada.

¿Cómo se sabe que las aves son realmente dinosaurios?

Análisis cladísticos indican que las aves evolucionaron del linaje de los dinosaurios saurisquios, específicamente de los **terópodos**, un grupo de dinosaurios saurisquios bípedos que incluye *Tyrannosaurus* y *Deinonychus* (vea la figura 21-15). Esta visión es apoyada por el notable arreglo de fósiles descubiertos en la formación Yixian en China. Estos fósiles datan del período Cretácico temprano (128 ma a 124 ma).

Algunos dinosaurios tenían plumas

Los paleontólogos identificaron muchos fósiles de dinosaurios terópodos que demuestran la evolución de plumas desde estructuras tubulares muy simples hasta complejas formas modernas. *Caudipteryx*, un dinosaurio emplumado descubierto en la formación Yixian, tenía más o menos el tamaño de un pavo. Sólo poseía algunos dientes en el frente de su mandíbula inferior, y sus huesos mostraban muchas características parecidas a un ave (**FIGURA 32-22a**). *Caudipteryx* tiene huellas bien conservadas de plumas en su cola y extremidades anteriores. Al analizar la evidencia fósil y datos moleculares, algunos investigadores plantean la hipótesis de que la evolución de plumas tuvo lugar en dinosaurios terrestres bípedos *antes* que la evolución de las aves o el vuelo.

Las aves modernas usan plumas asimétricas para volar. En 2003, paleontólogos reportaron el descubrimiento de una nueva especie de dinosaurio emplumado, *Microraptor gui*. *Microraptor* tenía plumas asimétricas tanto en sus extremidades anteriores como en las posteriores,

y también en su cola. (Vea la figura en *Preguntas acerca de: El origen del vuelo en las aves*, del capítulo 21). Sin embargo, su pequeño tamaño y estructura corporal apoyan la hipótesis de que el vuelo evolucionó a partir de la planeación; esto es: *Microraptor* ascendía a los árboles y usaba las extremidades emplumadas para planear. Estos pequeños dinosaurios, que vivieron hace aproximadamente 126 ma, coexistieron con las primeras aves.

Los biólogos debaten por qué las plumas pudieron evolucionar en los dinosaurios. ¿Las plumas fueron importantes en rituales de cortejo? ¿En el camuflaje? ¿Las plumas fueron una adaptación que conservaba el calor corporal? Las plumas aislantes pudieron contribuir a la evolución de la endotermia (la capacidad para mantener una temperatura corporal constante), lo que permitió a los animales ser más activos.

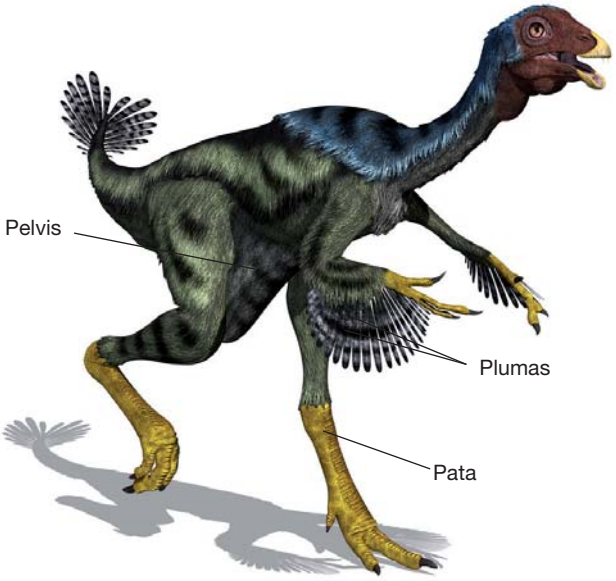
En 2010, paleontólogos de la George Washington University y colegas describieron un esqueleto casi completo de un terópodo basal descubierto en el noroeste de la cuenca Junggar de China. Este nuevo fósil, llamado *Haplocheirus sollers*, era un dinosaurio emplumado que precedió a las aves conocidas más antiguas (*Archaeopteryx*) en más o menos 15 millones de años. Este hallazgo apoya la hipótesis de que la evolución de las plumas tuvo lugar en dinosaurios terrestres bípedos *antes* que la evolución de las aves. *Haplocheirus* tenía organelos que contenían pigmento que coloreaba sus plumas, lo que sugiere que las plumas evolucionaron primero para exhibiciones de color en rituales de cortejo. La presencia de plumas y la estructura ósea de *Haplocheirus* indican que, entre dinosaurios emplumados y aves, ocurrió una sorprendente convergencia evolutiva.

Las primeras aves fueron formas transicionales

Muchos terópodos extintos eran animales con cola larga que se movían en dos patas y tenían extremidades anteriores con tres dedos en forma de garra. Aunque los huesos de las aves son frágiles y se desintegran rápidamente, los paleobiólogos descubrieron algunos fósiles de aves primitivas. Las primeras aves se parecían mucho a los dinosaurios. Tenían dientes (de los que carecen las aves modernas), una cola larga y huesos con paredes gruesas. Ciertos terópodos extintos y aves modernas tienen patas con tres dedos y huesos huecos de pared delgada. Ambos tienen una **fúrcula**, o "hueso de la suerte", que se forma por la fusión de las dos clavículas en la línea media. Algunos biólogos clasifican las aves modernas como terópodos.

El ave conocida más antigua, *Archaeopteryx* (que significa "ala antigua"), tenía aproximadamente el tamaño de un pichón. Diez especímenes de este género se descubrieron en Baviera en caliza Jurásica depositada hace más o menos 150 ma. A diferencia de estas aves extintas, las mandíbulas de *Archaeopteryx* estaban armadas con dientes, y su larga cola reptiliana estaba cubierta con plumas (**FIGURA 32-22b**). Cada una de sus cortas alas anchas tenía tres dedos funcionales que ostentaban garras. Como las aves modernas, *Archaeopteryx* tenía alas, plumas y fúrcula. Sus plumas eran muy similares a las de las aves modernas. Los biólogos no saben si *Archaeopteryx* compartió un ancestro común con otras aves o si *Archaeopteryx* en sí originó a las aves modernas.

Con el uso de tomografías y reconstrucción tridimensional computarizada, investigadores examinaron el interior del cráneo de *Archaeopteryx*. Descubrieron que tenía un cerebro con forma de ave, con lóbulos cerebrales comparativamente más grandes que los de otros reptiles. Tenía centros visuales alargados y canales auditivos internos enormemente desarrollados similares a los de las aves modernas. Estas estructuras apoyarían la coordinación y la agilidad necesarias para volar.



© Linda Bucklin/Shutterstock

(a) El *Caudipteryx* fue un ave con plumas similar a un dinosaurio, que tenía el tamaño de una gallina y vivió durante el período Cretácico temprano.

Tomado de una pintura de Rudolph Freund, cortesía del Museo Carnegie de Historia Natural

(b) Esta reconstrucción representa la visión de que *Archaeopteryx* era un animal escalador que al menos tenía cierta habilidad para usar sus alas y plumas para planear.

FIGURA 32-22 Representación 3D del *Caudipteryx*, un dinosaurio emplumado, y reconstrucción de *Archaeopteryx*, el ave conocida más antigua

© David Seawell/Alamy

(a) Casuario del sur (*Casuarius casuarius*), una ratite. El casuario no volador, nativo de Australia, es la tercera ave más grande del mundo, atrás de la avestruz y el emú. Ésta es la única ave conocida que tiene armadura protectora, incluida una cresta dura que sirve como casco en lo alto de su cabeza.

© Lucertolone/Shutterstock

(b) Pavo real macho (*Pavo cristatus*). El pavo real macho despliega sus plumas coloridas para llamar la atención de una hembra. Los pavos reales pertenecen a la familia del faisán.

Gary Meszaros/Dembinsky Photo Associates

(c) Frailecillo del Atlántico (*Fratercula arctica*). Este frailecillo capturó varios peces. El pico del frailecillo se colorea brillantemente durante la época de cría.

FIGURA 32-23 Aves modernas

Aunque son diversas, la mayoría de las aves están enormemente adaptadas para el vuelo, y su estructura básica es similar.

Rocas del Cretácico han proporcionado fósiles de otras aves primitivas. *Hesperornis*, que vivió en América del Norte, era un ave buceadora acuática dentada, con pequeñas alas y anchas patas lobuladas para nadar. *Ichthyornis* era un ave voladora dentada que tenía aproximadamente el tamaño de una golondrina pequeña. Con base en fósiles, semejanzas estructurales y datos moleculares, la mayoría de los biólogos ahora ven a las aves como dinosaurios vivientes.

Las aves modernas están adaptadas para el vuelo

Hacia finales del período Cretácico, evolucionaron los grandes clados de las aves contemporáneas: paleognatos y neognatos. (Algunos biólogos asignan las aves a la clase Aves y consideran a paleognatos y neognatos como superórdenes.) Los **paleognatos** (del griego *palaios*, "antiguo", y *gnathos*, "mandíbula") incluyen las aves no voladoras como avestruces, kiwis, casuarios y emúes. Estas aves se llaman **ratites**. Su esternón (hueso del pecho) es plano y no tiene un borde para que se adhieran músculos de vuelo. Sólo tienen alas vestigiales, pero poseen patas bien desarrolladas para correr.

La mayoría de las aves modernas son **neognatas** (del griego *neos*, "nuevo", y *gnathos*, "mandíbula"). Estas aves tienen poderosos músculos de vuelo adheridos a su esternón carinado (en quilla), y la mayoría de los neognatos vuelan. Los pingüinos son una excepción. Ellos usan sus fuertes músculos pectorales y pequeñas alas con forma de aleta para nadar.

Los biólogos han descrito más o menos de 9 000 especies de aves existentes y las clasifican en alrededor de 23 taxones monofiléticos. Las aves son un grupo diverso (**FIGURA 32-23**). Se adaptaron a varios ambientes, y diversas especies tienen diferentes tipos de picos, patas, alas, colas y patrones de comportamiento. Pueden encontrarse en todos los continentes, la mayoría de las islas e incluso en mar abierto. Las aves vivientes más grandes son las avestruces de África, que pueden medir hasta 2 m de alto y pesar 136 kg. Los grandes cóndores de América tienen envergaduras de hasta 3 m. El ave más pequeña conocida es el colibrí abeja de Cuba, con una longitud de menos de 6 cm y un peso de menos de 2 g.

Como sus ancestros reptiles, las aves modernas ponen huevos y tienen escamas tipo reptiliano en sus patas. Las aves evolucionaron notables especializaciones para el vuelo. Son los únicos animales existentes con plumas. Sus plumas son un asombroso ejemplo de ingeniería biológica. Son muy ligeras, aunque flexibles y fuertes, y presentan una superficie plana al aire. Las plumas también protegen el cuerpo y reducen la pérdida de agua y calor. Las extremidades anteriores de las aves son alas, por lo general adaptadas para el vuelo. Las extremidades posteriores están modificadas para caminar, nadar o posarse.

Otras adaptaciones para el vuelo incluyen el compacto cuerpo aerodinámico y la fusión de muchos huesos, que brindan la rigidez necesaria para volar. Los huesos son fuertes pero muy ligeros. Muchos son huecos y contienen grandes espacios de aire. La mandíbula aviar es ligera y, en lugar de dientes, las aves tienen un ligero pico córneo. El esternón es ancho y con quilla para la unión de los grandes músculos del vuelo.

Las aves tienen pulmones con **alvéolos**, extensiones de pared delgada que ocupan espacios entre los órganos internos y dentro de ciertos huesos. El exclusivo flujo de aire "en una dirección" a través de su sistema respiratorio es metabólicamente eficiente porque no necesitan bombear aire adentro y afuera de los pulmones. (Este sistema respiratorio se describe con más detalle en el capítulo 46). Las aves tienen un corazón de

cuatro cámaras y un doble circuito de flujo sanguíneo. Después de que la sangre entrega el oxígeno a los tejidos, se recarga con oxígeno en los pulmones; luego el corazón bombea la sangre de vuelta a la circulación sistémica. Los muy eficientes sistemas respiratorio y circulatorio proporcionan a las células suficiente oxígeno para permitir una alta tasa metabólica, que es necesaria para la extenuante actividad muscular que requiere el volar. Parte del calor que un ave genera por actividades metabólicas ayuda a mantener una temperatura corporal constante. Puesto que son endotermos, las aves pueden permanecer activas en climas fríos.

Las aves excretan desechos nitrogenados principalmente como ácido úrico semisólido. Dado que las aves por lo general no tienen vejiga urinaria, estos desechos sólidos se concentran en la cloaca. Dejan la sustancia con las heces, que se expulsan con frecuencia. Este mecanismo adaptativo ayuda a mantener un peso corporal ligero.

Los picos están específicamente adaptados para el tipo de alimento que ingieren las aves (vea la figura 1-13). Las aves deben comer con frecuencia porque tienen una alta tasa metabólica y por lo general no almacenan mucha grasa. Aunque la elección de alimento varía ampliamente entre las especies, la mayoría de las aves comen alimentos ricos en energía, como semillas, frutos, gusanos, moluscos o artrópodos. Los pinzones y algunas otras especies comen principalmente insectos. Búhos y halcones comen roedores, conejos y otros pequeños mamíferos. Algunos halcones atrapan serpientes y lagartos. Los buitres se alimentan con animales muertos. Pelícanos, gaviotas, golondrinas de mar y martines pescadores capturan peces.

Una interesante característica del sistema digestivo aviar es el **buche**, una porción del tubo digestivo debajo del esófago, expandida y con forma de saco, donde el alimento se almacena temporalmente. El estómago está dividido en un **proventrículo**, que segrega jugos gástricos; y una gruesa **molleja** muscular, que muele el alimento. El ave traga pequeños trozos de grava que actúan como "dientes" en la molleja para romper mecánicamente el alimento.

Las aves tienen un sistema nervioso bien desarrollado, con un cerebro que es proporcionalmente más grande que el de los reptiles. Las aves dependen en forma notable de la visión, y sus ojos son relativamente más grandes que los de otros vertebrados. La audición también está bien desarrollada.

En chocante contraste con los reptiles relativamente silenciosos, las aves son muy vocales. La mayoría tienen cortos *llamados* simples que señalan peligro o influyen en la alimentación, el vuelo en parvada o en la interacción entre padres y crías. Los *cantos* generalmente son más complejos que los llamados y los realizan principalmente los machos. Las aves cantan para atraer y conservar una pareja y para reclamar y defender un territorio.

Uno de los aspectos más fascinantes del comportamiento aviar es la migración anual realizada por muchas especies. Algunas aves, como el chorlito dorado y la golondrina de mar ártica, vuelan desde Alaska hasta Patagonia, en América del Sur, y de regreso cada año, y cubren acaso 40,250 km de ruta. En el capítulo 52 se estudian la migración y la navegación.

Muchas aves tienen hermosos colores llamativos. El color se debe en parte a pigmentos depositados durante el desarrollo de las plumas y en parte al reflejo y refracción de la luz de ciertas longitudes de onda. Muchas aves, especialmente hembras, tienen una coloración protectora en sus plumajes. Durante la época de reproducción, el macho con frecuencia adquiere colores más brillantes para atraer a una pareja.

Los mamíferos tienen pelo y glándulas mamarias

El **pelo** es una característica derivada clave de los **mamíferos** (clase **Mammalia**). Todos los mamíferos tienen al menos algunos pelos en alguna época de su vida, y ningún otro organismo tiene pelo verdadero. El pelo aísla el cuerpo y lo ayuda a mantener la alta temperatura corporal constante requerida por la endotermia. El beneficio de la endotermia es una alta tasa metabólica, que permite un alto nivel de actividad incluso en bajas temperaturas invernales.

Otras características derivadas de los mamíferos son **glándulas mamarias**, que producen leche para las crías; un par de aberturas temporales en el cráneo; **diferenciación de dientes** en incisivos, caninos, premolares y molares; y tres **huesos del oído medio** (martillo, yunque y estribo) que transmiten vibraciones desde la membrana timpánica (tímpano) hacia el oído interno. La evolución de la **cóclea**, el órgano de audición en el oído interno, brinda a los mamíferos un excelente sentido del oído.

Contribuyente significativo en el éxito de los mamíferos, el sistema nervioso está más enormemente desarrollado que en cualquier otro grupo de animales. El cerebro es grande y complejo de manera especial, con una región gris exterior, la **corteza cerebral**. En los mamíferos, la corteza cerebral muy especializada, llamada **neocórtex**, tiene seis capas de neuronas. Regiones específicas en el neocórtex están especializadas para funciones como visión, audición, tacto, movimiento, respuesta emocional y funciones cognitivas superiores.

La fecundación en los mamíferos es interna, y con excepción de los monotremas que ponen huevos, los mamíferos son vivíparos. La mayoría de los mamíferos desarrolla una **placenta**, un órgano de intercambio entre el embrión en desarrollo y la madre. Conforme la sangre de la madre pasa a través de los vasos sanguíneos de la placenta, entrega nutrientes y oxígeno al embrión y se lleva los desechos. Al transportar internamente a la cría en desarrollo, los mamíferos evitan los riesgos de que los depredadores coman sus huevos. Al nutrir a la cría y cuidar de ella, los progenitores ofrecen tanto protección como una "educación" acerca de cómo obtener alimento y evitar ser comido.

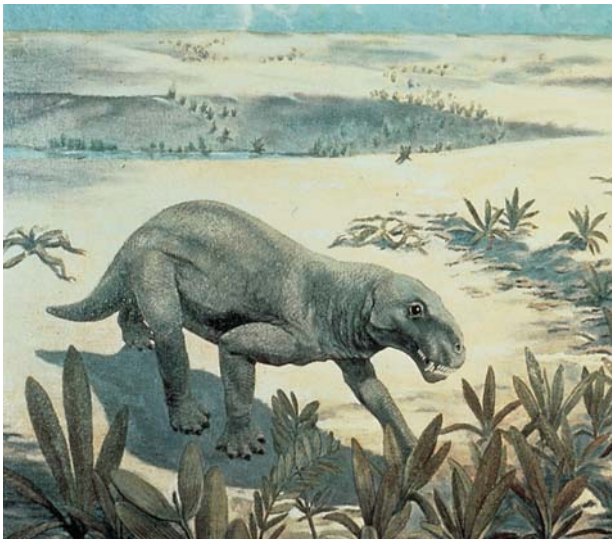
Un **diafragma** muscular ayuda a mover el aire hacia y desde los pulmones. Como las aves, los mamíferos son endotermos, pero los mamíferos pudieron evolucionar la endotermia independientemente de las aves. Algunas de las adaptaciones que permiten a los mamíferos mantener una temperatura corporal constante incluyen la cubierta de pelo aislante, el corazón de cuatro cámaras y la separación de las circulaciones pulmonar y sistémica. Eritrocitos sin núcleos sirven como eficientes transportadores de oxígeno.

Las extremidades de los mamíferos están adaptadas de varias maneras para caminar, correr, escalar, nadar, excavar o volar. En los mamíferos de cuatro patas, las extremidades están más directamente abajo del cuerpo de lo que están en los reptiles existentes; esto contribuye a rapidez y agilidad.

El descubrimiento de nuevos fósiles cambia la comprensión de la evolución temprana de los mamíferos

Los mamíferos descendieron de los **terápsidos**, un grupo de reptiles sinápsidos, durante el período Triásico, hace más de 200 ma. Los terápsidos eran carnívoros parecidos a perros con dientes y patas diferenciadas adaptadas para correr (**FIGURA 32-24**). Hasta recientemente, se pensaba que los primeros mamíferos eran pequeños, más o menos del tamaño de un ratón o musaraña. Sin embargo, evidencia fósil indica que los mamíferos se diversificaron más temprano de lo que anteriormente se creía. Algunos mamíferos primitivos eran bastante grandes, con extremidades adaptadas para nadar o excavar. Algunos tenían pieles, y algunos probablemente eran endotérmicos.

¿Cómo los mamíferos lograron coexistir con los reptiles durante los aproximadamente 160 millones de años que los reptiles gobernaron



Dubujado por John C. Germann, Department of Library Services, American Museum of Natural History

FIGURA 32-24 Terápsido (*Lycaenops*)

Los terápsidos eran reptiles sinápsidos. *Lycaenops*, un carnívoro más o menos del tamaño de un coyote, vivió en Sudáfrica durante el Pérmico tardío.

la Tierra? Muchas adaptaciones permitieron a los primeros mamíferos competir por un lugar en este planeta. Quizá una de las más importantes fue su habilidad para pasar desapercibidos. Muchos eran **arborícolas** (vivían en los árboles) y **nocturnos** (eran activos durante noche), y buscaban alimento (principalmente insectos y material vegetal, y acaso huevos de reptil) en la noche, mientras los reptiles estaban inactivos. Aunque sus ojos pudieron ser pequeños, los primeros mamíferos tenían órganos sensoriales bien desarrollados para escuchar y oler.

Conforme los reptiles se extinguieron, los mamíferos se adaptaron a los nichos (estilos de vida) que abandonaron los reptiles. Durante esta época, las plantas con flores, incluyendo muchos árboles, experimentaron una radiación adaptativa, lo que proporcionó nuevos hábitats, fuentes de alimento y protección ante los depredadores. Evolucionaron numerosas nuevas variedades de mamíferos. Durante la era Cenozoica temprana (hace más de 55 ma), los mamíferos experimentaron una radiación adaptativa; se distribuyeron ampliamente y se adaptaron a una impresionante variedad de estilos de vida ecológicos.

Los mamíferos modernos se asignan a tres subclases

Hacia finales del período Cretácico, evolucionaron tres grupos principales de mamíferos (**FIGURA 32-25**). En la actualidad, los mamíferos habitan virtualmente en cada rincón de la Tierra; viven en tierra, en agua dulce y salada, y en el aire. Varían en tamaño desde las pequeñas musarañas pigmeas, que pesan alrededor de 2.5 g, hasta la ballena azul, que puede pesar hasta 136,000 kg y que probablemente es uno de los animales más grandes que ha vivido jamás.

Los mamíferos modernos se clasifican en dos clados principales: **Protheria**, que incluye a los mamíferos ponedores de huevos, o **monotremas**, y **Theria**, que incluye a los mamíferos que llevan a sus crías vivas. El clado Theria se divide aún más en dos grupos: **Metatheria**, los **marsupiales** (mamíferos con bolsa), y **Eutheria**, mamíferos que están más desarrollados al nacer que los marsupiales. (Los euterios con frecuencia se conocen como mamíferos placentarios, porque tienen placentas bien desarrolladas. Sin embargo, algunos marsupiales tienen placentas simples).

Un grupo de proterios incluye el ornitorrinco y uno segundo, a los equidnas (**FIGURA 32-26**; vea también las figuras 1-16 y 23-5). Estos animales viven en Australia y Tasmania; dos especies de equidnas habitan Nueva Guinea. Las hembras proterias ponen huevos que llevan en una bolsa en el abdomen o mantienen calientes en un nido. Cuando las crías eclosionan, lamen la leche segregada por las glándulas mamarias de sus madres. A diferencia de otros mamíferos, los monotremas no tienen pezones. Con sus largos picos y largas lenguas pegajosas, los equidnas capturan hormigas y termitas. El ornitorrinco, que

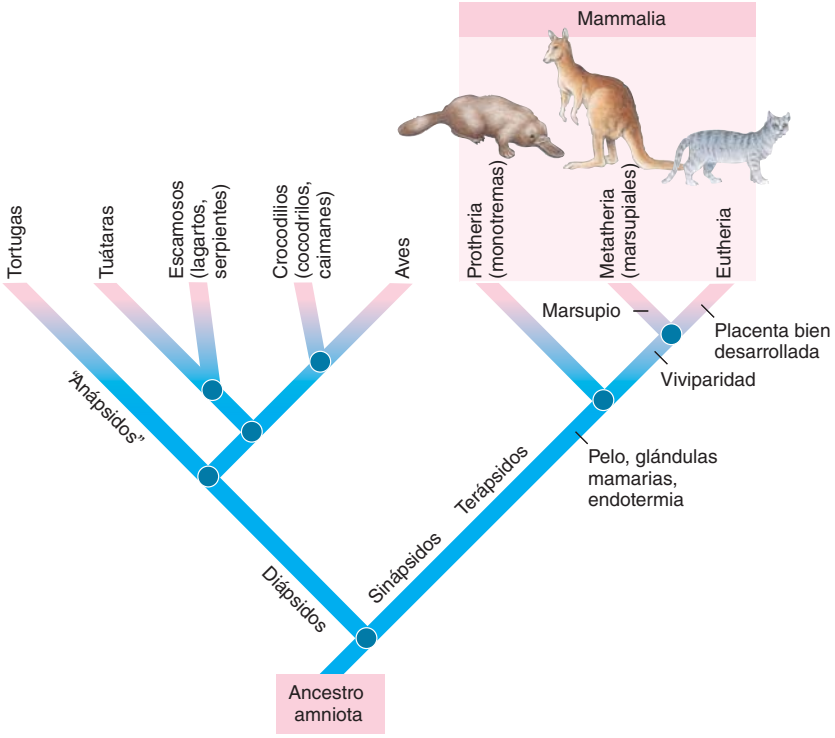


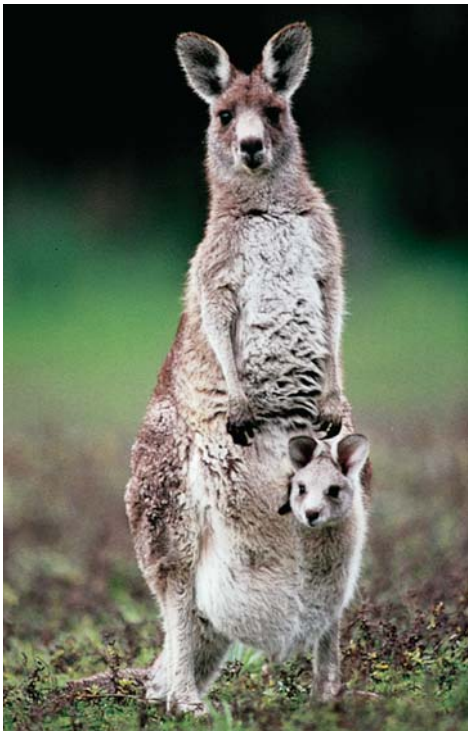
FIGURA 32-25 Evolución de los mamíferos

Este cladograma muestra la actual interpretación de la evolución de los mamíferos.

Tom McHugh/Photo Researchers, Inc.

FIGURA 32-26 Equidna

El equidna (*Tachyglossus aculeatus*) es un monotrema ponedor de huevos.



John Cancalosi/Peter Arnold, Inc.

(a) Canguro gris oriental (*Macropus giganteus*) con cría, conocida en Australia como joey. El canguro es nativo de Australia.

Robert Anderson, reimpreso con permiso de Hubbard Scientific Company

(b) Canguro poco después de nacer. Los marsupiales nacen en el estado embrionario y siguen desarrollándose en la seguridad del marsupio (bolsa) de la madre.

FIGURA 32-27 Marsupiales

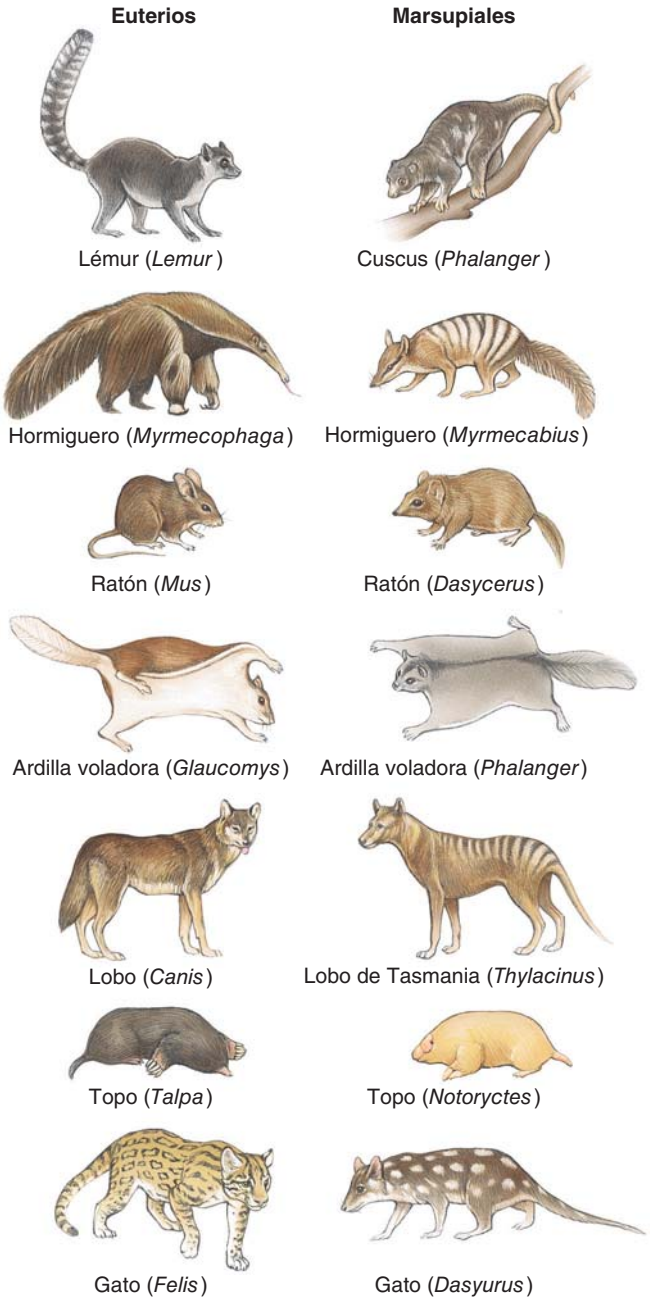


FIGURA 32-28 Evolución convergente en euterios y mamíferos marsupiales

Para cada mamífero en el grupo, existe una contraparte en el otro grupo. Sus semejanzas incluyen tanto estilos de vida como características estructurales.

vive en madrigueras a lo largo de bancos de ríos, depredadores invertebrados de agua dulce. Tiene pies palmeados y una cola plana parecida a la de los castores, que le ayuda a nadar.

Los marsupiales incluyen mamíferos con bolsa como los canguros y zarigüeyas (**FIGURA 32-27a**). Los embriones comienzan su desarrollo en el útero de la madre, donde se nutren mediante fluido y vitelo. Después de una breve gestación, la cría nace en un estado subdesarrollado. La cría se dirige hacia el **marsupio** (bolsa), donde se adhiere a un pezón. Nutridos por la leche materna, completan su desarrollo (**FIGURA 32-27b**).

En una época, los marsupiales quizás habitaron en gran parte del mundo, pero los mamíferos placentarios los superaron competitivamente en gran medida. Ahora los marsupiales viven sobre todo en Australia y en América Central y del Sur. La única especie marsupial que habita en Estados Unidos es la zarigüeya de Virginia. Australia quedó aislada geográficamente del resto del mundo antes de que los mamíferos placentarios migraran ahí, y los marsupiales siguieron siendo los mamíferos dominantes (vea la discusión acerca de la deriva continental en el capítulo 18). Los marsupiales australianos experimentaron radiación adaptativa, en paralelo con la evolución de los mamíferos placentarios en otras partes. En consecuencia, los marsupiales que viven en Australia e islas adyacentes corresponden a lobos, osos, ratas, topos,

McMurray Photography

(a) Ñu (*Connochaetes taurinus*), fotografiado en Tanzania. El antílope dominante en muchas áreas de África oriental y del sur, el ñu migra largas distancias durante la temporada seca en busca de alimento y agua.

James D. Watt/Animals Animals

(b) Ballenas jorobadas (*Megaptera novaeangliae*) muestran un raro salto doble.

Michio Hoshino/Minden Pictures

(c) Osos polares (*Ursus maritimus*), los carnívoros terrestres más grandes, se alimentan principalmente de focas.

© Arco Images GmbH/Alamy

(d) Murciélago egipcio de la fruta (*Rousettus aegyptiacus*). Con frecuencia llamados "zorros voladores", estos pequeños murciélagos se agrupan en grandes colonias. Usualmente cuelgan de una pata del techo de las cuevas.

FIGURA 32-29 Mamíferos euterios

ardillas voladoras e incluso gatos norteamericanos (**FIGURA 32-28** en hileras enfrentadas).

Más familiares para nosotros son los mamíferos euterios, que nacen en una etapa más madura que los marsupiales. De hecho, entre algunas especies la cría puede caminar y comenzar a interactuar con otros miembros del grupo pocos minutos después de nacer. Los **euterios** tienen una **placenta** bien desarrollada (**FIGURA 32-29**). La placenta se desarrolla a partir de membranas embrionarias y de la pared uterina materna. En la placenta, vasos sanguíneos del embrión llegan a estar muy cerca de los vasos sanguíneos de la madre, de modo que los materiales pueden intercambiarse por difusión. (Las dos circulaciones usualmente no se mezclan). La placenta permite a la cría permanecer dentro del cuerpo de la madre hasta que el desarrollo embrionario está completo. Los biólogos asignan los mamíferos placentarios existentes a alrededor de 19 órdenes. La **TABLA 32-4** proporciona un breve resumen de algunos de estos órdenes. Recuerde que los mamíferos acuáticos, como delfines, ballenas y focas, evolucionaron a partir de ancestros terrestres (vea la figura 18-9). Consulte también la **TABLA 32-5**, que repasa los tres grupos principales de deuteróstomos.

Repaso

- ¿Qué adaptaciones vertebradas son importantes para la vida terrestre?
- ¿Cuáles amniotas son endotérmicos? ¿Cuáles son algunas ventajas de la endotermia?
- ¿Cuál son algunos argumentos para clasificar aves y reptiles en un solo clado?
- ¿Cuáles son los tres clados principales de mamíferos? ¿Cómo difieren?

TABLA 32-4 Algunos órdenes de mamíferos euterios existentes

Orden, miembros representativos y algunas características

Insectivora (topos, erizos, musarañas)

Nocturnos; comen insectos. La musaraña es el mamífero viviente más pequeño; algunos pesan menos de 5 g.

Erizo africano
Atelerix albiventris

Chiroptera (murciélagos)

Adaptados para volar; pliegues de piel se extienden desde dedos alargados hacia el cuerpo y las patas, y forman alas. En vuelo se guían mediante un tipo de sonar biológico; emiten chillidos de alta frecuencia y se guían por ecos de las obstrucciones. Comen insectos y fruta o succionan sangre de otros animales.

Murciélago
Eptesicus fuscus

Carnivora (gatos, perros, lobos, zorros, osos, nutrias, minks, comadrejas, zorrillos, focas, leones marinos, morsas)

Carnívoros con dientes caninos afilados y puntiagudos, y molares para desgarrar; agudo sentido del olfato; complejas interacciones sociales; entre los animales más rápidos, más fuertes y más inteligentes. Focas, leones marinos y morsas son grandes carnívoros marinos con extremidades adaptadas como aletas para nadar.

Lobo
Canis lupus

Perissodactyla (caballos, cebras, tapires, rinocerontes)

Herbívoros; pezuñas con número impar de dedos por pie; uno a tres artejos; dientes adaptados para masticar; por lo general grandes animales con largas patas.

Tapir
Tapirus sp.

Lagomorpha (conejos, liebres, pikas)

Como los roedores, tienen incisivos como cinceles; usualmente tienen largas extremidades traseras adaptadas para saltar; muchos tienen orejas largas.

Pika
Ochontona sp.

Primates (lémures, monos, simios, humanos)

Cerebro y ojos enormemente desarrollados; uñas en lugar de garras; pulgar oponible; ojos dirigidos hacia adelante; omnívoros; mayoría de especies arborícolas. (La evolución de los primates se estudia en el capítulo 22).

Lémur cola anillada
Lemur catta

Artiodactyla (reses, ovejas, cerdos, ciervos, jirafas)

Pezuñas con número par de dedos por pie; la mayoría tiene dos artejos, algunos tienen cuatro. La mayoría tienen astas o cuernos. Herbívoros; la mayoría son rumiantes, mastican un bolo alimenticio y tienen varios estómagos habitados por bacterias que digieren celulosa.

Alce americano
Cervus elaphus

Xenarthra (perezoso, hormigueros, armadillos)

Dientes reducidos o sin dientes. Los perezosos son animales lentos que cuelgan boca abajo de las ramas; con frecuencia tienen colores protectores producidos por algas verdes que crecen en su pelaje. Los armadillos están protegidos por placas óseas; comen insectos y pequeños invertebrados.

Armadillo de nueve bandas
Dasypus bellus

Rodentia (ardillas, castores, ratas, ratones, hámsters, puerco espines, conejillo de indias)

Animales roedores con dientes con forma de cincel. Conforme roen, desgastan los dientes, de modo que deben crecer continuamente. La mayoría son mamíferos numerosos, tanto en número como en especies.

Ardilla voladora
Glaucomys volans

Proboscidea (elefantes)

Animales terrestres más grandes; pesan hasta 7 toneladas; gran cabeza; orejas anchas; larga trompa muscular flexible (probóscide); gruesa piel holgada característica; dos incisivos superiores se alargan como colmillos. Incluyen mastodontes y mamuts lanudos extintos.

Elefante africano
Loxodonta africana

Sirenia (vacas marinas, manatíes)

Mamíferos acuáticos herbívoros con extremidades anteriores con forma de aleta y sin extremidades posteriores. Probablemente son la base para la mayoría de los cuentos acerca de sirenas.

Manatí
Trichechus manatus

Cetacea (ballenas, delfines, marsopas)

Adaptados para la vida acuática con cuerpo con forma de pez y anchas extremidades anteriores con forma de remo (aletas); extremidades posteriores ausentes; muchos tienen gruesas capas de grasa bajo la piel; algunos son alimentadores por filtración; se aparean y crían sus crías en el agua; muy inteligentes.

Ballena jorobada
Megaptera noveangliae

TABLA 32-5 Generalidades de los deuteróstomos

Grupos y filos principales		Plan corporal	Características clave
Deuteróstomos			
Equinodermos (estrellas de mar, erizos de mar; dólares de mar)		Larva bilateral, ciliada; adulto pentarradial; triploblástico; sistemas orgánicos; tubo digestivo completo.	Endoesqueleto con espinas; sistema vascular acuífero funciona en locomoción, alimentación e intercambio de gases; pie ambulacral; marino.
Hemicordados (gusanos bellota)		Simetría bilateral; triploblastos; sistemas orgánicos; tubo digestivo completo.	Anillo de cilios alrededor de la boca; cuerpo en tres partes: probóscide, collar y tronco; faringotremas (hendiduras faríngeas); animales marinos con forma de gusano.
Cordados (tunicados, anfioxos, vertebrados)		Simetría bilateral; triploblasto; sistemas orgánicos; tubo digestivo completo.	Notocordio; cordón nervioso tubular dorsal; endostilo; faringotremas durante cierto tiempo en el ciclo de vida; cola postnatal; cuerpo segmentado.

RESUMEN: ENFOQUE EN LOS OBJETIVOS DE APRENDIZAJE

32.1 *(página 676)*

1 Identificar las características derivadas compartidas de los deuteróstomos y describir brevemente los hemicordados.

- **Deuterostomia** incluye equinodermos, hemicordados y cordados. Los caracteres derivados compartidos incluyen segmentación radial indeterminada; el blastoporo se convierte en (o está cerca del sitio futuro de) el ano; faringotremas en algún momento del ciclo de vida. Los deuteróstomos basales tienen una larva con una banda ciliada con forma de bucle utilizada para locomoción.
- Los **hemicordados** (gusanos bellota) son deuteróstomos marinos con un cuerpo en tres partes, e incluyen probóscide, collar y tronco.

32.2 *(página 676)*

2 Identificar tres características compartidas derivadas de los equinodermos y describir las principales clases de equinodermos.

- Los **equinodermos** (filo **Echinodermata**) son animales marinos con una "piel" espinosa, **sistema vascular acuífero**, **pie ambulacral** y **endoesqueleto**. Las larvas presentan simetría bilateral; la mayoría de los adultos presentan **simetría pentarradial**.
- La clase **Crinoidea** incluye lirios de mar y estrellas pluma. La **superficie oral** de los crinoideos se voltea hacia arriba; algunos crinoideos son sésiles.
- La clase **Asteroidea** consiste en estrellas de mar. Tienen un disco central con cinco o más brazos, y usan el pie tubular para locomoción.
- La clase **Ophiuroidea** incluye las estrellas quebradizas, que parecen estrellas de mar pero tienen brazos más largos y más delgados que comienzan más distintivamente desde el disco central. Usan sus brazos para locomoción. Su pie ambulacral carece de ventosas y no se usan en locomoción.
- La clase **Echinoidea** incluye los erizos de mar y dólares de arena. Los equinoideos carecen de brazos; tienen una concha sólida y están cubiertos con espinas. La clase **Holothuroidea** consiste en pepinos de mar, animales con cuerpos flexibles alargados. La boca está rodeada con un círculo de pie ambulacral modificado que sirve como tentáculos.

32.3 *(página 680)*

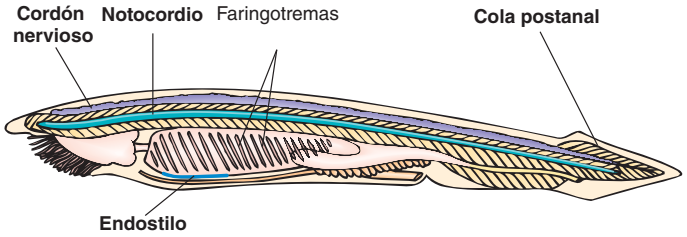
3 Describir las características de los cordados, incluidas cuatro características derivadas compartidas.

- El filo **Chordata** incluye tres subfilos: Urochordata, Cephalochordata y Vertebrata. En algún momento de su ciclo de vida, un cordado tiene un **notocordio** flexible de soporte; un **cordón nervioso tubular dorsal**; una **cola postanal** muscular; y un **endostilo**, o glándula tiroides; también se caracterizan por **faringotremas (hendiduras branquiales faríngeas)**, pero éste es una característica derivada de los deuteróstomos.

32.4 *(página 681)*

4 Comparar tunicados y anfioxos, y resumir la filogenia de los cordados.

- Los **tunicados**, que pertenecen al subfilo **Urochordata**, son animales marinos con **túnica** que se alimentan por suspensión. Las larvas por lo general tienen características de cordado y son de nado libre. Los adultos de la mayoría de los grupos son alimentadores sésiles por suspensión.
- El subfilo **Cephalochordata** consiste en los **anfioxos**, pequeños animales segmentados parecidos a peces; las características cordadas están enormemente desarrolladas.
- Los biólogos todavía buscan evidencia que les ayude a determinar si los cefalocordados o los urocordados son el grupo hermano de los vertebrados.



CENGAGENOW™ **Aprenda más acerca de los planes corporales de los deuteróstomos al hacer clic sobre las figuras en CengageNOW.**

32.5 *(página 683)*

5 Describir cuatro características derivadas compartidas de los vertebrados.

- Los vertebrados tienen una **columna vertebral** compuesta de **vértebras** que forman el principal eje esquelético del cuerpo y un **cráneo**. Las **células de cresta neural** son importantes en el desarrollo de muchas estructuras, incluidos el cráneo y las mandíbulas. Los vertebrados tienen cefalización pronunciada, un cerebro complejo y músculos adheridos al endoesqueleto para movimiento.

CENGAGENOW™ **Explore las relaciones evolutivas de los vertebrados al hacer clic sobre la figura en CengageNOW.**

6 Describir los principales taxones de vertebrados existentes.

- Los vertebrados pueden asignarse a nueve clados. Los mixinos, que constituyen los **Myxini**, y las lampreas, los **Petromyzontida**, no tienen ni mandíbulas ni aletas pareadas. Los **Chondrichthyes** abarcan tiburones y rayas; son peces con mandíbulas y esqueletos de cartílago. Los peces óseos se asignan a tres grupos: **Actinopterygii**, peces con aletas radiadas; **Actinistia**, celacantos; y **Dipnoi**, peces pulmonados, que tienen extremidades similares en tamaño y posición a los tetrápodos.
- Los tetrápodos incluyen los **Amphibia** (salamandras, ranas y sapos), que tienen larvas acuáticas que experimentan metamorfosis; **Reptilia** (tortugas, lagartos, serpientes, caimanes y aves), amniotas con escamas córneas o plumas, y reproducción adaptada para la vida terrestre; y **Mammalia** (monotremas, marsupiales, mamíferos placentarios), amniotas con pelo y glándulas mamarias. (Consulte la tabla 32-2 para un repaso más detallado).

32.6 *(página 685)*

7 Distinguir entre los principales grupos de peces sin mandíbulas.

- Los peces sin mandíbulas existentes, o **agnatos**, son los mixinos (Myxini) y las lampreas (Petromyzontida). En ambos están ausentes mandíbulas y aletas pareadas. Los mixinos son carroñeros marinos que segregan limo como mecanismo de defensa. Muchas lampreas son parásitos de otros peces.

32.7 *(página 687)*

8 Trazar la evolución de los peces con mandíbulas y los tetrápodos primitivos; describir los anfibios modernos.

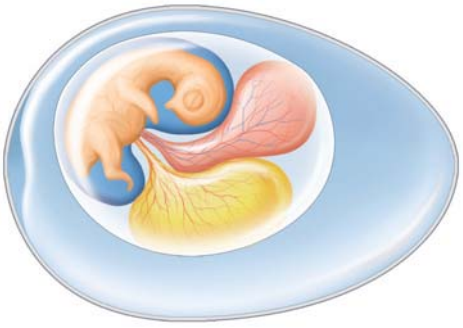
- Chondrichthyes, los peces cartilaginosos (tiburones, rayas), evolucionaron durante el período Devónico. Tienen mandíbulas, dos pares de aletas y **escamas placoides**.
- Durante el período Devónico, los peces óseos dieron lugar a dos líneas evolutivas: los Actinopterygii, o **peces con aletas radiadas**, y los **Sarcopterygii**, o **peces con aletas lobuladas**. Los peces con aletas radiadas originaron los peces óseos modernos. Sus pulmones se modificaron como una **vejiga natatoria**, un saco de aire para regular la flotabilidad.
- Los Sarcopterygii probablemente dieron origen a los **peces pulmonados** (Dipnoi) y a los **celacantos** (Actinistia). La evidencia sugiere que los peces pulmonados dieron origen a los **tetrápodos**, los vertebrados terrestres. ***Tiktaalik*** fue una forma transicional entre peces y tetrápodos.
- Los primeros **anfibios** (Amphibia) eran animales principalmente acuáticos que se aventuraron hacia tierra para encontrar alimento o escapar de los depredadores. Estos tetrápodos primitivos tenían extremidades suficientemente fuertes para sostener el peso de sus cuerpos sobre tierra.
- Los anfibios modernos incluyen salamandras, ranas y sapos, y cecilias. La mayoría de los anfibios regresan al agua para reproducirse. Los embriones de rana se desarrollan hasta ser **renacuajos**, que experimentan **metamorfosis** para convertirse en adultos. Los anfibios usan su piel húmeda, así como pulmones, para el intercambio de gases. Tienen un corazón de tres cámaras y circulaciones sistémica y pulmonar.

CENGAGENOW™ **Aprenda más acerca de los peces sin mandíbulas, con mandíbulas primitivas, cartilaginosas y óseas al hacer clic sobre las figuras en CengageNOW.**

32.8 *(página 693)*

9 Describir tres adaptaciones vertebradas a la vida terrestre.

- Los vertebrados terrestres, o **amniotas**, incluyen reptiles (incluidas aves) y mamíferos. La evolución del **huevo amniótico** con su cascarón y amnios fue una importante adaptación para la vida sobre tierra. El **amnios** es una membrana que forma un saco lleno con fluido alrededor del embrión. La fecundación es interna. Los amniotas tienen un cuerpo cubierto que retarda la pérdida de agua y mecanismos fisiológicos que conservan el agua.



CENGAGENOW™ **Aprenda más acerca del huevo amniótico al hacer clic sobre la figura en CengageNOW.**

10 Describir los reptiles (incluidas las aves) y dar un argumento para incluir las aves en el clado reptil.

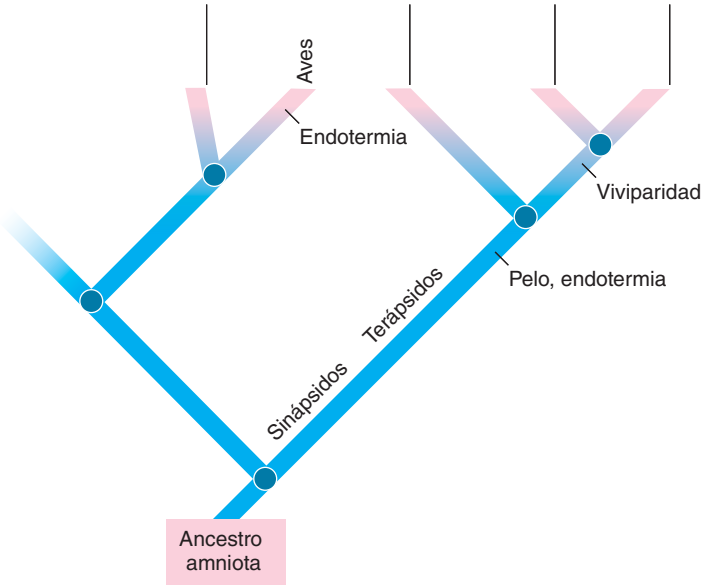
- Los biólogos clasifican los amniotas en dos grupos principales: diápsidos y sinápsidos. Los **diápsidos** incluyen tortugas, ictiosaurios, tuátaras, escamosos (serpientes y lagartos), cocodrilos, pterosaurios, dinosaurios saurisquios y aves. Los **sinápsidos** dieron origen a los **terápsidos**, que originaron a los mamíferos.
- Los reptiles existentes (incluidas las aves) se clasifican en cinco grupos: tortugas; lagartos, serpientes y anfisbenios; tuátaras; cocodrilos, caimanes, yacarés y gaviales; y aves.
- Los reptiles tienen piel seca con escamas córneas, pulmones con muchas cámaras y un corazón de tres cámaras con cierta separación de sangre rica en oxígeno y de sangre deficiente en oxígeno.
- Las aves tienen muchas adaptaciones para el vuelo impulsado, incluidas plumas, alas y huesos huecos ligeros que contienen espacios de aire. Tienen un corazón de cuatro cámaras y pulmones muy eficientes, y excretan desechos metabólicos sólidos (ácido úrico). Son **endotermos**; esto es: mantienen una temperatura corporal constante. Las aves tienen un sistema nervioso bien desarrollado con excelente visión y audición.
- Con base en evidencia fósil y datos moleculares, la evolución de las plumas tuvo lugar en dinosaurios bípedos terrestres antes de la evolución de las aves o del vuelo. Las aves se consideran reptiles emplumados que evolucionaron a partir del linaje de los dinosaurios saurisquios, específicamente de los terápodos, un grupo de dinosaurios saurisquios bípedos. Como los terápodos, las aves modernas tienen patas con tres dedos; huesos huecos con pared delgada; y una **fúrcula**, o "hueso de la suerte".

11 Describir cinco características clave de los mamíferos; contrastar los mamíferos proterios (monotremas), metaterios (marsupiales) y euterios, y dar ejemplos de animales que pertenezcan a cada grupo.

- Los **mamíferos** tienen **pelo**, **glándulas mamarias**, **dientes diferenciados** y tres **huesos en el oído medio**. Son endotermos y tienen un sistema nervioso enormemente desarrollado y un **diafragma** muscular.
- Los **proterios**, los **monotremas**, incluyen el ornitorrinco y los equidnas. Los monotremas ponen huevos.
- Los **metaterios**, los **marsupiales**, incluyen mamíferos con bolsa, como canguros y zarigüeyas. La cría, que nace en una etapa inmadura, completa su desarrollo en el **marsupio** de su madre, donde se nutren con leche de glándulas mamarias.
- Los **euterios** están más desarrollados al nacer que los marsupiales; se caracterizan por una **placenta** bien desarrollada, un órgano de intercambio que se desarrolla entre el embrión y la madre.

EVALÚE SU COMPRENSIÓN

1. ¿Cuál de los siguientes *no* es una característica derivada compartida de los equinodermos? (a) sistema vascular acuífero (b) notocordio (c) pie ambulacral (d) simetría pentarradial en adulto (e) endoesqueleto de placas de carbonato de calcio y espinas
2. ¿Cuál de los siguientes organismos pertenece al subfilo Vertebrata? (a) lofoforado (b) lamprea (c) anfioxo (d) tunicado (e) crinoideo
3. ¿Cuál de los siguientes se encuentra en los tunicados? (a) cordón nervioso tubular dorsal (b) pie ambulacral (c) hendiduras branquiales anales (d) dos pares de apéndices (e) columna vertebral
4. Ordene los siguientes animales para reflejar una secuencia aceptada de evolución.
   1. pez pulmonado 2. dinosaurio 3. anfibio 4. ave
   (a) 3, 1, 2, 4 (b) 1, 3, 2, 4 (c) 2, 1, 3, 4 (d) 1, 2, 3, 4 (e) 2, 4, 1, 3
5. Un tiburón se caracteriza por (a) amnios (b) esqueleto óseo (c) sistema vascular acuífero (d) escamas placoides (e) escamas placoides *y* amnios
6. ¿Cuál de las siguientes características se asocia con los anfibios? (a) amnios (b) escamas placoides (c) corazón de cuatro cámaras (d) vejiga natatoria (e) metamorfosis
7. Los reptiles (a) son endotérmicos (b) son amniotas (c) dieron origen a las aves y los mamíferos (d) tienen fecundación externa (e) b y c son correctos
8. ¿Cuál de los siguientes *no* es característica de las aves? (a) huesos huecos (b) amnios (c) ectotermia (d) alta tasa metabólica (e) escamas reptilianas en las patas
9. ¿Cuál de los siguientes *no* es verdadero del ornitorrinco? (a) clasificado como marsupial (b) pone huevos (c) tiene notocordio en la etapa embrionaria (d) tiene columna vertebral (e) es un depredador
10. ¿Cuál de las siguientes es una característica derivada compartida de los mamíferos? (a) placenta (b) amnios (c) tres huesos en el oído medio (d) endostilo (e) notocordio
11. ¿Cuál de los siguientes *no* es verdadero? (a) plumas evolucionaron en dinosaurios (b) aves son endotérmicas (c) aves excretan ácido úrico (d) aves tienen huevo amniótico (e) *Archaeopteryx* fue el ancestro de los dinosaurios emplumados
12. Etiquete el cladograma. Consulte la figura 32-25 para comprobar sus respuestas.



PENSAMIENTO CRÍTICO

1. Los erizos de mar tienen simetría radial. Explique por qué no se clasifican como cnidarios.
2. **ANÁLISIS DE DATOS.** Imagine que usted descubre un interesante nuevo animal. Descubre que tiene un cordón nervioso tubular dorsal, cráneo, piel con escamas y un corazón con dos aurículas y dos ventrículos. ¿Cómo clasificaría al animal? Explique cada paso en su decisión. ¿Dónde colocaría este animal en el cladograma que se muestra en la figura 32-20?
3. **VÍNCULO CON LA EVOLUCIÓN.** Discuta las relaciones entre equinodermos y cordados, y describa las características derivadas compartidas que apoyan el que se agrupen estos animales como deuteróstomos.
4. **VÍNCULO CON LA EVOLUCIÓN.** Apoye la hipótesis de que los peces pulmonados dieron origen a los tetrápodos.
5. **VÍNCULO CON LA EVOLUCIÓN.** La mayoría de los biólogos consideran ahora a las aves como dinosaurios vivientes. Justifique esta posición.
6. **VÍNCULO CON LA EVOLUCIÓN.** Algunos biólogos consideran a los proterios (monotremas) como reptiles terápsidos en vez de como mamíferos. Ofrezca argumentos a favor y en contra de esta posición.
7. **CIENCIA, TECNOLOGÍA Y SOCIEDAD.** Cada año, cientos de tortugas marinas son lesionadas o muertas como resultado de actividades humanas. Las siete especies de tortugas marinas se citan bajo la Ley de Especies en Peligro de extinción. ¿Qué medidas propondría para proteger a las tortugas marinas?

CENGAGENOW™ **Preguntas adicionales están disponibles en CengageNOW en www.cengage.com/login.**

33 Estructura, crecimiento y desarrollo vegetal

© Organica/Alamy

Dedalera, una herbácea bianual. Las dedaleras (*Digitalis purpurea*) son populares plantas de jardín. La dedalera también es la fuente de digitalina, que se usa para tratar enfermedades cardiacas.

CONCEPTOS CLAVE

33.1 La estructura de las células, tejidos y órganos de las plantas coinciden con sus funciones. El cuerpo vascular de la planta se diferencia en tres sistemas tisulares: el sistema fundamental, el sistema vascular y el sistema epidérmico.

33.2 Los meristemas primarios alargan las raíces y brotes a lo largo de la vida de la mayoría de las plantas. Las plantas leñosas tienen meristemas tanto primarios como secundarios, lo que aumenta el grosor de raíces y brotes.

33.3 El desarrollo de la planta no sólo requiere división celular y expansión, sino también determinación celular y diferenciación celular, y formación de patrones y morfogénesis.

Más de 300,000 especies de plantas con flores que viven y están adaptadas a muchos ambientes sobre la Tierra representan una gran variedad. Aunque todas ellas (desde los cactus del desierto con tallos enormemente hinchados, las espadañas parcialmente sumergidas en las ciénagas, hasta las orquídeas que crecen en las ramas más altas de los árboles de las exuberantes pluviselvas) son reconocibles como plantas. Casi todas las plantas tienen el mismo plan corporal básico, que consiste en raíces, tallos y hojas.

Las plantas son herbáceas o leñosas. Las plantas *herbáceas* no son leñosas. En los climas templados, las partes aéreas (tallos y hojas) de las plantas herbáceas se marchitan hasta el suelo al final de la época de reproducción. En contraste, las partes aéreas de las plantas *leñosas* (árboles y arbustos) persisten. En términos botánicos, las plantas leñosas producen duros tejidos secundarios lignificados (las paredes celulares de los tejidos

secundarios contienen *lignina*), y las plantas herbáceas no lo hacen. La lignina y la producción de tejidos secundarios se estudian más adelante en este capítulo y en los capítulos 35 y 36.

Las plantas **anuales** son herbáceas (como el maíz, los geranios y las caléndulas) que crecen, se reproducen y mueren en un año o menos. Otras plantas herbáceas (como zanahorias, espuma de mar, col y dedalera) son **bianuales**: tardan dos años en completar su ciclo de vida antes de morir (vea fotografía). Durante su primera temporada, las bianuales producen carbohidratos adicionales, que almacenan y usan durante su segundo año, cuando generalmente forman flores y se reproducen.

Las **perennes** son plantas herbáceas y leñosas que tienen el potencial de vivir durante más de dos años. En climas templados, los tallos aéreos (sobre tierra) de las herbáceas perennes como lirios, ruibarbo, cebolla y espárrago se marchitan cada invierno. Sus partes subterráneas (raíces y tallos bajo tierra) quedan latentes durante el invierno y crecen nuevamente cada primavera. (En **latencia**, un organismo reduce su estado metabólico a un nivel mínimo para sobrevivir a condiciones desfavorables). De igual modo, en ciertos climas tropicales con pronunciadas estaciones húmeda y seca, las partes aéreas de las herbáceas perennes se marchitan, y las partes subterráneas quedan latentes durante la temporada seca desfavorable. Otras plantas tropicales, como las orquídeas, son herbáceas perennes que crecen todo el año.

Todas las planas leñosas son perennes y algunas de ellas viven durante cientos o incluso miles de años. En climas templados, los tallos aéreos de las plantas leñosas quedan latentes durante el invierno. Muchas leñosas templadas perennes son **deciduas**; esto es: se desprenden de sus hojas antes del invierno y producen nuevos brotes con nuevas hojas la primavera siguiente. Otras leñosas perennes son **siempre verdes** y se desprenden de sus hojas durante un largo período, de modo que algunas hojas siempre están presentes. Puesto que tienen tallos leñosos permanentes que son el punto de partida de los nuevos brotes de la siguiente estación, muchos árboles alcanzan tamaños enormes.

En este capítulo el enfoque está sobre la estructura, crecimiento y desarrollo de las plantas con flores, que son plantas vasculares caracterizadas por flores, doble fecundación, endospermo y semillas encerradas dentro de frutos (vea el capítulo 28). Después, en los capítulos del 34 al 38, se examinarán otros aspectos de las plantas con flores.

33.1 EL CUERPO DE LA PLANTA

OBJETIVOS DE APRENDIZAJE

1. Discutir las funciones de varias partes del cuerpo vascular de la planta, incluido el sistema de raíces (radicular) que absorbe agua y nutrientes, y el sistema de brotes fotosintéticos.
2. Describir la estructura y funciones del sistema de tejidos fundamentales (parénquima, colénquima y esclerénquima).
3. Describir la estructura y funciones del sistema de tejidos vasculares (xilema y floema).
4. Describir la estructura y funciones del sistema de tejido epidérmico (epidermis y peridermis).

El cuerpo de las plantas con flores (y otras plantas vasculares) generalmente se organiza en un sistema de raíces y un sistema de brotes (**FIGURA 33-1**). El **sistema de raíces (radicular)** usualmente es subterráneo. La porción aérea, el **sistema de brotes**, por lo general consiste en un tallo vertical que tiene hojas y, en las plantas con flores, flores y frutos que contienen semillas.

Cada planta por lo común crece en dos ambientes diferentes: el suelo húmedo oscuro y el aire iluminado relativamente seco. Por lo general, las plantas tienen tanto raíces como brotes, porque requieren recursos de ambos ambientes. Por ende, las raíces se ramifican de modo amplio a través del suelo y forman una red que ancla la planta firmemente en su lugar y absorben agua y minerales disueltos (nutrientes inorgánicos). Las hojas, los órganos aplanados de la fotosíntesis, están unidos de manera más o menos regular sobre el tallo, donde absorben la luz solar y el dióxido de carbono atmosférico (CO_2) que usan en la fotosíntesis.

El cuerpo de la planta consiste en células y tejidos

Como en otros organismos, la unidad estructural y funcional básica de las plantas es la célula. Las plantas evolucionaron varios tipos de células, cada una especializada para funciones particulares. Las células de las plantas están organizadas en tejidos. Un **tejido** es un grupo de células que forma una unidad estructural y funcional. Los *tejidos simples* están compuestos sólo de un tipo de célula, mientras que los *tejidos complejos* tienen dos o más tipos de células.

En las plantas vasculares, los tejidos están organizados en tres sistemas de tejidos, cada uno de los cuales se extiende a lo largo del cuerpo de la planta (**FIGURA 33-2**). Cada sistema tisular contiene dos o más tipos de tejidos (**TABLA 33-1**). La mayor parte del cuerpo de la planta está compuesto del **sistema fundamental**, que tiene varias funciones, incluidas fotosíntesis, almacenamiento y sostén. El **sistema vascular**, un intrincado sistema de conducción que se extiende a lo largo del cuerpo de la planta, es responsable de la conducción de varias sustancias, incluidos agua, minerales disueltos y alimento (azúcar disuelta). El sistema vascular también funciona para fortalecer y dar sostén a la planta. El **sistema epidérmico** brinda una cubierta al cuerpo de la planta.

Raíces, tallos, hojas, partes florales y frutos son **órganos**, porque cada uno está compuesto de los tres sistemas de tejidos. Los sistemas de tejidos de diferentes órganos vegetales forman una red interconectada a lo largo de la planta. Por ejemplo, el sistema vascular de una hoja es continuo con el sistema vascular del tallo al que está unida, y el sistema vascular del tallo es continuo con el sistema vascular de la raíz.

El sistema fundamental está compuesto de tres tejidos simples

La mayor parte de una planta herbácea es su sistema fundamental, que está compuesto de tres tejidos: parénquima, colénquima y esclerénquima (**TABLA 33-2** de las páginas 712 y 713). Estos tejidos pueden distinguirse por la estructura de sus paredes celulares. Recuerde que las células vegetales están rodeadas por una pared celular que brinda apoyo estructural (vea el capítulo 4). La célula de una planta que crece segrega una delgada **pared celular primaria**, que se estira y expande conforme la célula aumenta de tamaño. Después de que la célula deja de crecer, en ocasiones segrega una gruesa y fuerte **pared celular secundaria**, que se deposita *adentro* de la pared celular primaria; esto es: entre la pared celular primaria y la membrana plasmática (vea la figura 4-31).

Las paredes celulares vegetales tienen muchos papeles importantes. Como estudiará más adelante en este capítulo, las paredes celulares están involucradas en el crecimiento; la capacidad de expansión de las paredes ce-

PUNTO CLAVE Durante la evolución de las plantas, los sistemas radiculares y de brotes se especializaron para obtener recursos del suelo y el aire, respectivamente.

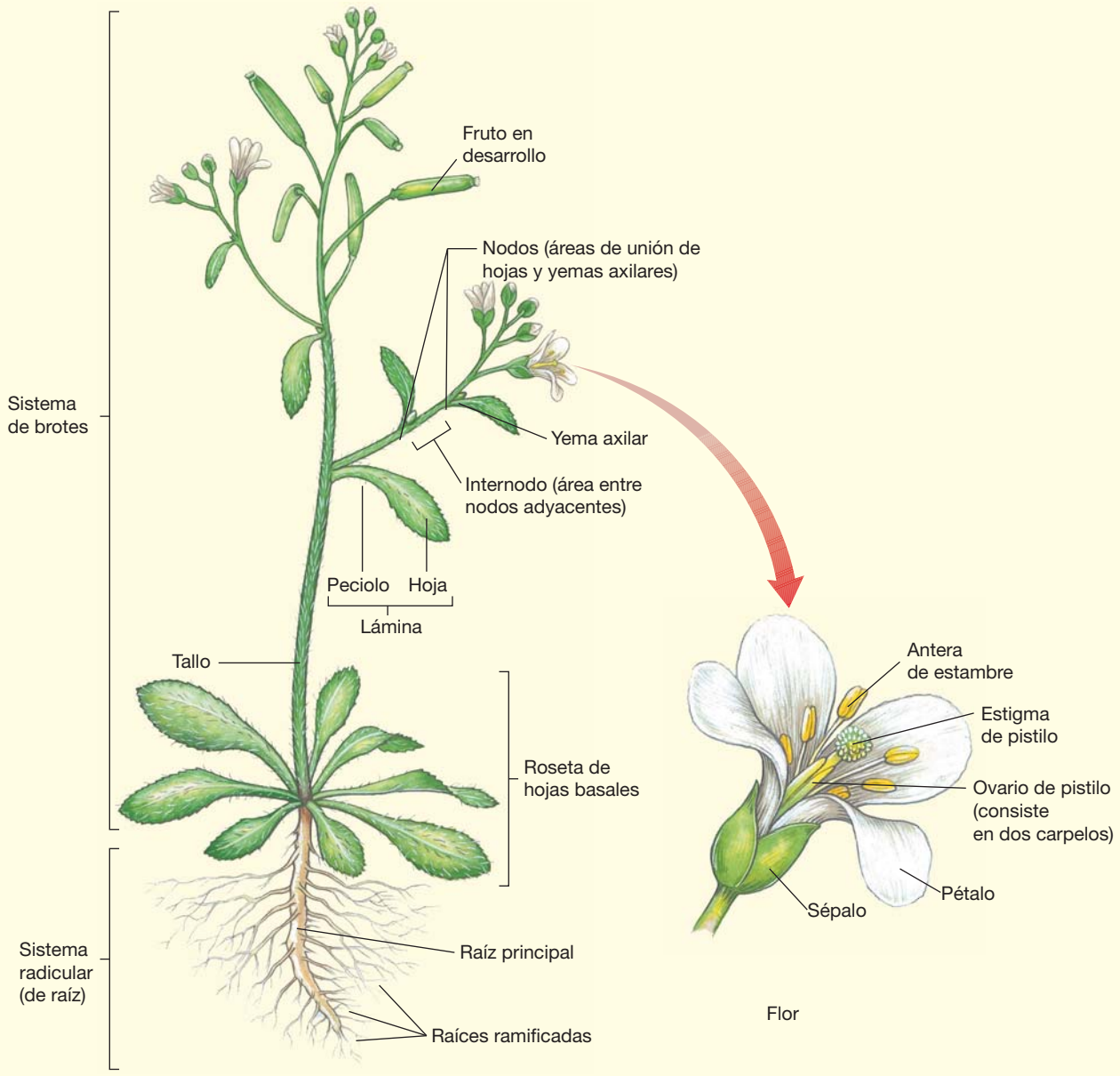


FIGURA 33-1 ***Animada*** **El cuerpo de la planta**

El cuerpo de una planta consiste en un sistema radicular, por lo general bajo tierra, y un sistema de brotes, comúnmente aéreo. Aquí se muestra una arabidopsis (*Arabidopsis thaliana*), una pequeña planta de la familia de la mostaza que es una planta modelo para investigación biológica.

La *Arabidopsis* es nativa del norte de África y Eurasia y se naturalizó (se introdujo y ahora crece silvestre) en California y la mitad oriental de Estados Unidos.

lulares primarias permite a las células aumentar su tamaño. Los científicos están cada vez más conscientes de que, en las paredes celulares de la planta, tiene lugar las señales de transducción, porque muchas moléculas de carbohidrato y proteína en las paredes celulares de la planta se comunican con otras moléculas tanto adentro como afuera de la célula. La pared celular también es la primera línea de defensa contra organismos patógenos.

Las células de parénquima tienen paredes primarias delgadas

El tejido **parénquima**, un tejido simple compuesto de células de parenquimatosa, se encuentra a lo largo del cuerpo de la planta y es el tipo más común de célula y tejido (**FIGURA 33-3a** de la página 714). Las partes blandas de una planta, como la parte comestible de una manzana o una papa, consisten principalmente de parénquima.

PUNTO CLAVE Los sistemas de tejidos son continuos a lo largo de la planta. Por ejemplo, el sistema vascular en una hoja es continuo con el sistema vascular en el tallo al que está unida.

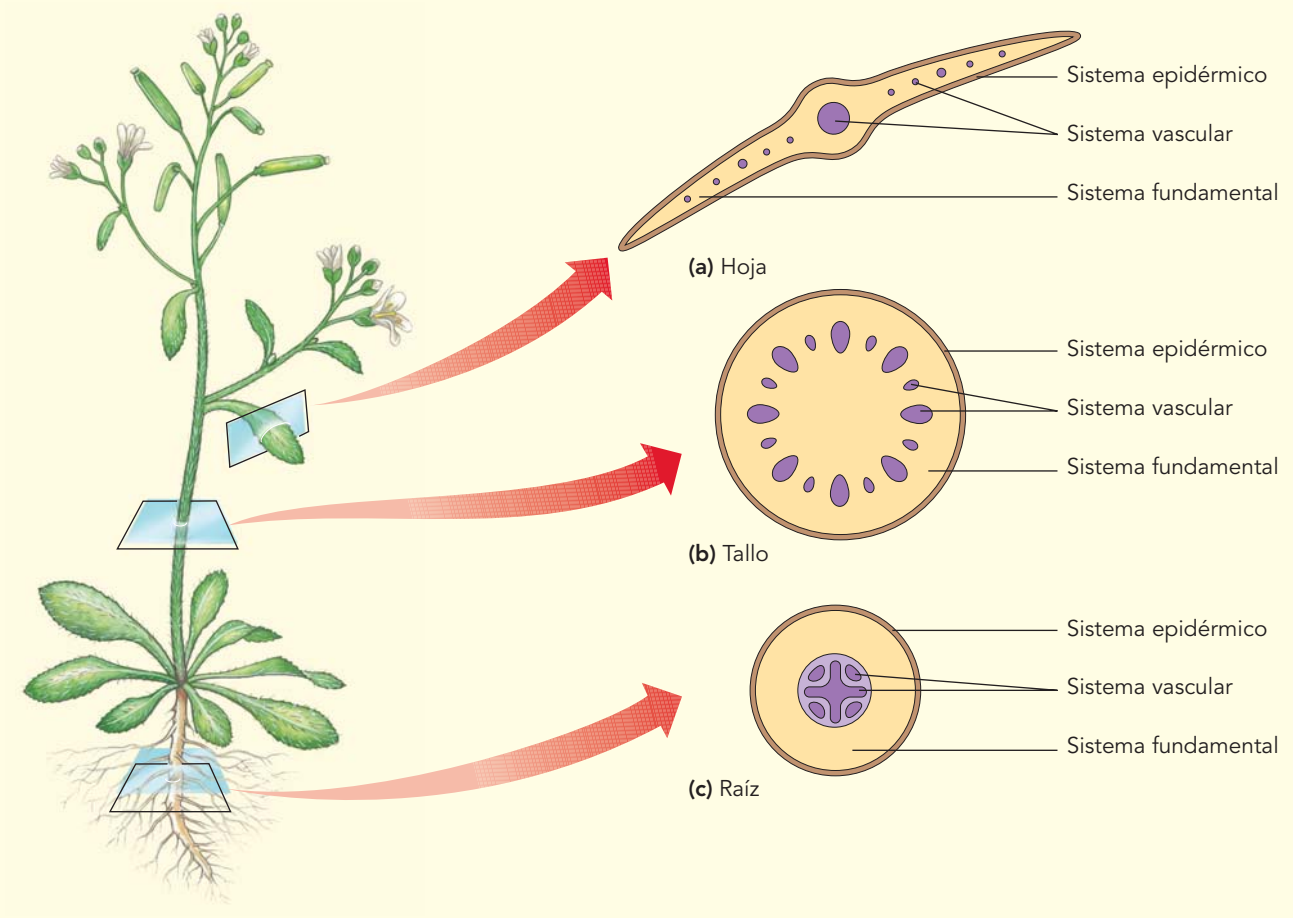
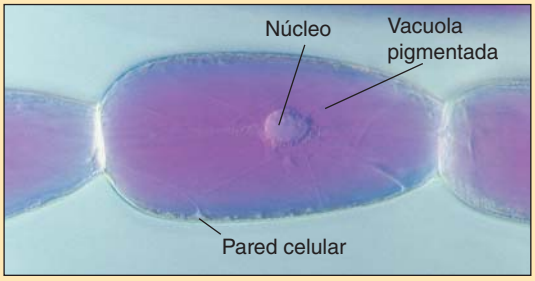


FIGURA 33-2 ***Animada*** **Los tres sistemas tisulares en el cuerpo de la planta**
Esta figura muestra la distribución de los sistemas fundamental, vascular y epidérmico en una eudicotiledónea herbácea como *Arabidopsis*.

TABLA 33-1 Sistemas tisulares, tejidos y tipos de célula de las plantas con flores

Sistema tisular	Tejido	Tipos de células	Principales funciones de los tejidos
Sistema fundamental	Parénquima	Células parenquimatosas	Almacenamiento, secreción, fotosíntesis
	Colénquima	Células colenquimatosas	Sostén
	Esclerénquima	Células esclerenquimatosas (esclereidas o fibras)	Sostén, reforzamiento
Sistema vascular	Xilema	Traqueidas	Conducción de agua y minerales nutrientes, sostén
		Elementos de vaso	Conducción de agua y minerales nutrientes, sostén
		Células parenquimatosas de xilema	Almacenamiento
		Fibras (células esclerenquimatosas)	Sostén, reforzamiento
	Floema	Elementos de tubo criboso	Conducción de azúcar en disolución, sostén
		Células acompañantes	Puede controlar el funcionamiento de los tubos cribosos y cargar azúcar en los tubos cribosos
		Células parenquimatosas de floema	Almacenamiento
		Fibras (células esclerenquimatosas)	Sostén, reforzamiento
Sistema epidérmico	Epidermis	Células epidérmicas	Cubierta protectora sobre la superficie del cuerpo de la planta
		Células guardián	Regula estomas
		Tricomas	Funciones variable
	Peridermis	Células corcho	Cubierta protectora sobre la superficie del cuerpo de la planta.
		Células de cámbium de corcho	Meristemáticas (forma nuevas células)
		Células de parénquima de corcho	Almacenamiento

TABLA 33-2 Tipos de célula en el sistema fundamental



Phil Gates/Biological Photo Service

Célula parenquimatosa

Descripción
Viviente, metabolismo activo; delgadas paredes celulares primarias

Funciones
Almacenamiento; secreción y/o fotosíntesis

Ubicación y comentarios
A lo largo del cuerpo de la planta; se muestra una MO de un pelo de estambre de una flor de *Tradescantia virginiana*; observe las grandes vacuolas pigmentadas; el núcleo no está dentro de la vacuola, pues se encuentra *encima* de ella

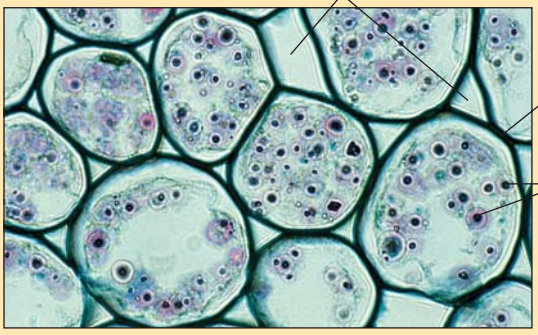
Cengage

Célula parenquimatosa

Descripción
Viviente, metabolismo activo; delgadas paredes celulares primarias

Funciones
Almacenamiento; secreción; fotosíntesis

Ubicación y comentarios
A lo largo del cuerpo de la planta; se muestra una MO de células de hoja de una planta acuática (*Elodea*); observe los muchos cloroplastos en la delgada capa de citoplasma que rodea la gran vacuola transparente



Cengage

Célula parenquimatosa

Descripción
Viviente, metabolismo activo; delgadas paredes celulares primarias

Funciones
Almacenamiento; secreción; fotosíntesis

Ubicación y comentarios
A lo largo del cuerpo de la planta; se muestra una MO de una sección transversal de parte de una raíz de una *Ranunculus*; observe los granos de almidón que llenan las células.

Ed Reschke/Peter Arnold, Inc.

Célula colenquimatosa

Descripción
Viviente; paredes celulares primarias con grosor desigual

Función
Soporte elástico

Ubicación y comentarios
Justo abajo de la epidermis del tallo; se muestra una MO de una sección transversal de un tallo de baya (*Sambucus*); observe las paredes celulares con grosor desigual que son especialmente gruesas en las esquinas, lo que hace que el contenido de la célula asuma una forma redondeada en sección transversal

(*continúa*)

TABLA 33-2 Tipos de célula en el sistema fundamental (continuación)

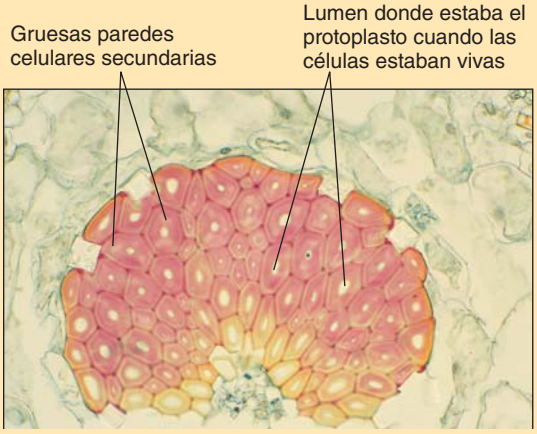
James Mauseth, University of Texas

Esclereida (célula esclerenquimatosa)

Descripción
Puede estar viva o muerta en la madurez; gruesas paredes celulares secundarias; carece de pared secundaria en los extremos puntiagudos

Funciones
Reforzamiento; tejido rico en esclereida que es duro e inflexible

Ubicación y comentarios
Conchas de nueces y cocos; extremos puntiagudos de cerezas y duraznos; se muestra una MO de esclereidas vivas en una sección a través de la punta de una cereza (*Prunus avium*).



James Mauseth, University of Texas

Fibra (célula esclerenquimatosa)

Descripción
Con frecuencia muertas en la madurez; gruesas paredes celulares secundarias; menos puntiagudos que en esclereidas

Funciones
Sostén; brindan reforzamiento

Ubicación y comentarios
A lo largo del cuerpo de la planta; común en tallos y ciertas hojas; se muestra una MO de una sección transversal a través de un cúmulo de fibras de una hoja de pita (*Agave*)

Las células de parénquima realizan varias funciones importantes, como fotosíntesis, almacenamiento y secreción. Las células parenquimatosas que funcionan en la fotosíntesis contienen cloroplastos verdes, mientras que las células parenquimatosas no fotosintéticas carecen de cloroplastos y con frecuencia son incoloras. Los materiales almacenados en las células parenquimatosas incluyen granos de almidón, gotas de aceite, agua y sales, que en ocasiones son visibles como cristales. Resinas, taninos, hormonas, enzimas y néctar azucarado son ejemplos de sustancias que pueden segregar las células parenquimatosas. Las diversas funciones del parénquima requieren que las células parenquimatosas estén vivas y metabólicamente activas.

Las células parenquimatosas tienen la capacidad de **diferenciarse** en otros tipos de células, en particular cuando una planta está lesionada. Si células de xilema (conductoras de agua) se cortan, por ejemplo, las células parenquimatosas adyacentes pueden dividirse y diferenciarse en nuevas células de xilema en pocos días. (Recuerde del capítulo 17 que es posible inducir a ciertas células vegetales para convertirse en el equivalente de células de tallo embrionario que luego pueden diferenciarse en células especializadas).

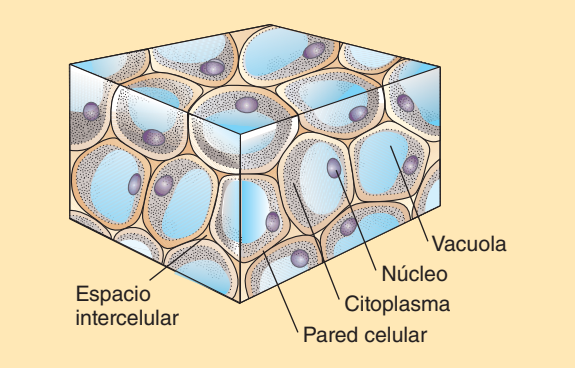
Las células colenquimatosas tienen paredes primarias con grosor desigual

El tejido de **colénquima**, un tejido vegetal simple compuesto de células colenquimatosas, es un tejido estructural extremadamente flexible que brinda gran parte del sostén en los órganos vegetales blandos no leñosos (**FIGURA 33-3b**). El sostén es crucial para las plantas, en parte porque les permite crecer hacia arriba para competir con otras plantas por la luz solar disponible en un área atestada de plantas. Las plantas carecen del sistema esquelético óseo usual de muchos animales; en vez de ello, células individuales, incluidas las células colenquimatosas, sostienen el cuerpo de la planta.

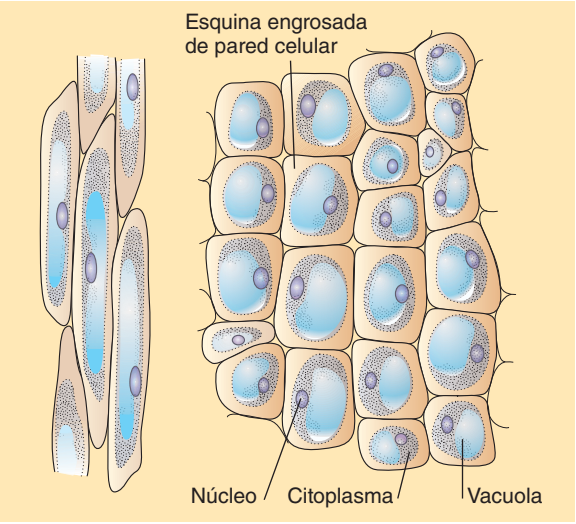
Las células colenquimatosas, que usualmente son alargadas, están vivas en la madurez. Sus paredes celulares primarias tienen grosores desiguales y son especialmente gruesas en las esquinas. La colénquima se encuentra de manera uniforme a lo largo de la planta y con frecuencia se presenta como largas hebras cerca de las superficies del tallo y a lo largo de las nervaduras de las hojas. Las "cadenas" en los tallos de apio, por ejemplo, consisten en tejido colenquimatoso.

Las células esclerenquimatosas tienen tanto paredes primarias como gruesas paredes secundarias

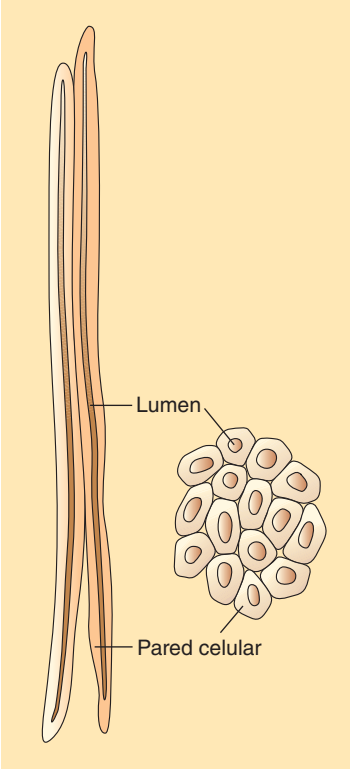
Otro tejido vegetal simple especializado para sostén estructural es la **esclerénquima**, cuyas células tienen paredes celulares tanto primarias como secundarias. La raíz de la palabra *esclerénquima* se deriva de la palabra griega *sclero*, que significa "duro". Las paredes celulares secundarias de las células esclerenquimatosas se vuelven fuertes y duras debido al grosor extremo. Los *extremos puntiagudos*, que son diminutas áreas donde no se desarrollan paredes secundarias, permiten un intercambio de sustancias entre células esclerenquimatosas vivientes adyacentes. Las células esclerenquimatosas maduras no pueden estirarse o alargarse.



(a) Células parenquimatosas. Las células de parénquima varían en tamaño y estructura, dependiendo de sus varias funciones dentro del cuerpo de la planta.



(b) Células de colénquima en sección longitudinal (*izquierda*) y sección transversal. Observe las células alargadas, evidentes en la sección longitudinal, y las paredes celulares con grosor desigual, evidentes en la sección transversal.



(c) Células de esclerénquima (*fibras*) en sección longitudinal (*izquierda*) y sección transversal. Las fibras maduras con frecuencia mueren en la madurez funcional y por lo tanto carecen de núcleos y citoplasma; el lumen es el espacio anteriormente ocupado por la célula viva.

FIGURA 33-3 Tipos de célula: parénquima, colénquima y esclerénquima

Con frecuencia, en la madurez funcional, cuando el esclerénquima brinda sostén al cuerpo de la planta, sus células mueren.

La esclerénquima puede localizarse en varias áreas del cuerpo de la planta. Dos tipos de células esclerenquimatosas son esclereidas y fibras. Las **esclereidas** son células de forma variable comunes en las conchas de nueces y en los huesos de frutos como cerezas y duraznos. La textura ligeramente arenosa de las peras resulta de la presencia de cúmulos de esclereidas. Las **fibras**, que son células largas ahusadas que con frecuencia se presentan en parches o grupos, son particularmente abundantes en la madera, corteza interior y venas de la hoja de las plantas con flores (**FIGURA 33-3c**).

Las células de los tres tejidos simples varían en la química de su pared celular

Las células de parénquima, colénquima y esclerénquima pueden distinguirse por la química de sus paredes celulares. Las paredes celulares pueden contener celulosa, hemicelulosa, pectina y lignina. La **celulosa**, el polímero más abundante del mundo, representa alrededor del 40% al 60% del peso seco de las paredes celulares vegetales. Como se estudió en el capítulo 3, la celulosa es un **polisacárido** compuesto de unidades de glucosa unidas por enlaces β-1,4. Cada molécula de celulosa consiste en miles de subunidades de glucosa unidas para formar una cadena plana con forma de listón. De 40 a 70 de estas cadenas yacen paralelas unas con otras y se conectan mediante enlaces hidrógeno para formar una **microfibrilla de celulosa**, una fuerte hebra diminuta visible bajo el microscopio electrónico (vea la figura 3-10a).

Las microfibrillas de celulosa están unidas por una matriz de hemicelulosa y pectina. La **hemicelulosa** es un grupo de polisacáridos que son más solubles que la celulosa. Las hemicelulosas varían en su composición química de una especie a otra. Algunas hemicelulosas están compuestas de *xiloglucano*, que consiste en una estructura de moléculas de β-1,4-glucosa a las que se unen cadenas de *xilosa*, un azúcar de cinco carbonos. A pesar de su nombre, la estructura química de la hemicelulosa es significativamente diferente de la que tiene la celulosa. La **pectina**, otro polisacárido de unión, es menos variable en su composición monómera que las hemicelulosas. Las unidades de monómero de pectina son ácido α-*galacturónico*, una molécula de seis carbonos que es un derivado de la glucosa.

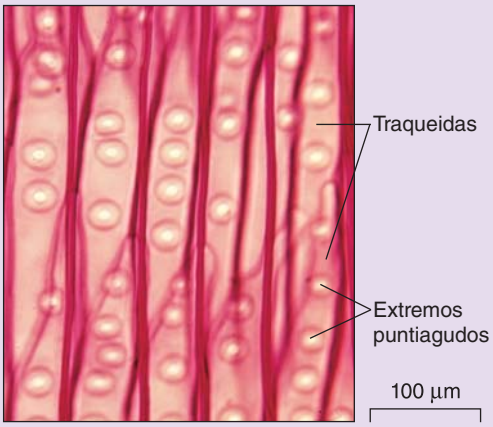
Un importante componente de las paredes celulares secundarias vegetales, en particular de la madera, es la **lignina**. Componente de hasta el 35% del peso seco de la pared celular secundaria, la lignina es un polímero fortalecedor constituido por monómeros derivados de ciertos aminoácidos. Los científicos todavía no determinan la estructura química exacta de la lignina porque es difícil de remover de la celulosa y de otros materiales de pared celular a los que se enlaza de manera covalente.

Después de estudiar los cuatro componentes principales de las paredes celulares vegetales, ahora es posible generalizar en torno a la química celular de las células de parénquima, colénquima y esclerénquima. Las delgadas paredes celulares primarias de las células parenquimatosas contienen predominantemente celulosa, aunque también contienen hemicelulosa y pectina. Tanto las células de parénquima como las de colénquima tienen paredes celulares primarias, pero sus paredes son químicamente distintas debido a que las áreas engrosadas de las paredes de colénquima contienen grandes cantidades de pectina además de celulosa y hemicelulosa. Las gruesas paredes celulares de las células de esclerénquima son químicamente diferentes porque son ricas en lignina, además de celulosa, hemicelulosa y pectina.

El tejido vascular consiste en dos tejidos complejos

El **sistema vascular**, que está incrustado en el tejido fundamental, transporta los materiales necesarios a lo largo de la planta por medio de dos tejidos complejos: xilema y floema (**TABLA 33-3**). Tanto xilema como

TABLA 33-3 Tipos de célula seleccionados en el sistema vascular



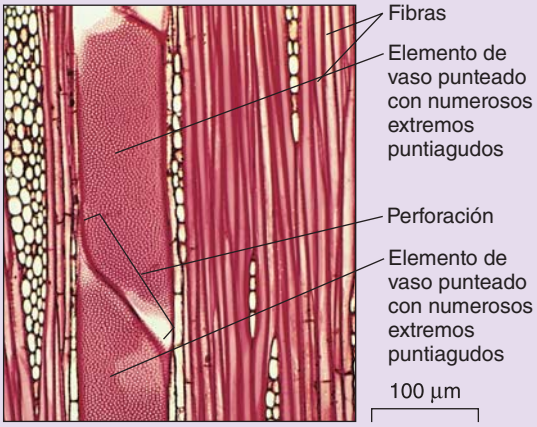
John D. Cunningham/Visuals Unlimited

Traqueidas

Descripción
Mueren en la madurez; carecen de pared secundaria en los extremos puntiagudos

Funciones
Conducción de agua y minerales nutrientes; sostén

Ubicación y comentarios
Ocurre en cúmulos en xilema a lo largo del cuerpo de la planta; se muestra una MO de una sección longitudinal de traqueidas de madera de pino blanco (*Pinus strobus*)



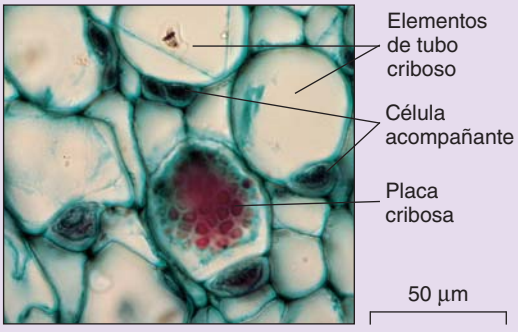
James Mauseth, University of Texas

Elemento de vaso

Descripción
Mueren en la madurez; paredes terminales con perforaciones; carecen de pared secundaria en los extremos puntiagudos

Funciones
Conducción de agua y minerales nutrientes; sostén

Ubicación y comentarios
Xilema a lo largo del cuerpo vegetal; los elementos de vaso son más eficientes que las traqueidas en la conducción; se muestra una MO de una sección longitudinal de dos elementos de vaso de un eudicotiledóneo leñoso no identificado



J. Robert Waaland/Biological Photo Service

Célula acompañante

Descripción
Viviente; tiene conexiones citoplasmáticas con los tubos cribosos

Función
Ayuda a mover azúcares hacia y desde los tubos cribosos

Ubicación y comentarios
Floema a lo largo del cuerpo vegetal; se muestra una MO de floema del peciolo (tallo de hoja) de una calabaza (*Cucurbita*) en sección transversal.

floema son continuos a lo largo del cuerpo de la planta. (En el capítulo 35 se estudian los mecanismos de transporte en xilema y floema).

Las células de conducción en el xilema son traqueidas y elementos de vaso

El **xilema** conduce agua y minerales disueltos desde las raíces hacia los tallos y hojas, y proporciona sostén estructural. En las plantas con flores, el xilema es un tejido complejo compuesto de cuatro tipos de células: traqueidas, elementos de vaso, células parenquimatosas y fibras. Dos de los cuatro tipos de células que se encuentran en el xilema, las **traqueidas** y los **elementos de vaso**, conducen agua y minerales disueltos. El xilema también contiene fibras que brindan sostén, y células parenquimatosas, conocidas como *parénquima xilemático*, que realiza funciones de almacenamiento.

Traqueidas y elementos de vaso están enormemente especializados para la conducción. Conforme se desarrollan, ambos tipos de células experimentan **apoptosis**, o muerte celular programada. Como resultado, traqueidas y elementos de vaso maduros están muertos y por lo tanto huecos; sólo permanecen sus paredes celulares. Las traqueidas, las principales células conductoras de agua en gimnospermas (como el pino) y plantas vasculares con semillas (como los helechos), son células largas ubicadas en parchos o cúmulos (**FIGURA 33-4a**). El agua se conduce hacia arriba, desde las raíces hacia los brotes, y pasa de una traqueida a otra a través de extremos puntiagudos anchos.

Además de las traqueidas, las plantas con flores poseen elementos de vaso extremadamente eficientes (**FIGURA 33-4b**). Los diámetros celulares de los elementos de vaso por lo general son más grandes que los de las traqueidas. Los elementos de vaso son huecos, pero, a diferencia de las traqueidas, las paredes terminales tienen orificios, conocidos como *perforaciones*, o están ausentes. Los elementos de vaso están apilados unos sobre otros, y el agua se conduce fácilmente desde un elemento de vaso hacia el siguiente. Una pila de elementos de vaso, llamada **vaso**, recuerda una tubería de agua en miniatura. Los elementos de vaso también tienen extremos puntiagudos en sus paredes laterales que permiten el transporte lateral (movimientos laterales) del agua desde un vaso a otro.

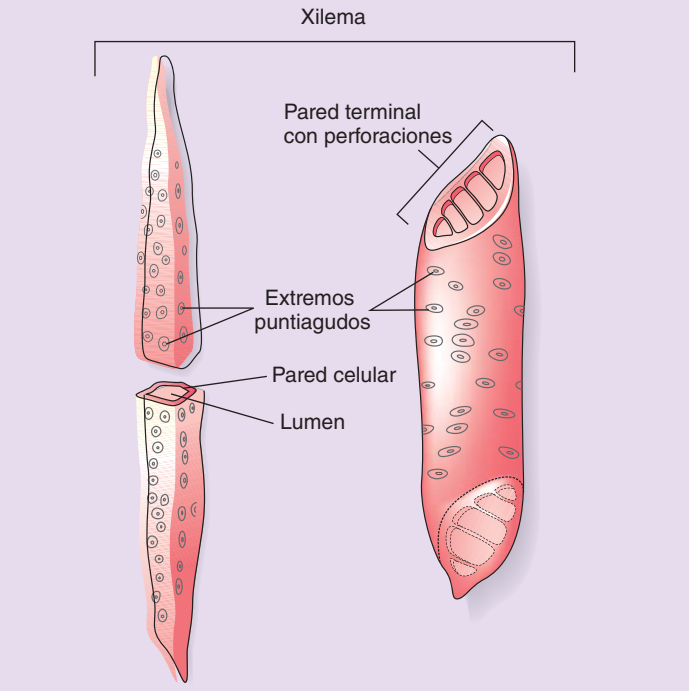
Los elementos de tubo criboso son las células conductoras del floema

El **floema** conduce materiales alimenticios, esto es: carbohidratos formados en la fotosíntesis, a lo largo de la planta y brinda sostén estructural. En las plantas con flores, el floema es un tejido complejo compuesto de cuatro tipos de células: elementos de tubo criboso, células acompañantes, fibras y células parenquimatosas del floema (**FIGURAS 33-4C** y **33-4D**). Las fibras, que por lo general son extensas en el floema de las plantas herbáceas, proporcionan sostén estructural adicional al cuerpo de la planta.

Los materiales alimenticios se conducen en disolución (esto es: disueltos en agua) a través de los **elementos de tubo criboso**, que están entre las células vegetales más especializadas. Los elementos de tubo criboso están unidos extremo con extremo para formar largos **tubos cribosos**. Las paredes terminales de las células, llamadas *placas cribosas*, tienen una serie de orificios a través de los cuales el citoplasma se extiende desde un elemento de tubo criboso hasta el siguiente. Los elementos de tubo criboso están vivos en la madurez, pero muchos de sus organelos, incluidos núcleo, vacuola, mitocondrias y ribosomas, se desintegran o encogen conforme maduran.

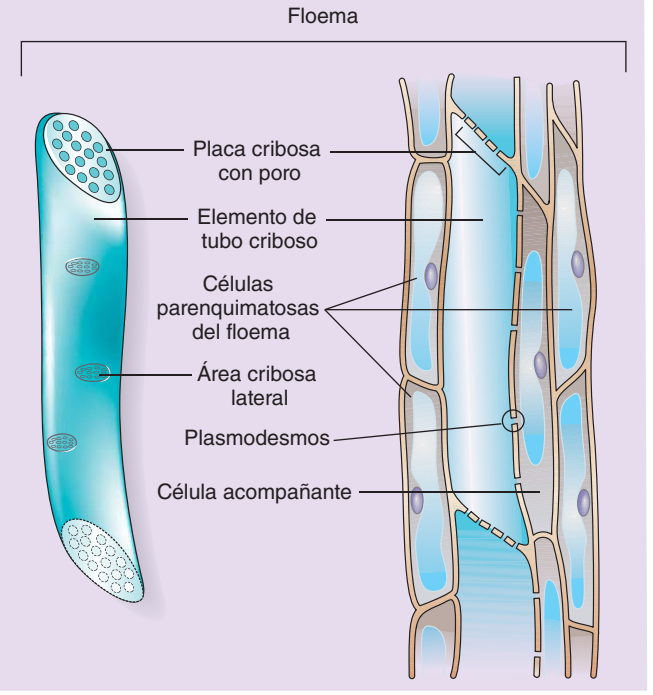
Los elementos de tubo criboso están entre las pocas células eucariotas que pueden funcionar sin núcleos. Por lo general, estas células viven menos de un año. Sin embargo, existen notables excepciones. Ciertas palmeras tienen elementos de tubo criboso que permanecen vivos durante aproximadamente 100 años.

Adyacentes a cada elemento de tubo criboso hay una **célula acompañante** que ayuda al funcionamiento del elemento de tubo criboso. La



(a) Traqueida (célula de xilema). La traqueida está abierta para revelar la apariencia de la célula en sección transversal. En la madurez, las traqueidas usualmente están muertas.

(b) Elemento de vaso (célula de xilema). Las paredes terminales de los elementos de vaso están perforadas. Los elementos de vaso se unen extremo con extremo, desde las raíces hasta las hojas y otras partes de brote.



(c) Elemento de tubo criboso que muestra la placa cribosa. Los elementos de tubo criboso están unidos extremo con extremo para formar tubos cribosos.

(d) Sección longitudinal de tejido de floema. Elementos de tubo criboso, células acompañantes y células parenquimatosas del floema. No se muestran las células de fibra.

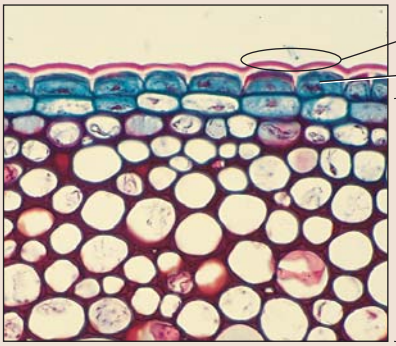
FIGURA 33-4 ***Animada*** **Vistas longitudinales de tipos de célula en tejidos de xilema y floema**

célula acompañante es una célula viva, completa con un núcleo. Se cree que este núcleo dirige las actividades tanto de la célula acompañante como del elemento de tubo criboso. Numerosos **plasmodesmos** [conexiones citoplasmáticas a través de las cuales el citoplasma se extiende desde una célula hasta otra (vea el capítulo 5)] vinculan una célula acompañante con su elemento de tubo criboso adjunto. Las células acompañantes tienen un papel esencial en el movimiento de azúcares hacia los elementos de tubo criboso para transportar hacia otras partes de la planta.

El tejido epidérmico consiste en dos tejidos complejos

El **tejido epidérmico**, epidermis y peridermis, proporcionan una cubierta protectora sobre las partes de la planta (**TABLA 33-4**). En las plantas herbáceas, el tejido epidérmico es una sola capa de células llamadas epidermis. Las plantas leñosas inicialmente producen una epidermis, pero se divide como resultado de la producción de tejido leñoso adicio-

TABLA 33-4 Tipos de células seleccionados en el tejido epidérmico



James Mauseth, University of Texas

Célula epidérmica

Descripción
Célula relativamente no especializada con pared primaria delgada; pared exterior con frecuencia más gruesa y cubierta con una capa cerosa no celular (cutícula).

Funciones
Cubierta protectora sobre la superficie del cuerpo de la planta; ayuda a reducir la pérdida de agua.

Ubicación y comentarios
Generalmente la epidermis tiene una célula de grueso; se muestra una MO de una sección transversal a través de la epidermis de un tallo de hidra (*Hedera helix*).

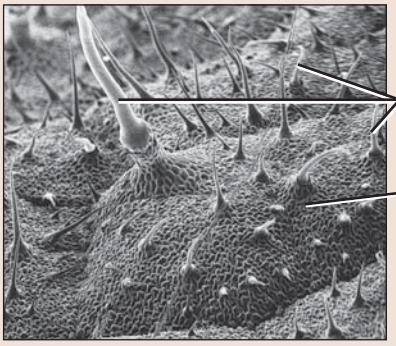
Dwight R. Kuhn

Célula guardián

Descripción
Célula que se presenta en pares y contiene cloroplastos; el par cambia de forma para abrir y cerrar el poro.

Función
Abre y cierra el poro.

Ubicación y comentarios
Epidermis de tallos y hojas; se muestra una MO de la epidermis de una hoja de *Tradescantia virginiana*.



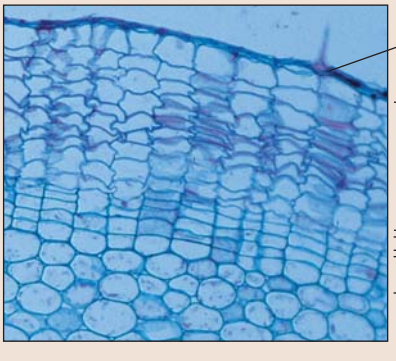
Biophoto Associates

Tricoma

Descripción
Pelo u otra excrecencia epidérmica; puede ser unicelular o multicelular; ocurre en varios tamaños y formas.

Funciones.
Variadas; absorción; secreción; excreción; protección; reducción de pérdida de agua.

Ubicación y comentarios
Epidermis; se muestra un MEB de una hoja de ortiga (*Solanum carolinense*) con tricomas que penetran la piel de los animales e inyectan sustancias irritantes que causan una sensación urticante.



Cengage

Célula de corcho

Descripción
Muertas en la madurez; paredes celulares impregnadas con material a prueba de agua (suberina).

Funciones
Reduce la pérdida de agua y evita que penetren organismos patógenos.

Ubicación y comentarios
Producidas en gran cantidad; con frecuencia el corcho se forma justo abajo de la epidermis; sustituye la epidermis en tallos y raíces más viejos; se muestra una MO de una sección transversal a través de la peridermis de un tallo de geranio (*Pelargonium*).

nal dentro de la epidermis conforme la planta aumenta en circunferencia. La peridermis, que sustituye la epidermis en los tallos y raíces de las plantas leñosas más viejas, compone la corteza exterior.

La epidermis es la capa más externa de una planta herbácea

La **epidermis** es un tejido complejo compuesto sobre todo de células vivas relativamente no especializadas. Dispersas entre estas células hay células oclusivas más especializadas y excrecencias llamadas tricomas (se estudian más adelante). En la mayoría de las plantas, la epidermis consiste en una sola capa de células aplanadas (**FIGURA 33-5**). Las células epidérmicas usualmente no contienen cloroplastos y por lo tanto son transparentes, de modo que la luz puede penetrar los tejidos interiores de tallos y hojas. Tanto en tallos como en hojas, los tejidos fotosintéticos se encuentran *abajo* de la epidermis.

Un importante requisito de las partes aéreas (tallos, hojas, flores y frutos) de una planta es la capacidad para controlar la pérdida de agua. Las células epidérmicas de las partes aéreas segregan una **cutícula** cerosa sobre la superficie de sus paredes exteriores; esta capa cerosa restringe enormemente la pérdida de agua de las superficies vegetales.

Aunque la cutícula es en extremo eficiente para evitar más pérdida de agua a través de las células epidérmicas, también lentifica la difusión de CO_2, necesario para la fotosíntesis, desde la atmósfera hacia la hoja o el tallo. La difusión de CO_2 se facilita mediante **estomas**. Los estomas son poros diminutos en la epidermis que están rodeados por dos células llamadas **células guardianes** (vea la figura 34-5). Muchos gases, incluidos CO_2, oxígeno y vapor de agua, pasan a través de las estomas mediante difusión. Las estomas por lo general están abiertas durante el día, cuando ocurre la fotosíntesis, y la pérdida de agua que también tiene lugar cuando las estomas están abiertas proporciona cierto enfriamiento por evaporación. Durante la noche, las estomas generalmente están cerradas. En condiciones de sequía, la necesidad de conservar agua supera a la necesidad de enfriar las hojas e intercambiar gases. En consecuencia, durante una sequía, las estomas se cierran durante el día. En el capítulo 34 se estudian con mayor detalle las estomas.

La epidermis también contiene excrecencias especiales, o pelos, llamados **tricomas**, que se presentan en muchos tamaños y formas y tienen varias funciones. Las plantas que toleran los ambientes salados, como en las playas, con frecuencia tienen tricomas especializados sobre sus hojas para remover el exceso de sal que se acumula en la planta. La presencia de tricomas en las partes aéreas de las plantas del desierto puede aumentar la reflexión de la luz desde las plantas, lo que en consecuencia enfría los tejidos internos y reduce la pérdida de agua. Otros tricomas tienen una función protectora. Por ejemplo, los tricomas en las hojas y tallos de la ortiga urticante contienen sustancias irritantes que pueden desalentar a los animales herbívoros de comer la planta. Los **pelos radicales** son tricomas simples no ramificados que aumentan el área superficial de la epidermis radicular (que entra en contacto con el suelo) para absorción más efectiva de agua y minerales.

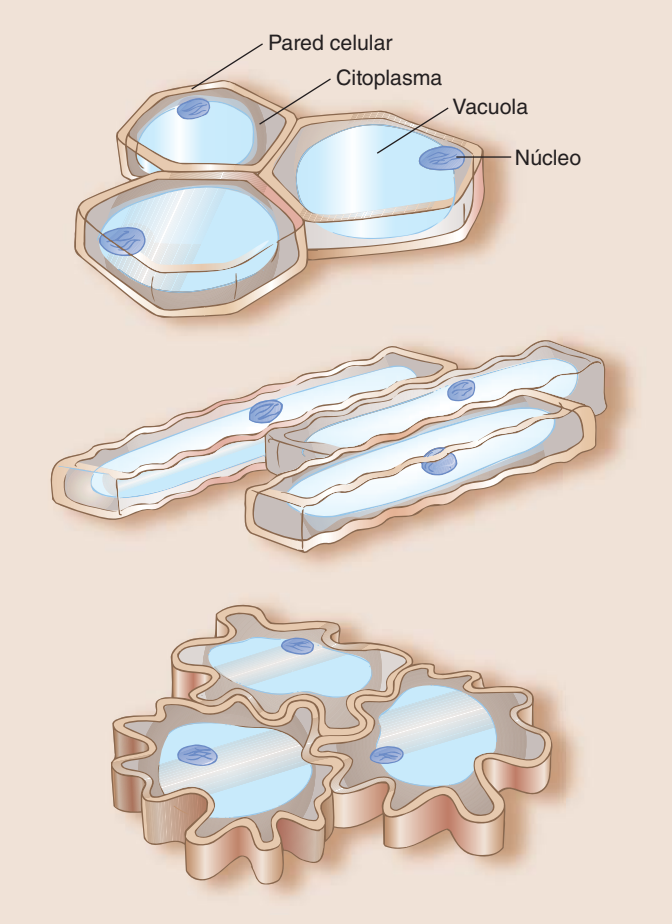


FIGURA 33-5 Tipos de célula: células epidérmicas
Células epidérmicas de tres plantas diferentes. Observe que, sin importar la forma de la célula, las células epidérmicas encajan firmemente entre ellas.

La peridermis sustituye la epidermis en las plantas leñosas

La **peridermis**, un tejido que puede estar en cualquier parte entre varias a muchas capas celulares de grosor, se forma bajo la epidermis para ofrecer una nueva cubierta protectora conforme la epidermis se destruye. A medida que una planta leñosa sigue aumentando en circunferencia, muda su epidermis y expone la peridermis, la cual forma la corteza exterior de los tallos y raíces más viejos. Es un tejido complejo compuesto principalmente de células de corcho y células parenquimatosas de corcho. Las **células de corcho** mueren en la madurez, y sus paredes sumamente cubiertas con una sustancia a prueba de agua llamada *suberina*, que ayuda a reducir la pérdida de agua. Las **células parenquimatosas de corcho** funcionan principalmente en almacenamiento. En los capítulos 35 y 36 se estudia más acerca de la peridermis.

Repaso

- ¿Cuáles son algunas de las funciones de las raíces? ¿Y de los brotes?
- ¿Cuáles son los tres sistemas tisulares en las plantas? Describa las funciones de cada uno.
- ¿Cómo difieren los tejidos de parénquima, colénquima y esclerénquima en estructura y función celulares?
- ¿Cuáles son las funciones de xilema y floema? Describa las células conductoras que se presentan en cada uno de estos tejidos complejos.
- ¿En qué se parecen epidermis y peridermis? ¿En qué son diferentes?

33.2 MERISTEMAS VEGETALES

OBJETIVOS DE APRENDIZAJE

5 Enunciar cómo difiere el crecimiento en las plantas del crecimiento en los animales.
6 Distinguir entre crecimiento primario y secundario.
7 Distinguir entre meristema apical y meristema lateral.

Una diferencia entre plantas y animales es la *ubicación* del crecimiento. Cuando las plantas crecen, sus células sólo se dividen en áreas específicas, llamadas **meristemas**, que están compuestas de células cuya función principal es formar nuevas células mediante división mitótica. (En contraste, cuando un animal joven crece, todas las partes de su cuerpo crecen, aunque no necesariamente a la misma tasa). Las células meristemáticas, también conocidas como *células* madre, no se diferencian. En vez de ello, retienen la capacidad para dividirse por mitosis, un rasgo que pierden muchas células diferenciadas. La persistencia de meristemas con actividad mitótica significa que las plantas, a diferencia de la mayoría de los animales, pueden crecer durante toda su vida.

Esta capacidad de raíces y tallos para crecer a lo largo de la vida de una planta se conoce como **crecimiento indeterminado**. En contraste, muchas hojas y flores tienen **crecimiento determinado**; esto es: dejan de crecer después de alcanzar cierto tamaño. El tamaño de las hojas y flores con crecimiento determinado varía de especie a especie y de individuo a individuo, y depende de la programación genética de la planta y de condiciones ambientales como la disponibilidad de luz solar, agua y minerales esenciales.

En las plantas pueden ocurrir dos tipos de crecimiento meristemático. El **crecimiento primario** es un aumento en longitud del tallo y la raíz. Todas las plantas tienen crecimiento primario, que produce todo el cuerpo vegetal en las plantas herbáceas y los brotes y raíces blandos juveniles en los árboles y arbustos leñosos. El **crecimiento secundario** es un aumento en la circunferencia de una planta. Por lo general, sólo gimnospermas y eudicotiledóneas leñosas tienen crecimiento secundario. (Las eudicotiledóneas leñosas incluyen árboles y arbustos como roble, higuera, fresno, cerezo, manzano, haya y arce).

Los tejidos producidos por el crecimiento secundario abarcan madera y corteza, que constituyen la mayor parte del volumen de árboles y arbustos. Algunas anuales (geranio y girasol, por ejemplo) experimentan crecimiento secundario limitado a pesar del hecho de que carecen de tejidos obvios de madera y corteza.

El crecimiento primario tiene lugar en meristemas apicales

El crecimiento primario ocurre como resultado de la actividad de **meristemas apicales**, áreas ubicadas en las puntas de raíces y brotes, incluidos dentro de las yemas de los tallos. Las **yemas** son brotes embrionarios latentes que a la larga se desarrollan hasta ser ramas.

El crecimiento primario es evidente cuando examina la punta de una raíz (**FIGURA 33-6**). Una capa protectora de células llamada **caliptra** cubre la punta de la raíz. Directamente detrás de la caliptra está el meristema apical radicular, que consiste en células meristemáticas. Las células meristemáticas, que tienen forma de cubo, siguen siendo pequeñas porque se dividen de manera continua. (En los meristemas, conforme las células hijas comienzan a alargarse, una o ambas se dividirán nuevamente).

Más lejos de la punta de la raíz, justo detrás del área de división celular, hay un área de alargamiento celular donde las células se desplazaron del meristema. Aquí las células ya no se dividen, sino que, en vez de ello, se vuelven más largas, y empujan la punta de la raíz alejándola de ellas, cada vez más profundo en el suelo. También comienza cierta diferenciación en el área de alargamiento celular, y tejidos inmaduros como xilema y floema en diferenciación se vuelven evidentes. Los sistemas tisulares continúan su desarrollo y diferenciación en tejidos primarios (epidermis, xilema, floema y tejidos fundamentales) de la planta adulta. Más lejos de la punta, detrás del área de alargamiento celular, la mayoría de las células se diferenciaron completamente y están por completo maduras. En esta área son evidentes pelos radicales.

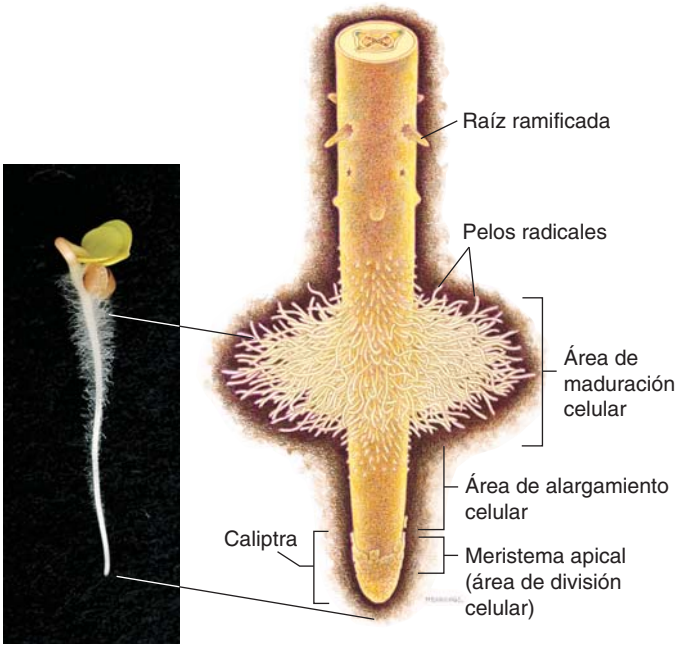


FIGURA 33-6 ***Animada*** **Punta de raíz**
El meristema apical radicular (donde las células se dividen y por lo tanto aumentan en número) está protegido por una caliptra o cofia. Más lejos de la punta hay un área de alargamiento celular donde las células se alargan y comienzan a diferenciarse. El área de maduración celular tiene células diferenciadas completamente maduras. Observe los pelos radicales jóvenes en esta área y en la raíz de una plántula de rábano joven (*Raphanus sativus*), que mide aproximadamente 5 cm de largo (*izquierda*).

Un ápice de brote (como la yema terminal) es muy diferente en apariencia de una punta de raíz (**FIGURA 33-7**). Un domo de diminutas células meristemáticas ordenadas regularmente, el meristema apical de brote, se ubica en cada ápice de brote. Los **primordios foliares** (hojas en desarrollo) y los **primordios de yema** (yemas en desarrollo) surgen a partir del meristema apical de brote. Los diminutos primordios foliares cubren y protegen el meristema apical de brote. Conforme las células formadas por el meristema apical de brote se alargan, el meristema apical de brote se empuja hacia arriba. Posteriores divisiones celulares producen tejido de tallo adicional y hacen que aparezcan nuevos primordios foliares y de yema. Más lejos de la punta del tallo, las células inmaduras se diferencia en los tres sistemas de tejidos del cuerpo vegetal maduro.

El crecimiento secundario tiene lugar en meristemas laterales

Árboles y arbustos experimentan crecimiento tanto primario como secundario. Estas plantas aumentan en longitud mediante crecimiento primario y aumentan en circunferencia mediante crecimiento secundario. El aumento en circunferencia, que ocurre en áreas que ya no se alargan, se debe a divisiones celulares que tienen lugar en **meristemas laterales**, áreas que se extienden a todo lo largo de los tallos y raíces, excepto en las puntas. Dos meristemas laterales, el cámbium vascular y el cámbium de corcho, son responsables del crecimiento secundario, que es la formación de tejidos secundarios: xilema secundario, floema secundario y peridermis (**FIGURA 33-8**).

El **cámbium vascular** es una capa de células meristemáticas que forman un largo cilindro continuo y delgado dentro de tallo y raíz. Se

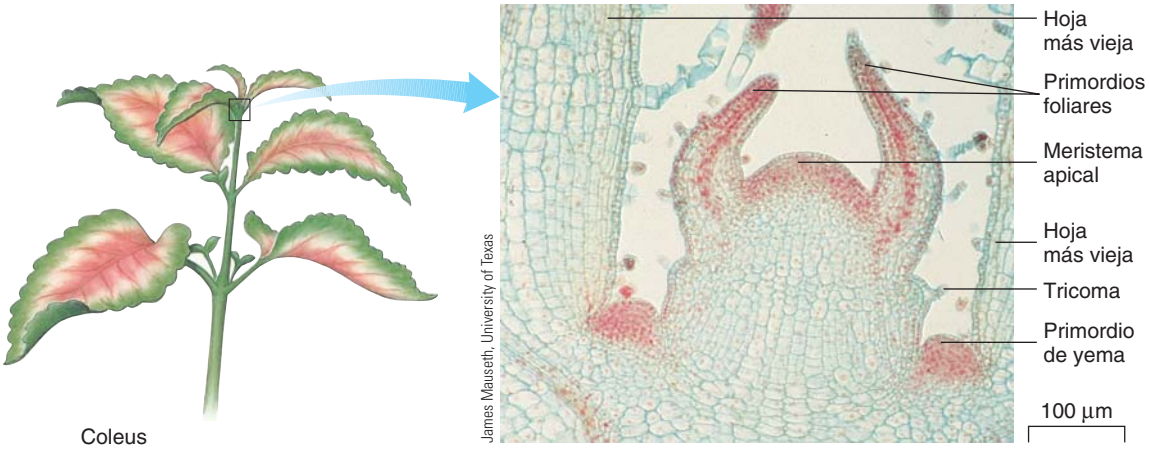


FIGURA 33-7 Ápice de brote
MO de una sección longitudinal a través de un ápice de brote de *Coleus*, que muestra el meristema apical de brote, primordios foliares y primordios de yema.

ubica entre la madera y la corteza de una planta leñosa. La división de las células del cámbium vascular agrega más células a la madera (xilema secundario) y la corteza interior (floema secundario).

El **cámbium de corcho**, ubicado en la corteza exterior, está compuesto de un delgado cilindro o arreglo irregular de células meristemáticas. Las células del cámbium de corcho se dividen y forman **células de corcho** hacia el exterior y una o más capas subyacente de células de **parénquima de corcho** que funcionan en el almacenamiento. De manera colectiva, las células de corcho, el cámbium de corcho y el parénquima de corcho constituyen la peridermis.

Ahora está listo para una definición más precisa de *corteza*. La **corteza**, la cubierta más externa sobre los tallos y raíces leñosos, consiste en todos los tejidos vegetales ubicados afuera del cámbium vascular. La corteza tiene dos regiones, una corteza interior viva compuesta de floema secundario y una corteza exterior principalmente muerta compuesta de peridermis. Los capítulos 35 y 36 presentan una discusión más abarcadora del crecimiento secundario.

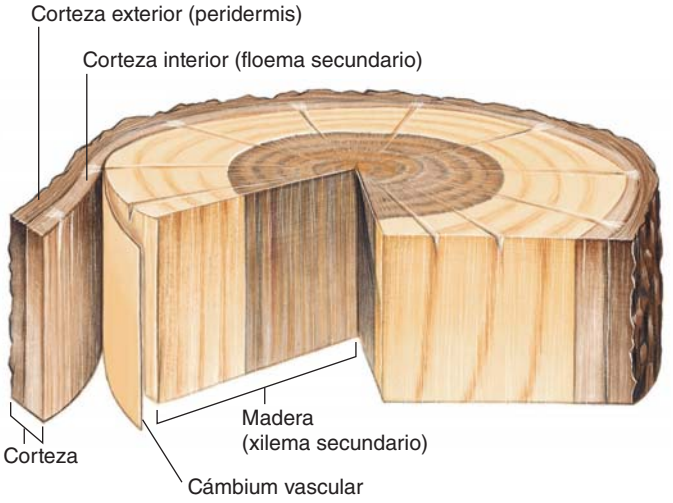


FIGURA 33-8 Crecimiento secundario
El cámbium vascular, una delgada capa de células entre la madera y la corteza, produce los tejidos vasculares secundarios: la madera, que es xilema secundario, y la corteza interior, que es floema secundario. El cámbium de corcho produce la peridermis, el tejido de corteza exterior que sustituye la epidermis en una planta con crecimiento secundario.

Repaso

- ¿Cuál es el papel de los meristemas vegetales? ¿El crecimiento animal involucra meristemas?
- ¿Qué es crecimiento primario? ¿Crecimiento secundario?
- ¿Qué son los meristemas apicales? ¿Los meristemas laterales?

33.3 DESARROLLO DE FORMA

OBJETIVOS DE APRENDIZAJE

8 Distinguir entre división celular y expansión celular, y describir los papeles de la banda de preprofase y las microfibrillas de celulosa.

9 Describir la relación entre determinación celular y diferenciación celular, y entre formación de patrón y morfogénesis.

10 Explicar por qué el organismo modelo *Arabidopsis* es tan útil en el estudio del desarrollo vegetal.

Las plantas son organismos dinámicos que crecen. El **desarrollo** en las plantas abarca todos los cambios que tienen lugar durante toda la vida de un individuo. De particular interés en la biología del desarrollo es el proceso mediante el cual las células se especializan y organizan en un organismo complejo. Por ejemplo, ¿cómo un cigoto unicelular microscópico da lugar a un embrión multicelular en una semilla? (Consulte las etapas de desarrollo embrionario en una eudicotiledónea típica en la figura 37-8.) ¿Cómo el embrión en la semilla da origen a las hojas, tallos y raíces de una planta *juvenil*, y cuáles mecanismos subyacen a la transición de una planta juvenil no reproductora a una *planta adulta* capaz de florecer (**FIGURA 33-9**)?

Ahora examinará varios aspectos del desarrollo vegetal que afectan la forma de las plantas. El florecimiento se estudia en otras partes de este libro (consulte el modelo ABC del capítulo 17).

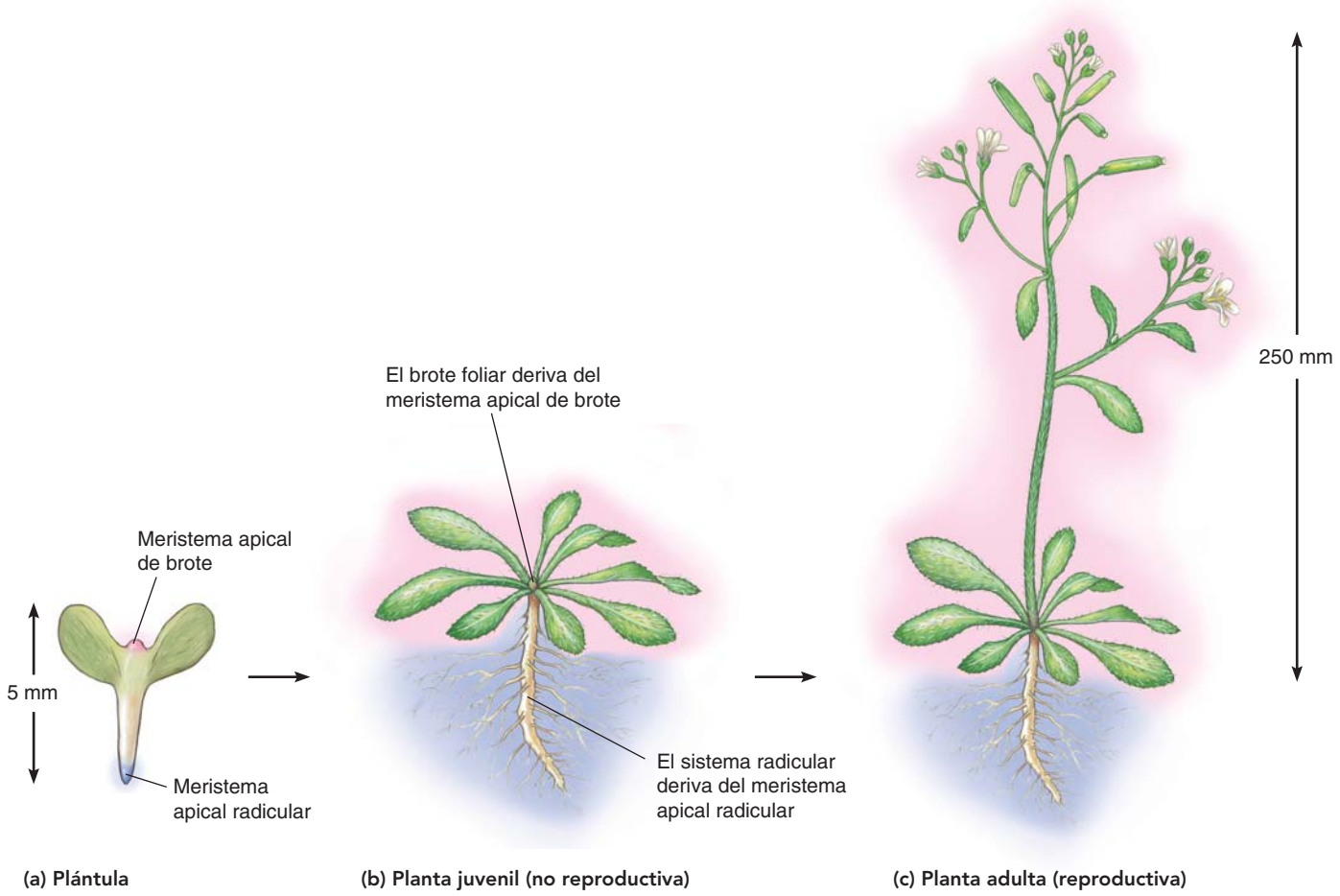


FIGURA 33-9 Crecimiento de una plántula de *Arabidopsis* hasta ser una planta adulta
Casi todos los tejidos diferenciados formados después de que germina una semilla (con frecuencia referido como crecimiento postembrionario) provienen de un pequeño número de células madre en los meristemas apicales de raíz y brotes.

El plano y la simetría de la división celular afectan la forma de la planta

Ya se vio que el crecimiento de la planta se localiza en los meristemas para la división celular. En estos sitios las células experimentan división celular en una forma ordenada. Por ejemplo, en el meristema apical radicular de la cebolla, hileras de células pueden remontarse a la región de meristema (**FIGURA 33-10**). Estas células se dividen en el mismo plano para producir cada hilera de células. Las divisiones celulares en un plano, dos planos o más ayudan a establecer los patrones tisulares que se producirán durante el desarrollo.

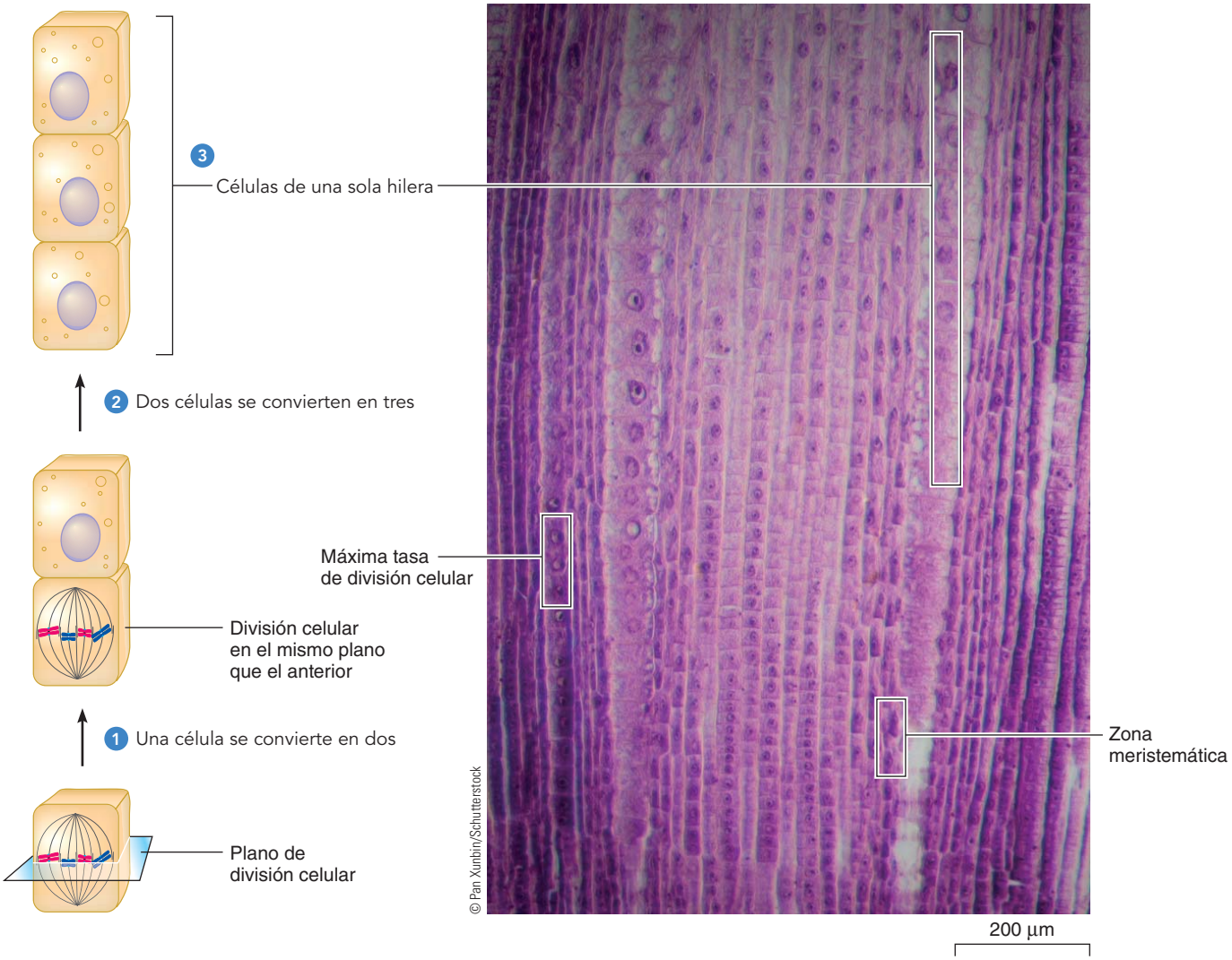
¿Cómo se determina el plano de división celular para una célula meristemática particular? En las células vegetales, un denso arreglo de microtúbulos forma una **banda de preprofase** justo adentro de la membrana plasmática, y envuelve al núcleo en forma muy parecida a un cinturón. (El capítulo 4 contiene una discusión de la naturaleza dinámica de los microtúbulos). La banda de preprofase aparece justo antes de la mitosis y determina el plano en el que se dividirá la célula (**FIGURA 33-11**). La banda de preprofase, que se ubica donde se formará la placa celular después de la mitosis y la citocinesis, también ayuda a orientar el huso mitótico. La banda de preprofase es una característica vegetal; en las células animales, la orientación del huso determina el plano en el que se dividen las células, y no hay banda de preprofase.

La orientación de las microfibrillas de celulosa afecta la dirección de la expansión celular

En las plantas, el crecimiento ocurre tanto en aumento en el número de células como en aumento en el tamaño celular. La división celular y la expansión celular (también llamada *elongación*) están gobernadas por un programa genético que interactúa con señales ambientales de los ambientes externo e interno.

En el crecimiento, una célula vegetal recientemente formada absorbe agua en su vacuola por ósmosis. El agua aumenta la **presión de turgencia** de la célula, la presión hidrostática que se desarrolla dentro de una célula con pared y presiona hacia afuera contra la membrana plasmática. La presión de turgencia proporciona una fuerza que ejerce presión sobre la pared celular y hace que se expanda. En una célula de raíz de cebolla, la vacuola aumenta de tamaño en 30 a 150 veces durante la elongación.

En el tejido en crecimiento, el orden de las microfibrillas de celulosa en la pared evita que la célula se expanda igualmente en todas direccio-



(a) Las células que se dividen en el mismo plano forman una fila, o hilera, de células.

(b) Se destaca una sola hilera de células en la punta de la raíz de cebolla. Si observa de cerca, puede ver muchas otras hileras.

FIGURA 33-10 El plano de división celular y la punta de la raíz de cebolla
El meristemo apical radicular mantiene el crecimiento de raíz postembrionario.

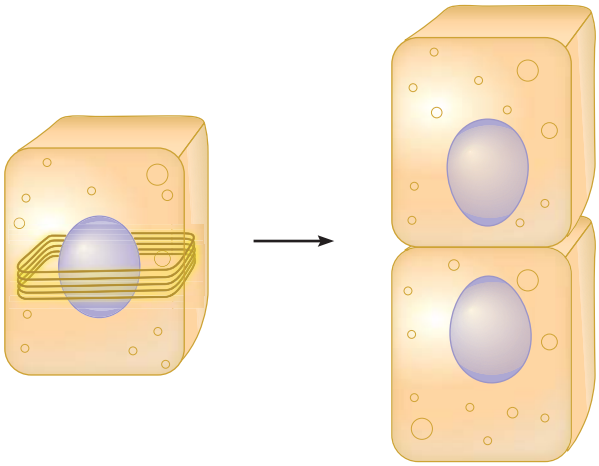
nes debido a la presión de turgencia. Cuando las microfibrillas en la pared celular se orientan en la misma dirección, la pared se expande perpendicularmente hacia ellas (**FIGURA 33-12**).

La diferenciación celular depende en parte de la ubicación de una célula

Por ellas mismas, la división celular y la expansión celular producirían sólo un grupo amorfo de células similares. El desarrollo de la forma vegetal es resultado de una combinación equilibrada de varios procesos fundamentales que van más allá de la división celular y de la expansión celular: diferenciación celular y determinación celular, y formación de patrón y morfogénesis.

Conforme avanza el crecimiento, la división celular produce un aumento en número de células, que sirven como los pilares del desarrollo. En varios momentos ciertas células se especializan bioquímica y estructuralmente para realizar funciones específicas a través de un proceso conocido como **diferenciación celular**. En general, una célula animal diferenciada está comprometida de manera irreversible a su destino, pero éste no es el caso con las plantas. Como se estudió anteriormente en el capítulo, las células de parénquima pueden diferenciarse en otros tipos de células, por ejemplo, cuando el cuerpo de la planta está lesionado.

La diferenciación celular ocurre a través de **determinación celular**, una serie de eventos moleculares en los que las actividades de ciertos genes se alteran de tal forma que hacen que una célula se comprometa progresivamente a una ruta de diferenciación particular. Conforme avanza la determinación celular, el destino de una célula joven se vuelve cada vez más limitado, lo que restringe su desarrollo a un conjunto limitado de tipos de tejido.



La banda de preprofase le hace un círculo al núcleo e indica el plano de la próxima división celular.

FIGURA 33-11 Banda de preprofase

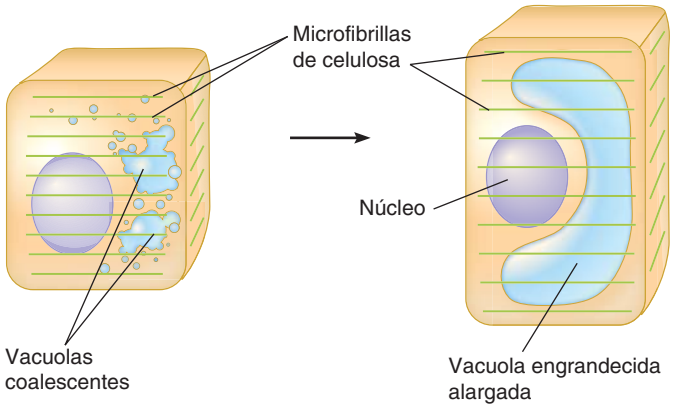


FIGURA 33-12 *Animada* Dirección de la expansión celular

Al seguir la división celular, los microtúbulos de la celulosa se depositan en las nuevas paredes celulares de manera ordenada a fin de permitir la expansión celular. La orientación de las microfibrillas de la celulosa determina la dirección de la expansión celular. Observe que la mayoría de las microfibrillas de la celulosa están orientadas en forma transversal en esta figura, lo cual da por resultado una expansión celular longitudinal.

Durante la diferenciación celular la apariencia física de una célula puede o no cambiar en forma significativa. No obstante, cuando la determinación celular está completa, una célula se vuelve estructural y funcionalmente reconocible (como célula epidérmica, por ejemplo) y su patrón de actividad genética difiere de la de otros tipos de células. Por ende, las células diferenciadas del cuerpo vegetal tienen **expresión genética diferencial**, esto es: diferentes genes están activos en distintas células al mismo tiempo. La expresión genética diferencial es responsable de variaciones en química, comportamiento y estructura entre células.

Los cultivos de tejido involucran expresión genética diferencial

Las células pueden aislarse de ciertas plantas y crecer en un medio nutritivo estéril químicamente definido. En los primeros experimentos con dichos cultivos, las células vegetales podían mantenerse vivas, pero no se dividían. Más tarde los investigadores descubrieron que, al agregar ciertos materiales naturales, como el endosperma líquido del coco, también conocido como leche de coco, se inducía la división celular en el cultivo. Hacia finales de la década de 1950, células vegetales de varias fuentes podían cultivarse con éxito, y dividirse para producir una masa de células desorganizadas relativamente indiferenciadas, o **callos**.

En 1958, F. C. Steward, fisiólogo vegetal en Cornell University, tuvo éxito al generar toda una planta de zanahoria a partir de una sola célula de callo derivada de una raíz de zanahoria (vea la figura 17-2). Esto demostró que cada célula vegetal contiene una huella genética para todas las características de un organismo completo. Su trabajo también demostró que toda una planta puede reproducirse a partir de una sola célula, siempre que la expresión genética diferencial ocurra de modo que los genes adecuados se expresen en los momentos adecuados.

Desde la obra pionera de Steward, los biólogos han cultivado exitosamente muchas plantas con el uso de varias fuentes celulares. Las plantas se regeneran a partir de diferentes tejidos, explantes orgánicos (órganos extirpados o partes como meristemas apicales radiculares), y células individuales. Las técnicas de cultivo de células y tejidos ayudan a responder muchas preguntas fundamentales acerca del crecimiento y el desarrollo en las plantas. Estas técnicas también tienen gran potencial práctico. Con cultivo de tejidos, los investigadores pueden regenerar muchas plantas idénticas desde el punto de vista genético a partir de células de una sola planta genéticamente superior. Muchos tipos de plantas, desde orquídeas y violetas africanas hasta espadañas costeras, se han cultivado de esta forma.

La morfogénesis ocurre a través de la formación de patrón

La diferenciación celular en sí misma no explica la forma vegetal global. Las células diferenciadas deben volverse cada vez más organizadas, y dar forma al intrincado patrón de tejidos y órganos que caracterizan una planta multicelular. Este desarrollo de forma, en la que células diferenciadas en ubicaciones específicas se organizan espacialmente en estructuras reconocibles, se conoce como **morfogénesis**.

La morfogénesis procede mediante el proceso de **formación de patrón**, una serie de pasos que requieren señalización entre células, cambios en las formas y metabolismo de ciertas células, e interacciones celulares precisas. La formación de patrón organiza a las células en estructuras tridimensionales (**FIGURA 33-13**). Dependiendo de su ubicación, las células se exponen a diferentes concentraciones de moléculas señalizadoras que especifican la **información posicional**; esto es, el lugar en la que se ubica la célula en relación con el eje del cuerpo. Esta información afecta la diferenciación celular y la formación de tejidos. En consecuencia, el *dónde* se ubique una célula dada con frecuencia determina en *qué* se convertirá cuando madure.

Mutantes de *Arabidopsis* ofrecen información crucial acerca del desarrollo vegetal

Hasta finales de 1970, los biólogos sabían poco acerca de cómo interactúan los genes para controlar el desarrollo. Sin embargo, los rápidos avances en la biología molecular condujeron a los científicos a buscar mutantes del desarrollo y a aplicar técnicas elaboradas para estudiarlos.

(a) Ejemplos de formas de hoja.

(b) Ejemplos de márgenes de hoja.

FIGURA 33-13 Variación de hoja y formación de patrón
Las hojas son muy variables en forma, existen docenas de diferentes formas y márgenes de hoja. Las hojas en las plantas juveniles con frecuencia tienen una forma diferente a la de las plantas adultas, y algunas plantas adultas tienen muchas formas de hoja en el mismo individuo. La formación de patrón, que está bajo control genético, es la principal responsable de la variación de las hojas. (Vea también la figura 34-2 para más ejemplos de variación en hojas).

(Un *mutante* es un individuo con un fenotipo anormal causado por la mutación en un gen). Los biólogos ahora estudian cómo los genes se activan, inactivan y modifican para controlar el desarrollo. A la larga, los científicos esperan alcanzar una gran meta de los sistemas biológicos: comprender cómo una sola célula (un óvulo fecundado) se desarrolla hasta ser una planta multicelular.

Usted recordará del capítulo 17 que la arabidopsis (*Arabidopsis thaliana*) es el organismo más ampliamente usado para estudiar el control genético del desarrollo en las plantas. Cuando los biólogos insertan genes extraños clonados en células de *Arabidopsis*, los genes se integran en los cromosomas y se expresan. Luego los investigadores inducen a estas células transformadas para que se diferencien en plantas transgénicas.

Los botánicos usan mutágenos químicos para producir cepas mutantes y han aislado muchos mutantes de desarrollo de *Arabidopsis*. Considere el gen *monopteros* (*mp*) que codifica el factor de transcripción que afecta la formación de patrón apical-basal y el desarrollo de tejidos vasculares. Las plántulas mutantes para *mp* carecen de estructuras basales, incluida una raíz primaria (**FIGURA 33-14**). Tales fenotipos mutantes ayudan a los científicos a identificar los genes esenciales para el desarrollo normal.

También de *Arabidopsis* se ha secuenciado su genoma relativamente pequeño, de alrededor de 26,700 genes. El éxito del proyecto de secuenciación de *Arabidopsis* condujo a una iniciativa internacional de biólogos vegetales para entender las funciones de todos los genes en el genoma de *Arabidopsis* (**TABLA 33-5**). Esta información genómica funcional conducirá a una comprensión más profunda del desarrollo y la historia evolutiva de las plantas.

T. Berleth/G. Jurgens

FIGURA 33-14 Mutación de monopteros en *Arabidopsis thaliana*
El gen *monopteros* afecta el desarrollo del sistema radicular. La plántula de tipo silvestre (*izquierda*) tiene un gen *monopteros* normal, mientras que la mutante (*derecha*) carece de estructuras basales.

Repaso

- ¿Cuál proceso usualmente ocurre primero: diferenciación celular o expansión celular?
- ¿Cuáles son algunos tipos de eventos que contribuyen a la formación de patrón?
- ¿Cómo la formación de patrón conduce a la morfogénesis?
- ¿Por qué *Arabidopsis* es un organismo modelo útil para el desarrollo vegetal?

TABLA 33-5 **Funciones genéticas conocidas en el genoma de *Arabidopsis***

Función	Porcentaje de genoma
Metabolismo ADN/ARN	1
Transducción de señal	2
Desarrollo	2
Metabolismo energético	3
División celular	3
Transporte	4
Transcripción	4
Respuesta al ambiente	4
Metabolismo de proteínas	7
Otros procesos biológicos	11
Otros procesos celulares	17
Otras funciones metabólicas	18
Funciones desconocidas	24

Fuente: The Arabidopsis Information Resource, 2007.

© Nigel Cattlin/Alamy

RESUMEN: ENFOQUE EN LOS OBJETIVOS DE APRENDIZAJE

33.1 *(página 709)*

1 Discutir las funciones de varias partes del cuerpo vascular de la planta, incluido el sistema de raíces (radicular) que absorbe agua y nutrientes, y el sistema de brotes fotosintéticos.

- El cuerpo vegetal vascular usualmente consiste en un sistema de raíces y un sistema de brotes. El **sistema radicular** generalmente es subterráneo y obtiene agua y minerales disueltos para la planta. Las raíces también sostienen firmemente la planta en su lugar.
- El **sistema de brotes** generalmente es aéreo y obtiene luz solar e intercambia gases como CO_2, oxígeno y vapor de agua. El sistema de brotes consiste en un tallo vertical que tiene hojas y estructuras reproductivas. Las **yemas**, brotes embrionarios no desarrollados, crecen en los tallos.

CENGAGENOW™ **Aprenda más acerca del cuerpo vegetal al hacer clic sobre la figura en CengageNOW.**

2 Describir la estructura y funciones del sistema de tejidos fundamentales (parénquima, colénquima y esclerénquima).

- El **sistema fundamental** consiste en tres tejidos con varias funciones. El **parénquima** está compuesto de células parenquimatosas vivas que tienen delgadas **paredes celulares primarias**. Las funciones del tejido parenquimatoso incluyen fotosíntesis, almacenamiento y secreción.
- El **colénquima** consiste en células colenquimatosas con paredes celulares primarias de grosor desigual. Este tejido brinda sostén estructural flexible.
- La **esclerénquima** está compuesta de células esclerenquimatosas (**esclereidas** o **fibras**). Las células esclerenquimatosas con frecuencia mueren en la madurez pero brindan sostén estructural.

CENGAGENOW™ **Aprenda más acerca de las células de parénquima, colénquima y esclerénquima al hacer clic sobre la figura en CengageNOW.**

3 Describir la estructura y funciones del sistema de tejidos vasculares (xilema y floema).

- El **sistema vascular** conduce materiales a través del cuerpo de la planta y proporciona fortaleza y sostén.
- El **xilema** es un tejido complejo que conduce agua y minerales disueltos. Las verdaderas células conductoras de xilema son **traqueidas** y **elementos de vaso**.
- El **floema** es un tejido complejo que conduce azúcar en disolución. Los **elementos de tubo criboso** son las células conductoras de floema; son auxiliadas por **células acompañantes**.

CENGAGENOW™ **Aprenda más acerca del xilema y el floema al hacer clic sobre la figura en CengageNOW.**

4 Describir la estructura y funciones del sistema de tejido epidérmico (epidermis y peridermis).

- El **tejido epidérmico** es la cubierta protectora exterior del cuerpo vegetal.

- La **epidermis** es un tejido complejo que cubre el cuerpo de la planta herbácea. La epidermis que cubre las partes aéreas segrega una **cutícula** cerosa que reduce pérdida de agua. Las **estomas** permiten el intercambio de gases entre el interior del sistema de brotes y la atmósfera circundante. Los **tricomas** son excrecencias, o pelos, que ocurren en muchos tamaños y formas y tienen varias funciones.
- El **peridermis** es un tejido complejo que cubre el cuerpo de la planta en las plantas leñosas.

33.2 *(página 718)*

5 Enunciar cómo difiere el crecimiento en las plantas del crecimiento en los animales.

- El crecimiento en las plantas, a diferencia de los animales, se ubica en regiones específicas llamadas **meristemas**. El meristema está compuesto de células cuya función primaria es formar células nuevas mediante división mitótica.

6 Distinguir entre crecimiento primario y secundario.

- El **crecimiento primario** es un aumento en longitud del tallo o raíz. El crecimiento primario ocurre en todas las plantas.

  CENGAGENOW™ **Vea el desarrollo de raíz y brotes al hacer clic sobre las figuras en CengageNOW.**

- El **crecimiento secundario** es un aumento en circunferencia (grosor) de tallo o raíz. El crecimiento secundario usualmente ocurre en largos cilindros de células merismáticas a lo largo de los tallos y raíces más viejos.

  CENGAGENOW™ **Aprenda más acerca del crecimiento secundario al hacer clic sobre las figuras en CengageNOW.**

7 Distinguir entre meristema apical y meristema lateral.

- El crecimiento primario resulta de la actividad de **meristemas apicales** que se ubican en las puntas de las raíces y brotes y dentro de las yemas de los tallos.
- Los dos **meristemas laterales** responsables del crecimiento secundario son el **cámbium vascular** y el **cámbium de corcho**.

33.3 *(página 720)*

8 Distinguir entre división celular y expansión celular, y describir los papeles de la banda de preprofase y las microfibrillas de celulosa.

- El crecimiento ocurre tanto por división celular (un aumento en el número de células) como por expansión celular (aumento en tamaño de la célula).
- En las células vegetales, un denso arreglo de microtúbulos forma una **banda de preprofase** justo adentro de la membrana plasmática. La banda de preprofase aparece justo antes de la mitosis y determina el plano donde se dividirá la célula.
- La absorción de agua en la vacuola de una célula aumenta la **presión de turgencia**, lo que ejerce presión sobre la pared celular. El ordenamiento de microfibrillas de celulosa en la pared evita que ésta se expanda de igual manera en todas direcciones. Cuando las microfibrillas se orientan de la misma forma, la pared se expande perpendicular a la orientación microfibrilar.

9 Describir la relación entre determinación celular y diferenciación celular, y entre formación de patrón y morfogénesis.

- En la **diferenciación celular**, las células se especializan bioquímica y estructuralmente para realizar funciones específicas. La diferenciación celular ocurre mediante **determinación celular**, una serie de eventos moleculares en los que las actividades de ciertos genes se alteran en formas que hacen que una célula se dedique progresivamente a una ruta de diferenciación particular.
- El desarrollo de forma, en el que las células diferenciadas en ubicaciones específicas se organizan espacialmente en estructuras reconocibles, se conoce como **morfogénesis**. La morfogénesis procede mediante el proceso de **determinación celular**, una serie de pasos que requiere señalización entre células, cambios en las formas y metabolismo de ciertas células y precisas interacciones celulares.

10 Explicar por qué el organismo modelo *Arabidopsis* es tan útil en el estudio del desarrollo vegetal.

- Los botánicos aislaron muchos mutantes de desarrollo de *Arabidopsis*. Tales fenotipos mutantes ayudaron a los científicos a identificar genes esenciales para el desarrollo normal. El genoma de *Arabidopsis* fue secuenciado, y los biólogos vegetales actualmente determinan las funciones de todos los genes de esta planta.

EVALÚE SU COMPRENSIÓN

1. La mayor parte del cuerpo de la planta consiste en el sistema de tejido _____. (a) fundamental (b) vascular (c) peridermis (d) epidérmica (e) corteza
2. Las paredes celulares de las células de parénquima (a) contienen grandes cantidades de pectina en las esquinas engrosadas (b) son ricas en lignina pero no contienen hemicelulosa y pectina (c) son predominantemente celulosa, aunque también contienen hemicelulosa y pectina (d) contienen celulosa, hemicelulosas y lignina en cantidades aproximadamente iguales (e) contiene hemicelulosas, pectina y lignina pero no celulosa
3. ¿Cuál sistema tisular brinda una cubierta para el cuerpo de la planta? (a) fundamental (b) vascular (c) peridermis (d) epidermis (e) corteza
4. Los dos tejidos simples que se especializan para sostén son (a) parénquima y colénquima (b) colénquima y esclerénquima (c) esclerénquima y parénquima (d) parénquima y xilema (e) xilema y floema
5. Esclereidas y fibras son ejemplos de, ¿cuál tejido vegetal? (a) parénquima (b) colénquima (c) esclerénquima (d) xilema (e) epidermis
6. ¿Cuál de los siguientes enunciados acerca del sistema vascular *no* es verdadero? (a) xilema y floema son continuos a lo largo del cuerpo de la planta (b) el xilema no sólo conduce agua y minerales disueltos, sino también brinda sostén (c) cuatro tipos de célula se presentan en el floema: elementos de tubo criboso, células acompañantes, traqueidas y elementos de vaso (d) los elementos de tubo criboso carecen de núcleos (e) los elementos de vaso son huecos, y sus paredes terminales tienen perforaciones o están completamente disueltas
7. Diminutos poros conocidos como _____ puntean la superficie de la epidermis de hojas y tallos; cada poro está bordeado por dos _____. (a) estomas; células acompañantes (b) estomas; fibras (c) elementos de tubo criboso; células acompañantes (d) esclereidas; células acompañantes (e) cutícula; células acompañantes

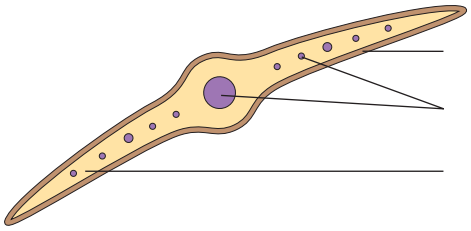
8. El crecimiento primario, un aumento en la longitud de una planta, ocurre en (a) el cámbium de corcho (b) el meristema apical (c) el cámbium vascular (d) el meristema lateral (e) la peridermis

9. La banda de preprofase (a) aparece justo antes de la mitosis tanto en las células vegetales como en las animales (b) determina el plano donde se dividirá la célula (c) se adhiere a microfibrillas de celulosa en la pared celular (d) es una parte esencial de la formación de patrón en las plantas (e) aumenta la presión de turgencia de una célula

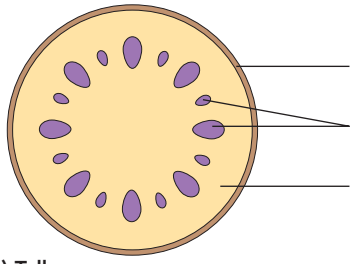
10. La diferenciación celular ocurre a través de _____, mientras que la morfogénesis involucra _____.
(a) formación de patrón; determinación celular (b) división celular; expansión celular (c) expansión celular; formación de patrón (d) determinación celular; división celular (e) determinación celular; formación de patrón

11. Los *monopteros* mutantes (a) carecen de una raíz primaria (b) se desarrollan normalmente hasta que la planta se vuelve reproductiva (c) tiene morfogénesis foliar anormal (d) se descubrió en arroz después de que su genoma se secuenció (e) es uno de sólo dos mutantes de desarrollo conocidos en *Arabidopsis*

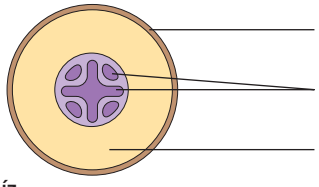
12. Etiquete los tres sistemas tisulares en el cuerpo de la planta.



(a) Hoja



(b) Tallo



(c) Raíz

PENSAMIENTO CRÍTICO

1. Los céspedes tienen una meristema especial situada en la base de las hojas. Relacione esta información con lo que usted sabe acerca del crecimiento del césped después de podarlo.

2. Una pareja graba un corazón con sus iniciales en un tronco de árbol a 1.20 m sobre el nivel del suelo; el árbol medía 7.60 m en esa época. Veinte años después, el árbol medía 15.20 m de alto. ¿Cuán arriba del suelo se encontraban las iniciales? Explique su respuesta.

3. La esclerénquima en las plantas es el equivalente funcional del hueso en los humanos (tanto esclerénquima como hueso brindan sostén). Sin embargo, la esclerénquima está muerta, mientras que el hueso es tejido vivo. ¿Cuáles son algunas de las ventajas de una planta que tenga células de sostén muertas? ¿Puede pensar en alguna desventaja? Explique su respuesta.

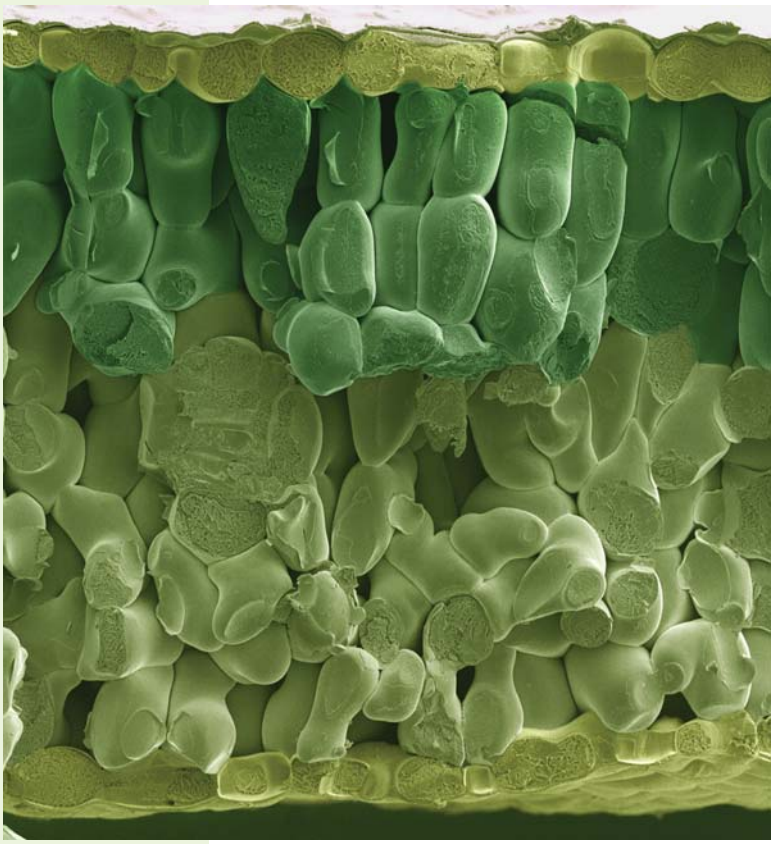
4. **VÍNCULO CON LA EVOLUCIÓN.** Las plantas con flores tienen tanto traqueidas como elementos de vaso en su xilema. Las coníferas, que evolucionaron más temprano que las plantas con flores, sólo tienen traqueidas. ¿Estas diferencias en la estructura del xilema ayudan a explicar la diferencia en el éxito de estos dos grupos de plantas? Explique su respuesta.

5. Los biólogos vegetales actualmente trabajan para identificar aquellos genes de *Arabidopsis* con funciones desconocidas (vea la tabla 33-5). Si a usted se le pide determinar la función de un gen particular, ¿cómo abordaría esta tarea?

6. **CIENCIA, TECNOLOGÍA Y SOCIEDAD.** ¿Por qué es importante el conocimiento obtenido por la secuenciación del genoma de *Arabidopsis*, aun cuando dicha planta no tenga valor comercial?

CENGAGENOW™ **Preguntas adicionales están disponibles en CengageNOW en www.cengage.com/login.**

34 Estructura y función de la hoja



Andrew Syred/Science Photo Library

Colorido MEB del interior de una hoja de espinaca. El holgado orden de las células internas en la espinaca (*Spinacia oleracea*) optimiza la difusión de los materiales puros necesarios, como el dióxido de carbono y el agua, hacia las células fotosintéticas.

CONCEPTOS CLAVE

34.1 La estructura de la hoja refleja su función primaria de fotosíntesis.

34.2 La apertura y el cierre de estomas afecta la disponibilidad de dióxido de carbono en el ciclo diario de la fotosíntesis.

34.3 La transpiración, la pérdida de vapor de agua de la superficie de la hoja, evita que la hoja se caliente en exceso y promueve el transporte de agua en la planta. La gutación es la exudación de agua líquida desde los márgenes de la hoja.

34.4 La abscisión de la hoja es la remoción estacional de las hojas deciduas.

34.5 Algunas hojas están modificadas para funciones especiales, además de fotosíntesis y transpiración.

Las plantas asignan muchos recursos a la producción de hojas que con frecuencia son de vida corta. Cada año, una gran hoja de arce, por ejemplo, puede producir 47 m^2 de hojas, que pueden pesar más de 113 kg. El costo metabólico de producir tantas hojas es elevado, pero necesario. Dicho de manera simple: las hojas son esenciales para la supervivencia del árbol, de modo que las plantas deben invertir en su producción.

En la mayoría de las plantas vasculares, las hojas son los órganos principales para recolectar de manera efectiva energía solar para convertirla en energía química. Esto es: las hojas recolectan la luz solar necesaria para la **fotosíntesis**, el proceso biológico que convierte la energía radiante en la energía química de las moléculas de carbohidratos. Las plantas usan dichas moléculas como materiales de partida para sintetizar todos los otros compuestos orgánicos y como combustible para brindar energía para el metabolismo. Durante un solo verano, las hojas de un árbol de arce fijarán alrededor de 454 kg de dióxido de carbono (CO_2) en compuestos orgánicos.

La estructura de una hoja está notablemente adaptada para su función principal de fotosíntesis. La mayoría de las hojas son delgadas y planas, una forma que permite la absorción óptima de energía luminosa

y la eficiente difusión interna de gases como CO_2 y O_2. Como resultado de su arreglo ordenado en el tallo, las hojas capturan eficientemente los rayos del Sol con un mínimo de "interferencia" de hojas vecinas. Las hojas forman un intrincado mosaico verde, bañado en luz solar y gases atmosféricos.

Para controlar la pérdida de agua, una delgada capa transparente de cera cubre la superficie de la hoja. Tales adaptaciones estructurales están comprometidas entre las necesidades de competencia, y algunas características que optimizan la fotosíntesis para promover la pérdida de agua. Por ejemplo, las plantas tienen poros diminutos que permiten el intercambio de gases para la fotosíntesis, pero estas aberturas también dejan escapar el vapor de agua hacia la atmósfera. Por ende, la estructura de la hoja representa una "negociación" entre la fotosíntesis y la conservación de agua.

En este capítulo se examinará la forma y la función de la hoja. La forma de la hoja es enormemente variable, y miles de diferentes formas de hoja evolucionaron a lo largo de millones de años. A pesar de esta diversidad, la mayoría de las hojas "funcionan" de la misma forma, y sus estructuras internas (vea fotografía) apoyan esta semejanza en función.

34.1 FORMA Y ESTRUCTURA DE LA HOJA

OBJETIVOS DE APRENDIZAJE

1. Discutir la variación en forma de hoja, incluidas las hojas simples frente a las compuestas, el orden de las hojas en el tallo y los patrones de venación.
2. Describir los principales tejidos de la hoja (epidermis, tejido fundamental fotosintético, xilema y floema) y marcarlos en un diagrama de la sección transversal de una hoja.
3. Comparar la anatomía foliar en eudicotiledóneas y monocotiledóneas.
4. Relacionar la estructura foliar con su función de fotosíntesis.

Las hojas de follaje son los más variables de los órganos vegetales, tanto que los biólogos vegetales crearon terminología específica para describir sus formas, márgenes (bordes), patrones de venas y la forma en que se adhieren a los tallos. Dado que cada hoja es característica de la especie en la que crece, muchas plantas pueden identificarse por sus hojas solas. Las hojas pueden ser redondas, con forma de aguja, en forma de escama, cilíndricas, con forma de corazón o de abanico, o delgadas y estrechas. Varían en tamaño desde las que pertenecen a la palmera rafia (*Raphia ruffia*), cuyas hojas con frecuencia crecen a más de 20 m de largo, hasta las de las *Wolffia*, cuyas hojas son tan pequeñas que 16 de ellas puestas extremo con extremo sólo medirían 2.5 cm.

La ancha porción plana de una hoja es la **lámina**; el pedúnculo que une la lámina al tallo es el **peciolo**. Algunas hojas también tienen **estípulas**, que son protuberancias parecidas a hojas usualmente presentes en pares en la base del peciolo (**FIGURA 34-1**). Algunas hojas no tienen peciolos (esto es: las láminas se adhieren directamente al tallo) o estípulas; se dice que las hojas sin peciolo son **sésiles**.

Las hojas pueden ser *simples* (tener una sola lámina) o *compuestas* (tener una lámina foliar dividida en dos o más foliolos) (**FIGURA 34-2a**). En ocasiones es difícil decir si una planta formó una hoja compuesta o un tallo pequeño tiene muchas hojas simples. Una forma sencilla para determinar si una planta tiene hojas simples o compuestas es buscar yemas axilares, llamadas así porque cada una se desarrolla en la *axila* (el ángulo entre el tallo y el peciolo) de una hoja. Las yemas axilares se forman en la base de una hoja, ya sea simple o compuesta. Sin embargo, las yemas axilares nunca se desarrollan en la base de los foliolos. Además, los foliolos de una hoja compuesta se encuentran en un solo plano (es posible acostar una hoja compuesta plana sobre una mesa), mientras que las hojas simples por lo general no están ordenadas en un plano sobre un tallo.

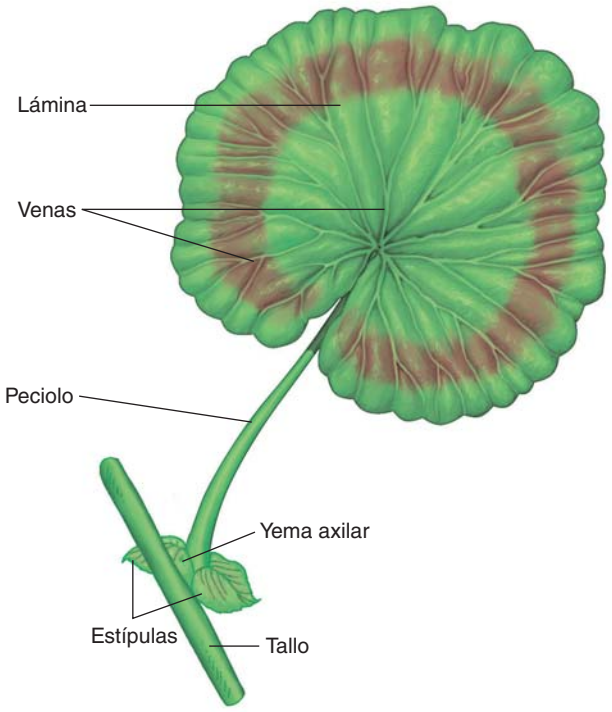


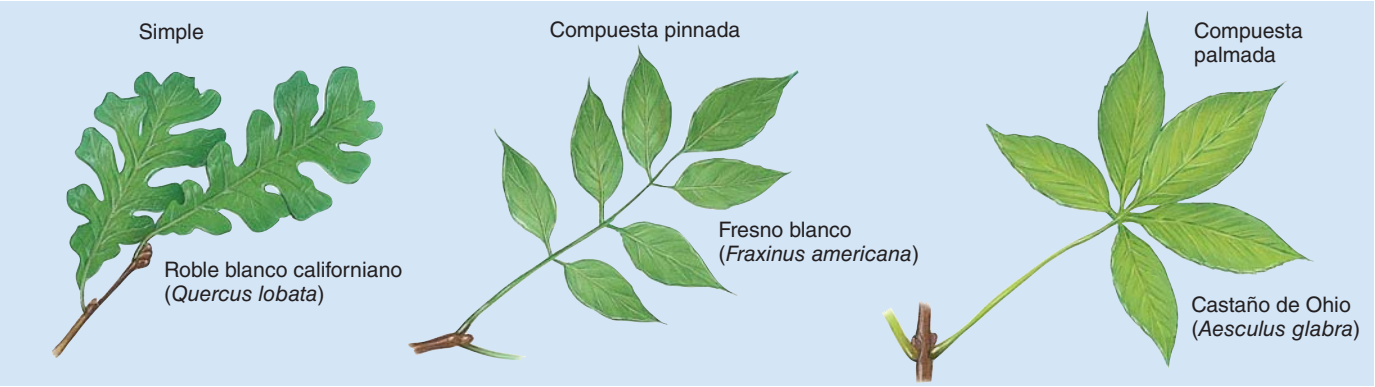
FIGURA 34-1 Partes de una hoja
Una hoja de geranio consiste en una lámina, un peciolo y dos estípulas en la base de la hoja. Observe la yema axilar en la axila de la hoja.

Las hojas están ordenadas en el tallo en una de tres formas posibles (**FIGURA 34-2b**). Las plantas como hayas y nogales tienen un *arreglo foliar alternado*, con una hoja en cada **nodo**, el área del tallo donde se unen una o más hojas. En un *arreglo foliar opuesto*, como ocurre en arces y fresnos, en cada nodo crecen dos hojas. En un *arreglo foliar en espiral*, como en los árboles catalpa, en cada nodo crecen tres o más hojas.

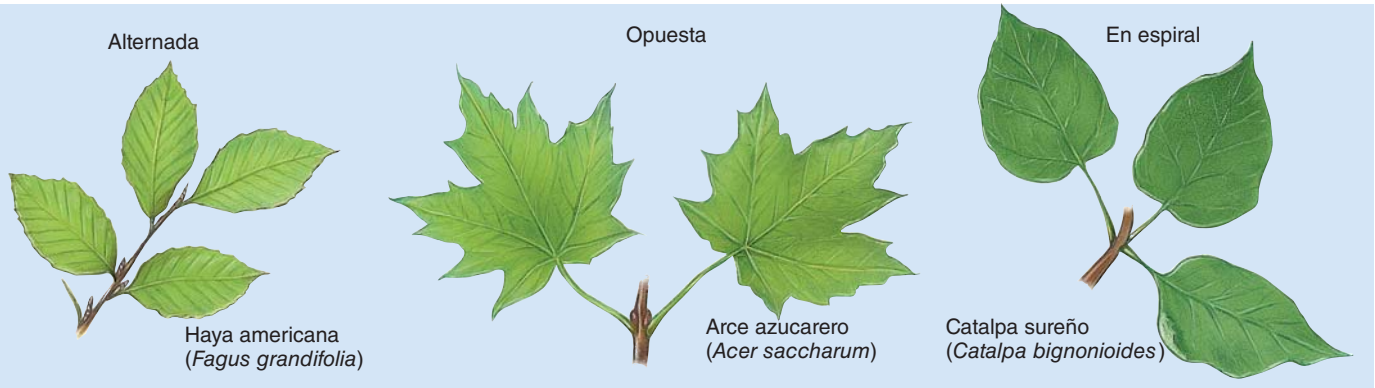
Las láminas foliares pueden poseer *venación paralela*, en la que las **venas** primarias, hebras de tejido vascular, corren aproximadamente paralelas unas a otras (por lo general característica de las monocotiledóneas), o *venación reticulada*, en la que las venas se ramifican de tal forma que parecen una red (generalmente característica de las eudicotiledóneas; **FIGURA 34-2c**).[1] La venación reticulada puede ser *reticular pinnada*, donde las venas principales ramifican en sucesión a lo largo de toda la longitud de la **nervadura media** (vena principal o central de una hoja), o *reticular palmada*, con muchas venas principales que radian desde un punto.

Los científicos botánicos usan avanzadas técnicas moleculares para estudiar la base genética de varios aspectos del crecimiento y del desarrollo vegetal, incluida la forma de la hoja. Muchos de los genes bajo estudio codifican factores de transcripción. Como estudió en el capítulo 14, los *factores de transcripción* son proteínas que enlazan ADN que regulan la síntesis de ARN a partir de una plantilla de ADN. Un ejemplo

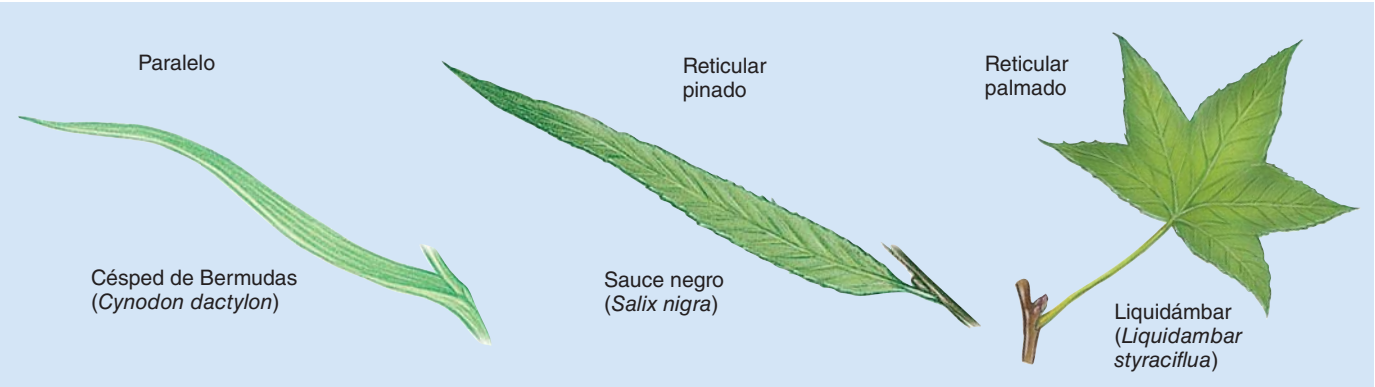
[1] Recuerde que las plantas con flores, el punto central de este capítulo, se dividen en dos grupos principales, llamados de manera informal *eudicotiledóneas* y *monocotiledóneas* (vea el capítulo 28). Los ejemplos de eudicotiledóneas incluyen frijol, petunias, robles, cerezos, rosas y cabeza de dragón; las monocotiledóneas incluyen maíz, lirios, céspedes, palmeras, tulipanes, orquídeas y plátanos.



(a) Forma foliar: simple y compuesta.



(b) Orden de hojas en un tallo.



(c) Patrones de venación.

FIGURA 34-2 Morfología foliar

Todas las hojas mostradas son árboles eudicotiledóneos leñosos de América del Norte, excepto el césped de Bermudas, que es una monocotiledónea herbácea nativa de Europa y Asia.

excitante de este tipo de investigación se publicó recientemente en la revista *Science* (**FIGURA 34-3**). Con el tiempo, investigaciones como ésta ayudarán a los botánicos a comprender los papeles de todos los genes involucrados en el desarrollo vegetal, una importante meta de la biología de sistemas.

La estructura de la hoja está adaptada para maximizar la absorción de luz

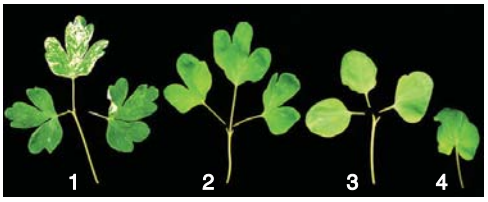
La hoja es un órgano complejo compuesto de muchos tejidos organizados para optimizar la fotosíntesis (**FIGURA 34-4**). La lámina foliar tiene superficies superior e inferior, y cada una consiste en una capa de epidermis. La **epidermis superior** cubre la superficie superior, y la **epidermis inferior** cubre la superficie inferior. La mayoría de las células en estas capas carecen de cloroplastos y son relativamente transparentes. Una interesante característica de las células epidérmicas foliares es que la pared celular que da frente al ambiente exterior es un poco más gruesa que la pared celular que da frente hacia adentro. Este grosor adicional puede ofrecer a la planta protección adicional contra lesiones o pérdida de agua.

Puesto que las hojas tienen una gran área superficial expuesta a la atmósfera, la pérdida de agua por evaporación desde la superficie de la hoja es inevitable. Sin embargo, células epidérmicas segregan una capa cerosa, la **cutícula**, que reduce la pérdida de agua de sus paredes exteriores (vea la tabla 33-4). La cutícula, que consiste principalmente de la

EXPERIMENTO CLAVE

PREGUNTA: ¿Qué controles moleculares determinan si una hoja en desarrollo se volverá simple o compuesta?

EXPERIMENTO: Genes *NAM/CUC* (no meristemo apical/cotiledón con forma de taza) se clonaron y manipularon genéticamente en cuatro plantas con flores con parentesco distante y que por lo común producen hojas compuestas: *Aquilegia caerulea* (colombina), *Solanum lycopersicum* (tomate), *Cardamine hirsuta* (mastuerzo amargo) y *Pisum sativum* (guisante de jardín). Ya se sabía que los genes *NAM/CUC* codifican factores de transcripción vegetal involucrados en el establecimiento y función del meristemo apical de brote.



RESULTADOS Y CONCLUSIONES: Los científicos europeos Thomas Blein, Patrick Laufs y colaboradores reportaron en la revista *Science*, en 2008, que la *temporización* del silenciamiento genético de los genes *NAM/CUC* tenía el potencial de producir estructuras foliares menos elaboradas más simples. Si una hoja joven en el meristemo apical de brote de una colombina ya había desarrollado foliolos profundamente lobulados, silenciando los genes *NAM/CUC* que no afectaría su futuro desarrollo (hoja 1). Los márgenes foliares de las hojas 2 y 3 se desarrollaron con menos lóbulos porque los genes *NAM/CUC* se silenciaron antes de que hubiera ocurrido mucho desarrollo foliar. En la hoja 4 el silenciamiento muy temprano resultó en una hoja simple con un margen completo. Simplificaciones foliares similares ocurrieron debido al tiempo en que se silenciaron los genes *NAM/CUC* en las hojas en desarrollo de tomate, mastuerzo amargo y guisante de jardín.

Fuente: Blein, T. et al. "A conserved molecular framework for compound leaf development". *Science*, vol. 322, 19 de diciembre de 2008. (La fotografía se tomó de la figura 2 en la página 1837.)

FIGURA 34-3 Controles moleculares y desarrollo de la forma de la hoja

PUNTO CLAVE

Las hojas contienen los tres sistemas tisulares que se encuentran en las plantas: el tejido epidérmico, representado por la epidermis superior e inferior; el tejido fundamental, representado por el mesófilo; y el tejido vascular, representado por el xilema y el floema en las venas.

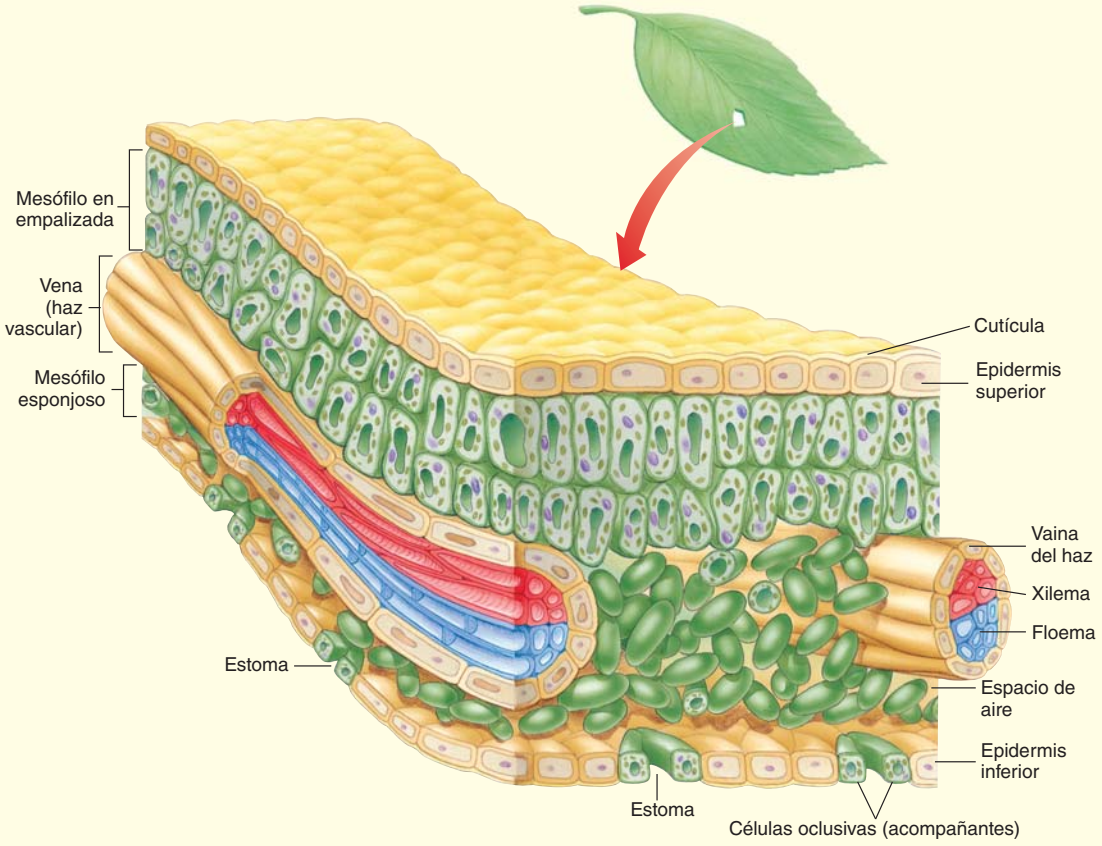


FIGURA 34-4 ***Animada*** Tejidos en una lámina foliar típica

Una epidermis superior y una epidermis inferior cubren la lámina. El tejido fundamental fotosintético, llamado *mesófilo*, con frecuencia se organiza en empalizada y en capas esponjosas. Las venas ramifican a lo largo del mesófilo.

sustancia cerosa **cutina**, varía en grosor en diferentes plantas, en parte como resultado de condiciones ambientales. Como podría esperar, las hojas de las plantas adaptadas a los climas calurosos y secos tienen cutículas extremadamente gruesas. Más aún: la epidermis superior expuesta (y más caliente) de una hoja por lo general tiene una cutícula más gruesa que su epidermis inferior sombreada (y más fría).

La epidermis de muchas hojas está cubierta con muchas estructuras con forma de pelo llamados **tricomas**, que tienen varias funciones (vea la tabla 33-4). Los tricomas de algunas plantas ayudan a reducir la pérdida de agua de la superficie de la hoja al retener una capa de aire húmedo junto a la hoja y al reflejar la luz solar, lo que en consecuencia protege la planta del sobrecalentamiento. Algunos tricomas segregan irritantes que causan comezón para desalentar a los *herbívoros*, animales que se alimentan de plantas. Además, para un insecto es difícil caminar sobre o comerse una hoja cubierta con tricomas. Otros tricomas excretan sales en exceso absorbidas de un suelo salino.

La epidermis de la hoja contiene diminutas aberturas, o **estomas**, para el intercambio de gases entre las células de la hoja y el ambiente; las estomas están igualmente espaciados para optimizar este intercambio de gases. Cada estoma está flanqueado por dos **células oclusivas (acompañantes)** epidérmicas especializadas, que son responsables de abrir y cerrar las estomas (**FIGURA 34-5**). Las células oclusivas por lo general son las únicas células epidérmicas con cloroplastos.

Los estomas son especialmente numerosos sobre la epidermis inferior de las hojas con orientación horizontal (un promedio de alrededor de 100 estomas por milímetro cuadrado) y en muchas especies *sólo* se ubican en la superficie inferior. La epidermis inferior de las hojas de manzana (*Malus sylvestris*), por ejemplo, tiene casi 400 estomas por milímetro cuadrado, mientras que la epidermis superior no tiene ninguna. Esta adaptación reduce la pérdida de agua porque las estomas en la epidermis inferior están blindadas de la luz solar directa y por lo tanto son más fríos que los de la epidermis superior. En contraste, las hojas flotantes de las plantas acuáticas, como los lirios acuáticos, tienen estomas sólo sobre la epidermis superior.

Las células oclusivas están asociadas con células epidérmicas especiales llamadas **células subsidiarias** que con frecuencia son estructuralmente diferentes de otras células epidérmicas. Las células subsidiarias ofrecen un depósito de agua y iones que se mueven adentro y fuera de las células oclusivas mientras cambian de forma durante la abertura y cierre de la estoma (lo que se estudia más adelante en el capítulo).

Dwight R. Kuhn

FIGURA 34-5 Estomas

MO de un estoma abierto de la epidermis foliar de una *Zebrina pendula*. Observe los cloroplastos presentes en las células oclusivas y la pared interior más gruesa de cada célula oclusiva.

El tejido fundamental fotosintético de la hoja, llamado **mesófilo** (del griego *meso*, "la mitad de"; y *phyll*, "hoja"), está en medio de la epidermis superior y la epidermis inferior. Las células del mesófilo, que son células parenquimatosas (vea el capítulo 33) empacadas con cloroplastos, están ordenadas holgadamente, con muchos espacios de aire entre ellas que facilitan el intercambio de gases. Estos espacios de aire intercelular representan hasta el 70% del volumen de la hoja.

En muchas plantas, el mesófilo se divide en dos subcapas. Hacia la epidermis superior, las células de columna se apilan estrechamente en una capa llamada **mesófilo en empalizada**. En la porción inferior, las células están ordenadas más flojas e irregularmente en una capa llamada **mesófilo esponjoso**. Las dos capas tienen diferentes funciones. El mesófilo en empalizada está especializado para la captura de luz y es el principal sitio de fotosíntesis en la hoja. La fotosíntesis también ocurre en el mesófilo esponjoso, pero la principal función del mesófilo esponjoso es permitir la difusión de gases, particularmente de CO_2, dentro de la hoja.

El mesófilo en empalizada puede estar organizado en una, dos, tres o incluso más capas de células. La presencia de capas adicionales es al menos en parte una adaptación a condiciones ambientales. Las hojas expuestas a luz solar directa contienen más capas de mesófilo en empalizada que las hojas a la sombra en la misma planta. En luz solar directa, la luz es suficientemente fuerte para penetrar de manera efectiva múltiples capas de mesófilo en empalizada, lo que permite a todas las capas realizar fotosíntesis de modo eficiente.

Las venas, o **haces vasculares**, de una hoja se extienden a través del mesófilo. La ramificación es extensa, y ninguna célula de mesófilo está a más de dos o tres células de distancia de una vena. Por lo tanto, el lento proceso de difusión no limita el movimiento de los recursos necesarios entre las células de mesófilo y las venas. Cada vena contiene dos tipos de tejido vascular: xilema y floema. El **xilema**, que conduce agua y minerales disueltos (nutrientes inorgánicos), por lo general se ubica en la parte superior de una vena, hacia la epidermis superior. El **floema**, que conduce azúcares disueltos, generalmente está confinado a la parte inferior de una vena.

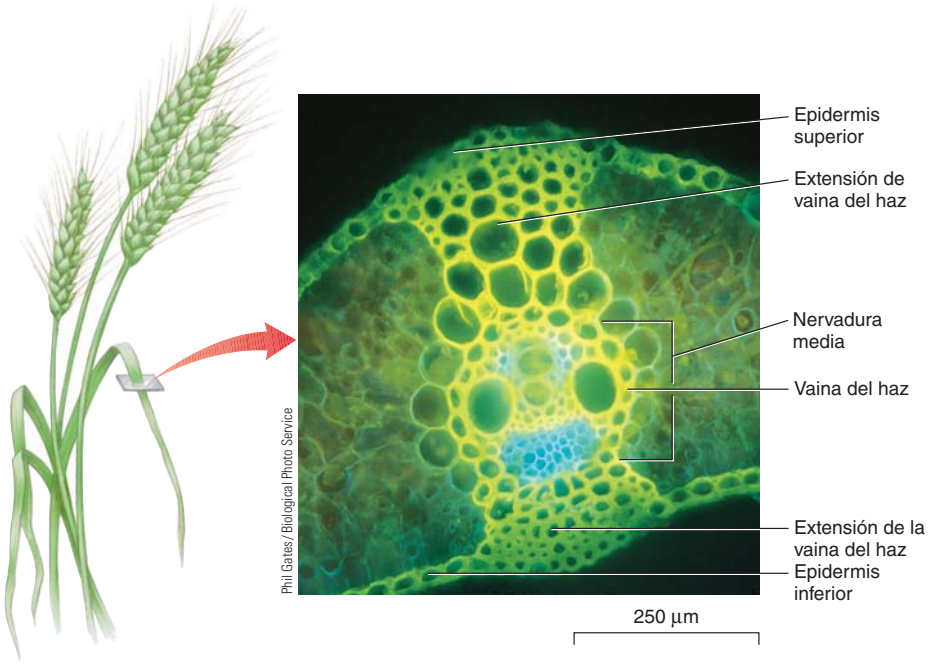
Una o más capas de células no vasculares rodean las venas más grandes y constituyen la **vaina del haz**. Las vainas de haz están compuestas de células de parénquima o esclerénquima (vea el capítulo 33). Con frecuencia, las vainas del haz tienen columnas de soporte, llamadas **extensiones de la vaina del haz**, que se extienden a través del mesófilo desde la epidermis superior hasta la epidermis inferior (**FIGURA 34-6**). Las extensiones de la vaina del haz pueden componerse con células de parénquima, colénquima o esclerénquima.

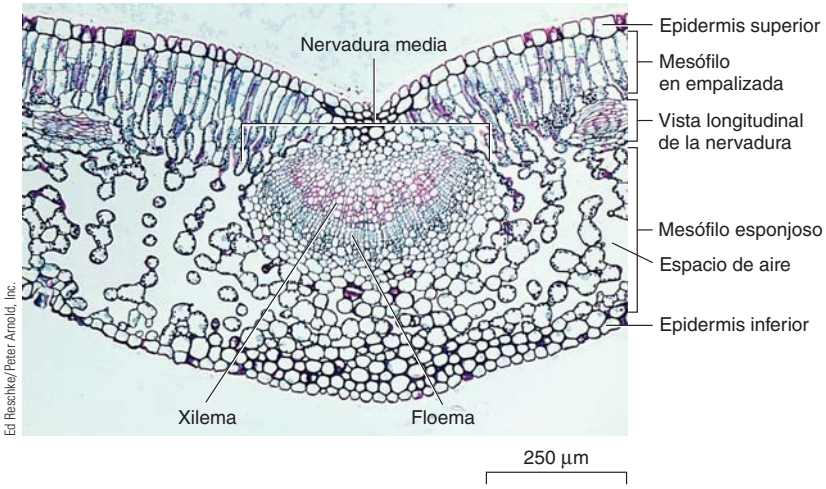
La estructura foliar difiere en eudicotiledóneas y monocotiledóneas

Cada hoja eudicotiledónea por lo general se compone de una ancha lámina aplanada y un peciolo. Como se mencionó antes, las hojas eudicotiledóneas usualmente tienen venación reticulada. En contraste, muchas hojas monocotiledóneas carecen de peciolo; son estrechas y la base de la hoja con frecuencia se enrolla en torno al tallo para formar una vaina. La venación paralela es característica de las hojas monocotiledóneas.

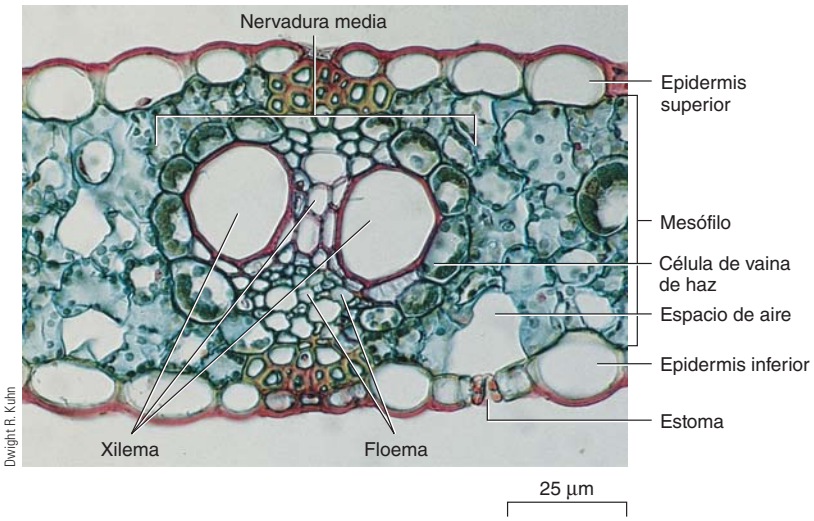
Las eudicotiledóneas y ciertas monocotiledóneas también difieren en anatomía foliar interna (**FIGURA 34-7**). Aunque la mayoría de las eudicotiledóneas y monocotiledóneas tienen capas tanto en empalizada como esponjosas, algunas monocotiledóneas (maíz y otros céspedes) no tienen mesófilo diferenciado en capas distintas en empalizada y es-

FIGURA 34-6 Extensión de vaina de haz ▶
MO de la nervadura media de trigo (*Triticum aestivum*) en sección transversal. Observe las extensiones de la vaina de haz en la epidermis superior e inferior. Fotografiada con microscopia de fluorescencia.





(a) Hoja eudicotiledónea. MO de parte de la sección transversal de una hoja de alheña (*Ligustrum vulgare*). El mesófilo tiene secciones distintivas en empalizada y esponjosa.



(b) Hoja monocotiledónea. MO de parte de la sección transversal de una hoja de maíz (*Zea mays*). Las hojas de maíz carecen de regiones distintivas de mesófilo en empalizada y esponjosa.

ponjosa. Puesto que las eudicotiledóneas tienen venas reticuladas, una sección transversal de una lámina de eudicotiledónea con frecuencia muestra venas tanto en las vistas transversales como longitudinales. En una sección transversal de una hoja monocotiledónea, en contraste, el patrón de venación en paralelo produce venas igualmente espaciadas, todas las cuales aparecen en sección transversal.

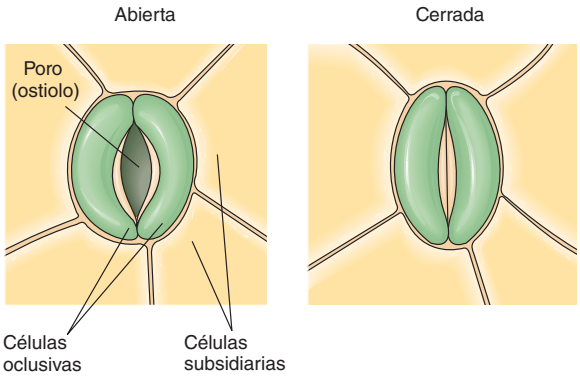
También se presentan diferencias entre las células oclusivas en eudicotiledóneas y ciertas hojas monocotiledóneas (**FIGURA 34-8**). Las células oclusivas de las eudicotiledóneas y muchas monocotiledóneas tienen forma como de riñón. Otras hojas monocotiledóneas (las de céspedes, juncos y juncias) tienen células oclusivas con forma de pesas de gimnasia. Estas diferencias estructurales afectan la forma en que las células se hinchan o encogen para abrir o cerrar el estoma.

La estructura de la hoja se relaciona con su función

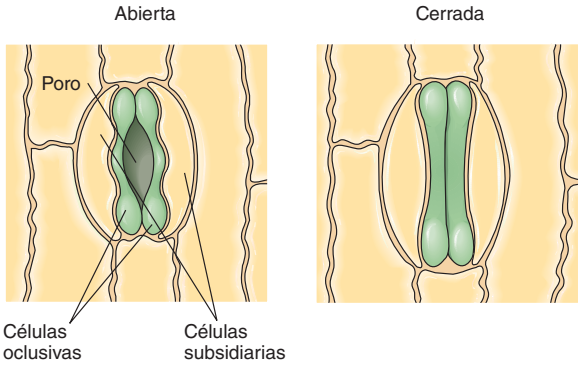
¿Cómo se relaciona la estructura de una hoja con su función principal de fotosíntesis? La epidermis de una hoja es relativamente transparente y permite que la luz penetre al interior de la hoja, donde se ubica el tejido fundamental fotosintético, el mesófilo. Las estomas, que están en la superficie de las hojas, permiten el intercambio de gases entre la atmósfera y los tejidos internos de la hoja. El CO_2, un material bruto de la fotosíntesis, se difunde hacia la hoja a través de estomas. Otros gases, incluidos contaminantes del aire, también entran al interior de la hoja vía los estomas.

El agua requerida para la fotosíntesis se obtiene del suelo y se transporta en el xilema hacia la hoja, donde se difunde hacia el mesófilo y humedece las superficies de las células mesófilas. El arreglo holgado de las células mesófilas, con espacios de aire entre células, permite la rápida di-

◀ FIGURA 34-7 Secciones transversales de hojas eudicotiledónea y monocotiledónea



(a) Las células oclusivas de las eudicotiledóneas y de muchas monocotiledóneas tienen forma de frijol.



(b) Algunas células oclusivas monocotiledóneas son estrechas en el centro y más gruesas en cada extremo.

FIGURA 34-8 Variación en células oclusivas
Las células guardianas están asociadas con células epidérmicas llamadas células subsidiarias.

fusión de CO_2 hacia las superficies celulares del mesófilo; ahí se disuelve en una película de agua antes de difundirse hacia las células.

Las venas no sólo suministran agua y minerales (de las raíces, mediante el xilema) al tejido fundamental fotosintético, sino también transporta (en el floema) azúcar disuelta producida durante la fotosíntesis hacia todas las partes de la planta. Las vainas del haz y las extensiones de la vaina del haz asociadas con las venas brindan sostén adicional para evitar que la hoja, que estructuralmente es más débil debido a la gran cantidad de espacio de aire en el mesófilo, colapse bajo su propio peso.

Las hojas están adaptadas para ayudar a una planta a sobrevivir en su ambiente

La estructura foliar refleja el ambiente al que está adaptada una planta particular. Aunque tanto las plantas acuáticas como las adaptadas a condiciones secas realizan fotosíntesis y tienen la misma anatomía foliar básica, sus hojas están modificadas para permitirles sobrevivir a diferentes condiciones ambientales. Las hojas de los lirios acuáticos tienen peciolos suficientemente grandes para permitir a la lámina flotar sobre la superficie del agua. Los grandes espacios de aire en el mesófilo brindan flotabilidad a la lámina que flota. Los peciolos y otras partes sumergidas tienen un sistema interno de ductos de aire; el oxígeno se mueve a través de dichos ductos desde las hojas flotantes hacia las raíces y tallos subterráneos, que viven en un ambiente aireado de manera deficiente.

Las coníferas son un importante grupo de árboles y arbustos leñosos que incluye pinos, píceas, abetos, secuoyas y cedros.[2] La mayoría de las coníferas son siempre verdes, lo que significa que pierden hojas a lo largo de todo el año en lugar de durante ciertas estaciones. Las coníferas dominan una gran porción de área terrestre de la Tierra, particularmente en los bosques y montañas septentrionales. Las hojas de la mayoría de las coníferas son agujas cerosas. Sus agujas tienen adaptaciones estructurales que les ayudan a sobrevivir al invierno, la parte más seca del año. (El invierno es árido incluso en áreas de nieve pesada porque las raíces no pueden absorber agua del suelo cuando la temperatura del suelo es muy baja). De hecho, muchas de las características estructurales de las agujas también se encuentran en muchas plantas del desierto.

La **FIGURA 34-9** muestra una sección transversal de una aguja de pino. Observe que la aguja es un poco más gruesa en lugar de ser delgada y con forma de lámina. El relativo grosor de las agujas, que resulta en menos **área superficial** expuesta al aire, reduce la pérdida de agua. Otras características que ayudan a conservar el agua incluyen la gruesa cutícula cerosa y estomas hundidas; esto permite el intercambio de gases mientras se minimiza la pérdida de agua. Por ende, las agujas ayudan a las coníferas a tolerar los vientos secos que ocurren durante el invierno (*seco* se refiere aquí a baja humedad relativa). Con el calentamiento de la primavera, el agua del suelo nuevamente se vuelve disponible, y las agujas reanudan de manera rápida la fotosíntesis.

Repaso

- ¿Cómo se adaptan las hojas para conservar agua?
- ¿Cómo se llama el tejido fundamental fotosintético de una hoja? ¿Cuáles son sus dos subcapas?
- ¿Cuáles son los dos tipos de tejido vascular en el haz vascular? ¿Cuál tejido vascular generalmente se ubica en la parte superior del haz vascular?
- ¿Cómo se organiza la hoja para entregar los materiales brutos y remover los productos de la fotosíntesis?

34.2 APERTURA Y CIERRE DE ESTOMAS

OBJETIVOS DE APRENDIZAJE

5 Explicar el papel de la luz azul en la apertura de las estomas.
6 Destacar los cambios fisiológicos que acompañan la apertura y cierre de las estomas.

Las estomas son poros ajustables que por lo general se abren durante el día, cuando se requiere CO_2 para la fotosíntesis, y se cierran en la noche, cuando la fotosíntesis se detiene (vea la sección acerca de la fotosíntesis CAM en el capítulo 9 para una interesante excepción). La apertura y cierre de estomas están controlados por cambios en la forma de las dos células oclusivas que rodean cada poro. La forma de las células oclusivas está determinada por su rigidez. Cuando el agua se mueve hacia las células oclusivas desde células no oclusivas circundantes, las células oclusivas se vuelven turgentes (se hinchan) y doblan, lo que produce un poro. Cuando el agua sale de las células oclusivas, se vuelven flácidas (flojas)

[2] Como se estudia en el capítulo 28, las coníferas son gimnospermas, uno de los dos grupos de plantas con semillas (el otro grupo es el de las plantas con flores, o angiospermas). A diferencia de las plantas con flores, cuyas semillas están encerradas en frutos, las coníferas tienen semillas "desnudas" en las escamas de los conos femeninos.

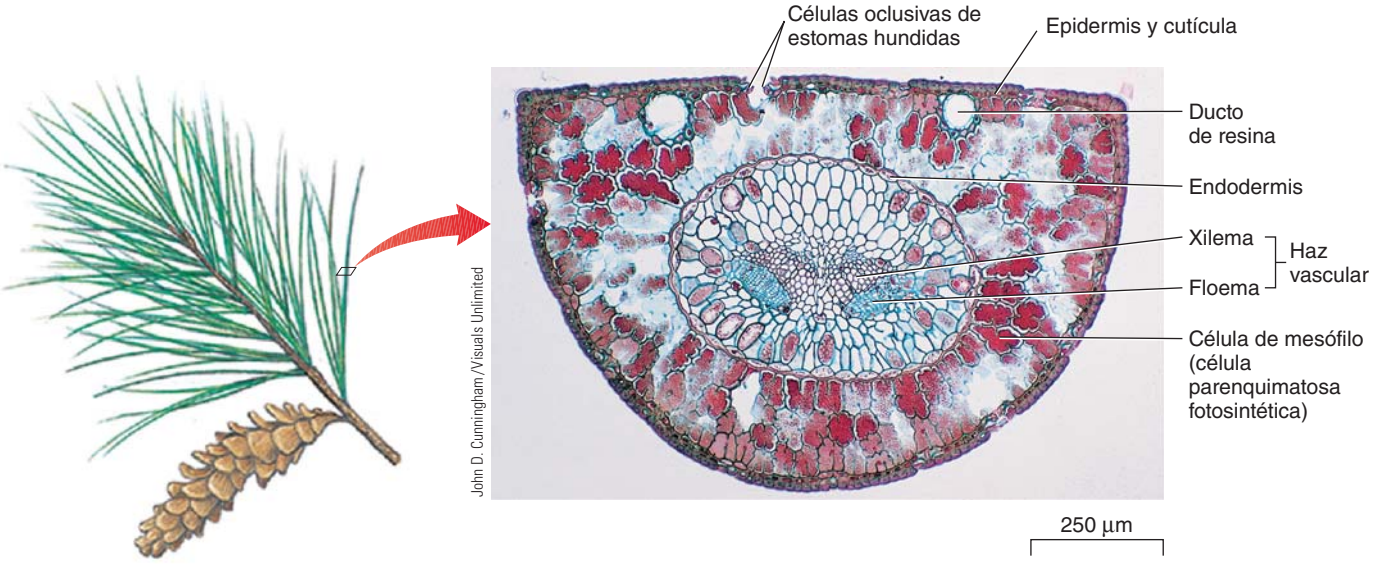


FIGURA 34-9 **MO de una aguja de pino en sección transversal**
La gruesa cutícula cerosa y las estomas hundidas son dos adaptaciones estructurales que permiten al pino (*Pinus*) conservar sus agujas a lo largo del invierno.

y colapsan una con otra, lo que cierra el poro. ¿Qué hace que el agua se mueve adentro y afuera de las células oclusivas?

La luz azul activa la apertura de las estomas

Datos de numerosos experimentos y observaciones comienzan a explicar las complejidades de los movimientos de las estomas. Comience con la apertura de estomas, que ocurre cuando la planta detecta luz desde que el Sol se eleva. Usted ya sabe que la luz es una forma de energía; las plantas absorben luz y la convierten en energía química en el proceso de fotosíntesis. Sin embargo, la luz también es una importante *señal ambiental* para las plantas; esto es: la luz proporciona a las plantas información acerca de su ambiente, que usan para modificar varias actividades en los niveles molecular y celular.

En la apertura de estomas y muchas otras respuestas vegetales, la **luz azul**, que tiene longitudes de onda de 400 a 500 nm, es una señal ambiental. Cualquier respuesta vegetal a la luz debe involucrar un **pigmento**, una molécula que absorbe la luz, antes de la inducción de una respuesta biológica particular. Los datos como las respuestas de los estomas a diferentes colores de luz sugieren que el pigmento involucrado en la apertura y cierre de estomas es amarillo (los pigmentos amarillos absorben luz azul intensamente). Se cree que el pigmento amarillo está ubicado en las células oclusivas, probablemente en sus membranas plasmáticas.

En la **FIGURA 34-10**, la luz azul, que es un componente de la luz solar, dispara la activación de bombas de protones, ubicadas en la membrana plasmática de la célula oclusiva. La luz azul también activa la síntesis de ácido málico y la **hidrólisis** (separación) de almidón (se estudia más adelante).

Las bombas de protones usan energía de ATP para transportar de manera activa protones (H^+) fuera de las células oclusivas. El H^+ bombeado se forma cuando el ácido málico producido en las células oclusivas se ioniza para formar H^+ y iones de malato con carga negativa. Conforme las bombas de protones en las membranas plasmáticas de las células oclusivas transportan protones fuera de las células oclusivas, se forma un **gradiente electroquímico** (esto es: una diferencia de carga y concentración) en los dos lados de la membrana plasmática de la célula oclusiva.

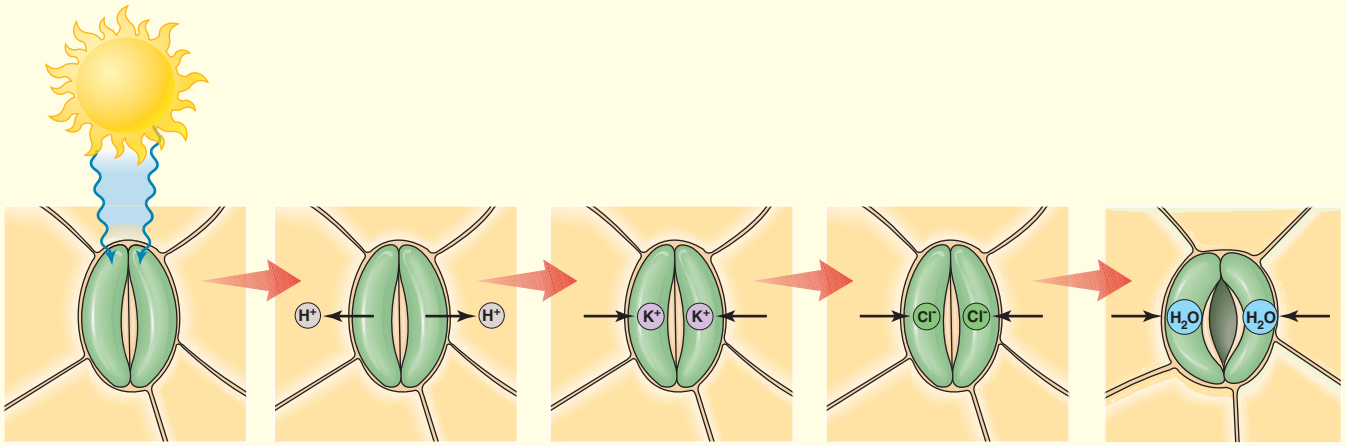
El gradiente electroquímico resultante de H^+ dirige la difusión facilitada de gran cantidad de iones de potasio *hacia* las células oclusivas. Este movimiento ocurre a través de **canales de potasio activados por voltaje**, que se abren cuando se alcanza cierto voltaje (diferencia en carga entre los dos lados de la membrana plasmática de la célula oclusiva). Este movimiento de iones de potasio se ha medido experimentalmente con la **técnica de fijación de membrana** (en inglés: *patch clamp*) en la que los investigadores fijan la punta de una micropipeta a un diminuto pedazo de membrana que contiene un solo canal iónico y luego miden el flujo de iones a través de dicho canal entre el citoplasma y la disolución en la micropipeta. (Es interesante que, en los animales, los canales iónicos activados por voltaje se encuentren en las membranas plasmáticas de las células nerviosas y estén involucrados en la transmisión de impulsos neuronales).

Los iones cloruro también llegan a las células oclusivas a través de canales iónicos en la membrana plasmática de dichas células. Los iones cloruro y malato con carga negativa ayudan a equilibrar eléctricamente los iones de potasio con carga positiva.

Los iones de potasio, cloruro y malato se acumulan en las vacuolas de las células oclusivas, lo que en consecuencia aumenta la concentración de soluto en las vacuolas. Usted recordará de la discusión de ósmosis en el capítulo 5 que, cuando una célula tiene una concentración de soluto mayor que la de las células circundantes, el agua fluye *hacia* la célula. Por lo tanto, el agua entra por ósmosis a las células oclusivas desde células epidérmicas circundantes. La creciente turgencia de las células oclusivas cambia su forma, porque las engrosadas paredes celulares internas no se expanden tanto como las paredes exteriores, de modo que la estoma se abre.

luz azul activa bombas de protones ⟶ bomba de protón saca H^+ de las células oclusivas ⟶ K^+ y Cl^- se difunden hacia las células oclusivas a través de canales iónicos activados por voltaje ⟶ el agua se difunde por ósmosis hacia las células oclusivas ⟶ las células oclusivas cambian de forma y el estoma se abre

PUNTO CLAVE Un gradiente de protones (H^+) dirige la acumulación de iones osmóticamente activos (K^+ y Cl^-) en las células oclusivas.



1. Luz azul activa bombas de protones.
2. Protones se bombean fuera de las células oclusivas, lo que forma un gradiente electroquímico.
3. Iones potasio entran a las células oclusivas a través de canales iónicos activados por voltaje.
4. Iones cloruro también entran a las células oclusivas a través de canales iónicos.
5. Agua entra a las células oclusivas mediante ósmosis, y la estoma se abre.

FIGURA 34-10 Mecanismo de apertura de estomas

Las estomas se cierran cerca del anochecer, mas no mediante una inversión exacta del proceso de apertura. Estudios recientes demostraron que la concentración de iones de potasio en las células oclusivas disminuye de manera lenta durante el día. Sin embargo, la concentración de sacarosa, otra sustancia osmóticamente activa, aumenta durante el día (y mantiene el poro abierto) y luego disminuye lentamente conforme se aproxima la noche. Esta sacarosa proviene de la hidrólisis del almidón, que es un polisacárido, que se almacena en los cloroplastos de la célula oclusiva. Conforme se aproxima la noche, la concentración de sacarosa en las células oclusivas declina conforme la sacarosa se convierte de nuevo en almidón (que es osmóticamente inactivo), el agua sale por ósmosis, las células oclusivas pierden su turgencia y el poro cierra.

Para resumir: diferentes mecanismos parecen regular la apertura y cierre de estomas. La ingesta de iones potasio y cloruro se asocia principalmente con la apertura de estomas, y el declive en concentración de sacarosa se asocia sobre todo con el cierre de estomas. En el capítulo 38 se estudian otras respuestas de las plantas a la luz azul.

Factores adicionales afectan la apertura y el cierre de estomas

Aunque luz y oscuridad disparan la apertura y cierre de estomas, también están involucrados otros factores ambientales, incluida la concentración de CO_2. Una baja concentración de CO_2 en la hoja induce la apertura de la estoma, incluso en la oscuridad. Los efectos de la luz y la concentración de CO_2 sobre la apertura de estomas están interrelacionados. La fotosíntesis, que ocurre en presencia de luz, reduce la concentración interna de CO_2 en la hoja, lo que dispara la apertura de la estoma. Otro factor ambiental que afecta la apertura y el cierre de estomas es la tensión del agua. Durante una sequía prolongada, las estomas permanecen cerradas, incluso durante el día. La apertura y cierre de estomas están bajo control hormonal, en particular de la hormona vegetal *ácido abscísico* (vea la tabla 38-1).

La apertura y cierre de estomas también están regulados por un reloj biológico interno que en alguna forma mide el tiempo. Por ejemplo, después de que las plantas se colocan en oscuridad continua, sus estomas siguen abriéndose y cerrándose más o menos a la misma hora cada día. Tales ritmos biológicos que siguen un ciclo aproximado de 24 horas se conocen como **ritmos circadianos**. En el capítulo 38 se proporcionan otros ejemplos de ritmos circadianos.

Repaso

- ¿Cómo la luz azul dispara la apertura de estomas?
- ¿Qué cambios fisiológicos ocurren en las células oclusivas durante la apertura de estomas? ¿Durante el cierre de estomas?

34.3 TRANSPIRACIÓN Y GUTACIÓN

OBJETIVOS DE APRENDIZAJE

7 Discutir la transpiración y sus efectos sobre las plantas.
8 Distinguir entre transpiración y gutación.

A pesar de las adaptaciones de las hojas como la cutícula, aproximadamente 99% del agua que una planta absorbe del suelo se pierde por evaporación de las hojas y, en menor medida, los tallos. La pérdida de vapor de agua por evaporación de las partes aéreas de la planta se llama **transpiración**.

La cutícula es extremadamente efectiva en la reducción de pérdida de agua por transpiración. Se estima que sólo del 1% al 3% del agua

perdida por una planta pasa en forma directa a través de la cutícula. La mayor parte de la transpiración ocurre a través de estomas abiertas. Los numerosos poros de estoma que son tan efectivos en el intercambio de gases por fotosíntesis también ofrecen aperturas a través de las cuales escapa vapor de agua. Además, el holgado arreglo de las células de mesófilo esponjoso proporciona una mayor área superficial dentro de la hoja de donde puede evaporarse el agua.

Muchos factores ambientales influyen en la tasa de transpiración. Más agua se pierde de las superficies de la planta a temperaturas más altas. La luz aumenta la tasa de transpiración, en parte porque dispara la apertura de estomas y en parte porque aumenta la temperatura de la hoja. El viento y el aire seco aumentan la transpiración, pero el aire húmedo la *disminuye* porque el aire ya está saturado, o casi saturado, con vapor de agua.

Aunque la transpiración puede parecer un desperdicio, en particular para los granjeros de las tierras áridas, es un proceso esencial que tiene valor adaptativo. La transpiración es responsable del movimiento de agua en las plantas, y sin ella el agua no llegaría a las hojas desde el suelo (vea la discusión del modelo tensión-cohesión en el capítulo 35). La gran cantidad de agua que las plantas pierden por transpiración puede brindar algunos beneficios adicionales. La transpiración, como la sudoración en los humanos, enfría las hojas y los tallos. Cuando el agua pasa de un estado líquido a vapor, absorbe gran cantidad de calor. Cuando las moléculas de agua salen de la planta como vapor de agua, llevan consigo este calor. Por ende, el efecto de enfriamiento de la transpiración puede evitar que las hojas se sobrecalienten, particularmente en luz solar directa.

Otro beneficio de la transpiración es que distribuye minerales esenciales a través de la planta. El agua que transpira una planta inicialmente se absorbe del suelo, donde está presente no como agua pura sino como una disolución diluida de sales minerales disueltas. Después, el agua y los minerales disueltos se transportan en el xilema a toda la planta, incluidas sus hojas. El agua se mueve desde la planta hacia la atmósfera durante la transpiración, pero los minerales permanecen en los tejidos de la planta. Muchos de estos minerales se requieren para el crecimiento de la planta. Se ha sugerido que la transpiración permite a una planta ingerir suficiente agua para brindar suficientes minerales esenciales; también se sugiere que las plantas no pueden satisfacer sus requisitos minerales si la tasa de transpiración no es suficientemente alta.

Sin embargo, no hay duda de que, bajo ciertas circunstancias, la transpiración excesiva puede ser dañina para una planta. En los calurosos días de verano, las plantas frecuentemente pierden más agua por transpiración de la que ingieren del suelo. Sus células experimentan pérdida de turgencia y las plantas se marchitan (**FIGURA 34-11**). Si una planta puede recuperarse durante la noche, debido a la combinación de transpiración mínima (recuerde que las estomas están cerradas) y absorción de agua del suelo, se dice que la planta experimentó *marchitación temporal*. La mayoría de las plantas se recuperan de la marchitez temporal sin efectos nocivos. No obstante, en casos de sequía prolongada, el suelo puede no contener suficiente humedad para permitir la recuperación de la marchitez. Una planta que no puede recuperarse se dice que está *permanentemente marchita* y morirá.

La transpiración es una parte importante del **ciclo hidrológico**, en el que el agua circula del océano y la tierra hacia la atmósfera y luego regresa al océano y la tierra (vea la figura 55-11). Como resultado de la transpiración, el agua se evapora de las hojas y tallos para formar nubes en la atmósfera. Por ende, la transpiración a la larga resulta en precipitación. Como es de esperar, los árboles del bosque liberan cantidades sustanciales de humedad al aire mediante la transpiración. Investigadores determinaron que al menos la mitad de la lluvia que cae en la cuenca del Amazonas se recicla una y otra vez por transpiración y precipitación.

Algunas plantas exudan agua líquida

Muchas hojas tienen estructuras especiales en las terminaciones venosas a través de las cuales el agua líquida literalmente se fuerza a salir. Esta pérdida de agua líquida, conocida como **gutación**, ocurre cuando la transpiración es mínima y la humedad disponible en el suelo es alta. La gutación usualmente ocurre en plantas de bajo crecimiento durante la noche, porque las estomas están cerradas, pero el agua sigue moviéndose hacia las raíces por ósmosis. En ocasiones, temprano por la mañana, las personas confunden con rocío las gotitas de agua formadas por gutación sobre los márgenes de las hojas (**FIGURA 34-12**). A diferencia del rocío, que se condensa del aire durante una noche fría, las gotas de gutación vienen del interior de la planta. (El mecanismo de la gutación se estudia en el capítulo 35).

Repaso

- ¿Qué es transpiración? ¿Cómo se relaciona la estructura de una hoja con la transpiración?
- ¿Cómo factores ambientales (luz solar, temperatura, humedad y viento) influyen sobre la tasa de transpiración?
- ¿Cómo difiere la gutación de la transpiración?

Carlyn Iverson

(a) En la tarde de un día caluroso, las hojas se marchitaron debido a la pérdida de agua. Observe que la marchitez ayuda a reducir el área superficial donde ocurre la transpiración.

Carlyn Iverson

(b) A la mañana siguiente, el agua en las hojas se reabasteció. La transpiración es mínima durante la noche, y las plantas se recuperan por absorción de agua del suelo.

FIGURA 34-11 Marchitez temporal en hojas de calabaza (*Cucurbita pepo*)

© Krzysztof Slusarczyk/Shutterstock.

FIGURA 34-12 Gutación
Aquí se aprecia una hoja compuesta de fresa (*Fragaria*) con gotas de agua formadas por gutación.

34.4 ABSCISIÓN FOLIAR

OBJETIVO DE APRENDIZAJE

9 Definir la *abscisión foliar*, explicar por qué ocurre y describir los cambios fisiológicos y anatómicos que la preceden.

Todos los árboles se desprenden de sus hojas, un proceso conocido como **abscisión**. Muchas coníferas se desprenden de sus agujas en pequeña cantidad todo el año. Las hojas de las plantas deciduas cambian de color y caen una vez al año, conforme el invierno se acerca en los climas templados o al principio del período seco en los climas tropicales con pronunciadas estaciones húmeda y seca. En los bosques templados, la mayoría de las plantas leñosas con hojas anchas se desprenden de sus hojas para sobrevivir las bajas temperaturas del invierno. Durante el invierno, el metabolismo de la planta, incluida su maquinaria fotosintética, se torna más lenta o se detiene temporalmente.

Otra razón para la abscisión se relaciona con las necesidades de agua de una planta, que se vuelven críticas durante la seguía fisiológica del invierno. Como se mencionó anteriormente, mientras el terreno se enfría, la absorción del agua por las raíces se inhibe. Cuando el suelo se congela, *no* ocurre absorción. Si las hojas anchas permanecieran en la planta durante el invierno, la planta continuaría perdiendo agua por transpiración pero no podría reabastecerla con agua absorbida del suelo.

La abscisión foliar es un proceso complejo que involucra muchos cambios fisiológicos, todos iniciados y orquestados por niveles variables de hormonas vegetales, en particular de *etileno*. Brevemente, el proceso es el siguiente: conforme se aproxima el otoño, azúcares, aminoácidos y muchos minerales esenciales (como nitrógeno, fósforo y posiblemente potasio) se movilizan y transportan desde las hojas hacia otras partes de la planta; estos minerales se reutilizarán durante la siguiente primavera. La descomposición de la clorofila permite que los **carotenoides** (carotenos anaranjados y xantofilas amarillas), algunos de los pigmentos accesorios en los cloroplastos de las células foliares, se vuelvan evidentes (vea la figura 3-14b). Los pigmentos accesorios siempre están presentes en los cloroplastos pero están enmascarados por el verde de la clorofila. Además, en algunas especies, los pigmentos rojos solubles en agua llamados **antocianinas** pueden acumularse en las vacuolas de las células epidérmicas de las hojas; las antocianinas pueden proteger a las hojas contra el daño producido por la radiación ultravioleta. Las diversas combinaciones de carotenoides y antocianinas son responsables de los brillantes colores que se observan en los paisajes otoñales de los climas templados.

En muchas hojas, la abscisión ocurre en una zona de abscisión cerca de la base del peciolo

El área donde un peciolo se separa del tallo es un área estructuralmente distinta llamada **zona de abscisión**. Compuesta sobre todo de células parenquimatosas de pared delgada, es anatómicamente débil porque contiene pocas fibras (**FIGURA 34-13**). En la zona del tallo de la zona de abscisión se desarrolla una capa protectora de células de corcho. Estas células tienen un material ceroso a prueba de agua impregnado en sus paredes. Después, las enzimas disuelven la **lamela media** (el "cemento" que mantiene unidas las paredes celulares primarias de células adyacentes) en la zona de abscisión (vea la figura 4-29). Una vez completado este proceso, nada mantiene la hoja unida al tallo, excepto algunas células de xilema. Una brisa súbita es suficiente para realizar el rompimiento final, y la hoja se desprende. La capa protectora de corcho permanece, sella el área y forma una cicatriz foliar.

Aunque la estructura de las zonas de abscisión y los cambios fisiológicos asociados con la abscisión son bien conocidos desde hace varios años, botánicos recientemente investigaron los genes responsables del desarrollo de una zona de abscisión y los cambios fisiológicos de la abscisión foliar. Por ejemplo, con el uso de **chips de ADN**, los botánicos identificaron alrededor de 35 genes que se expresan en las hojas **únicamente** conforme el invierno se aproxima. Como se muestra en la figura 15-12, un chip de ADN contiene cientos de diferentes moléculas de ADN colocadas sobre una placa de vidrio o chip. Algunos de estos genes codifican enzimas degradadoras involucradas en la descomposición de proteínas y otras moléculas; otras tienen funciones todavía no identificadas.

Repaso

- ¿Por qué muchas plantas leñosas que viven en zonas templadas pierden sus hojas en otoño?
- ¿Qué cambios fisiológicos ocurren durante la abscisión foliar?
- ¿Qué es la zona de abscisión?

34.5 HOJAS MODIFICADAS

OBJETIVO DE APRENDIZAJE

10 Mencionar al menos cuatro ejemplos de hojas modificadas y citar la función de cada una.

Aunque la fotosíntesis es la principal función de las hojas, ciertas hojas tienen modificaciones especiales para otras funciones. Algunas plantas tienen hojas especializadas para disuadir herbívoros. Las **espinas**, hojas modificadas que son duras y puntiagudas, se encuentran en muchas

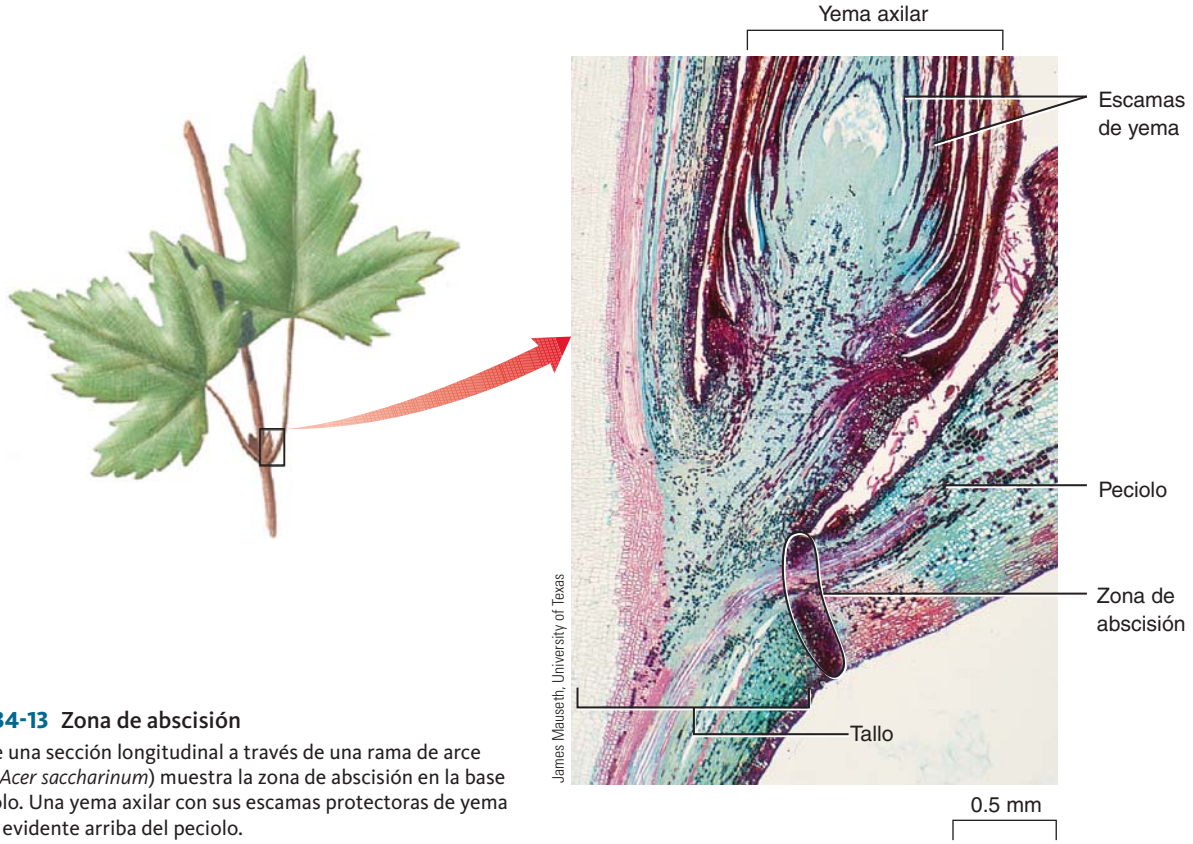


FIGURA 34-13 Zona de abscisión

Esta MO de una sección longitudinal a través de una rama de arce azucarero (*Acer saccharinum*) muestra la zona de abscisión en la base de un peciolo. Una yema axilar con sus escamas protectoras de yema también es evidente arriba del peciolo.

plantas del desierto, como los cactus (**FIGURA 34-14a**). En el cactus, el principal órgano de fotosíntesis es el tallo en lugar de la hoja. Las espinas desalientan a los animales de comer el suculento tejido del tallo.

Las enredaderas son plantas trepadoras cuyos tallos no pueden sostener su propio peso, de modo que con frecuencia poseen **zarcillos** que ayudan a la enredadera a sujetarse de la estructura sobre la que crece. Los zarcillos de muchas enredaderas, como los guisantes, pepinos, calabaza y guisantes de olor, son hojas especializadas (**FIGURA 34-14b**). Sin embargo, algunos zarcillos, como los de la higuera, la enredadera de Virginia y las uvas, son tallos especializados.

Las yemas invernales de una planta leñosa latente están cubiertas con **escamas**, hojas modificadas que protegen contra lesiones, congelamiento o deshidratación el delicado tejido meristemático de la yema (**FIGURA 34-14c**).

Algunas hojas asociadas con los cúmulos florales (inflorescencias) se modifican como **brácteas**. En el cornejo con flores, las flores no visibles están agrupadas en el centro de cada inflorescencia, y lo que parece ser cuatro pétalos blancos o rosas en realidad son brácteas. De igual modo, los "pétalos" rojos de la poinsettia no son pétalos en absoluto, sino brácteas (**FIGURA 34-14d**).

Las hojas también pueden modificarse para almacenar agua o alimento. Por ejemplo, un **bulbo** es un tallo corto subterráneo al que se adhieren grandes hojas carnosas (**FIGURA 34-14e**). Cebollas y tulipanes forman bulbos. Muchas plantas adaptadas a condiciones áridas, como el árbol de jade, el áloe y la planta rosario, tienen hojas suculentas para almacenamiento de agua (**FIGURA 34-14f**). Estas hojas por lo general son verdes y funcionan en la fotosíntesis.

Algunas hojas están modificadas o para la reproducción sexual (vea la discusión de la evolución de las flores en el capítulo 28, incluida la figura 28-15) o la reproducción asexual (vea la figura 37-17).

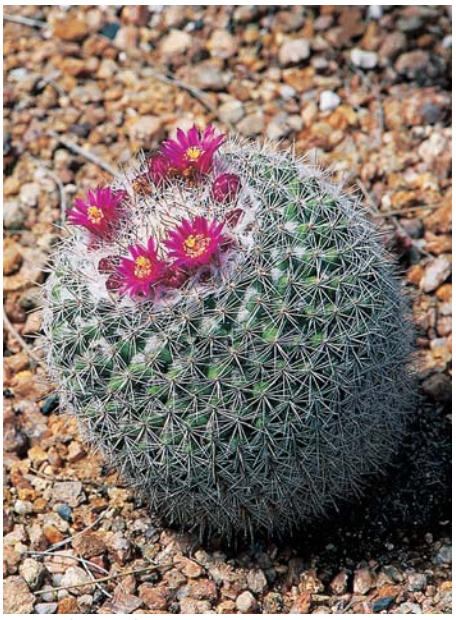
Las hojas modificadas de las plantas carnívoras capturan insectos

Las plantas carnívoras son plantas que capturan insectos. La mayoría de las plantas carnívoras crecen en suelo estéril que es deficiente en ciertos minerales esenciales, particularmente nitrógeno. Dichas plantas satisfacen parte de sus requisitos minerales al digerir insectos y otros pequeños animales. Las hojas de las plantas carnívoras están adaptadas para atraer, capturar y digerir sus presas animales.

Algunas plantas carnívoras tienen trampas pasivas. Las hojas de una planta cántaro, por ejemplo, tienen una forma que les permite recolectar agua de lluvia y formar un depósito que también contiene ácido segregado por la planta (**FIGURA 34-15**). Algunas plantas cántaro son bastante grandes; en los trópicos, pueden ser suficientemente grandes como para contener 1 L o más de líquido. Un insecto atraído por el olor o néctar del cántaro puede apoyarse sobre el borde y caer adentro. Aunque pueda hacer repetidos intentos por escapar, el insecto no puede arrastrarse hacia el exterior debido a los lados resbalosos y las filas de rígidos pelos que apuntan hacia abajo alrededor de la boca de la cántaro. A la larga el insecto se ahoga, y parte de su cuerpo se desintegra y es absorbido.

La mayoría de los insectos mueren en las plantas cántaro. Sin embargo, las larvas de muchos insectos (ciertas moscas y mosquitos) y una gran comunidad de microorganismos viven en el interior del cántaro. Estas especies de insectos obtienen su alimento de los restos de los insectos, y la planta cántaro digiere lo que queda. No se sabe cómo sobreviven estos insectos al ambiente ácido en el interior del **cántaro**.

La Venus atrapamoscas es una planta carnívora con trampas activas. Las láminas de sus hojas parecen diminutas trampas para osos (vea la figura 1-3). Cada lado de la lámina foliar contiene tres pequeños pelos rígidos. Si un insecto desciende y se cepilla contra dos de los pelos, o



Barbara Gerlach/Dembinsky Photo Associates

(a) Las hojas de este cactus puercoespín (*Mammilaria*) son espinas para disuadir a los herbívoros.

© Mark Bolton/Terra/Corbis

(b) Los zarcillos de un guisante de olor (*Lathyrus odoratus*) son hojas modificadas que se enredan alrededor de los objetos y ayudan a escalar.

Cengage

(c) Una yema terminal y dos yemas axilares de una vara de arce (*Acer*) tienen escamas que se solapan para proteger las yemas.

© Radius Images/Corbis

(d) Vistosas brácteas rojas rodean cada inflorescencia de poinsettia (*Euphorbia pulcherrima*); las flores poco visibles están en el centro.

Cengage

(e) Las hojas de los bulbos como las de la cebolla (*Allium cepa*) son carnosas para almacenar materiales alimenticios y agua.

James Mauseth, University of Texas

(f) Las suculentas hojas de la planta rosario (*Senecio rowleyanus*) son esféricas para minimizar el área superficial, lo que por lo tanto conserva agua.

FIGURA 34-14 **Modificaciones de hojas**

© Marvin Dembinsky Photo Associates/Alamy

FIGURA 34-15 Una planta cántaro común

Esta especie (*Sarracenia purpurea*), cuyos cántaros crecen hasta 30.5 cm, está ampliamente distribuida en ciénagas ácidas y pantanos en el este de América del Norte. Los cántaros jóvenes son verdes, pero se vuelven rojas conforme maduran. Observe el escarabajo muerto en el cántaro.

contra el mismo pelo dos veces en rápida sucesión, la trampa se dispara con sorprendente rapidez: más o menos 100 milisegundos. Las espinas a lo largo de los márgenes de las láminas cierran de manera apretada para evitar que el insecto escape. Después de que la hoja inicialmente atrapa al insecto, la hoja sigue cerrándose de manera lenta durante las siguientes horas. Glándulas digestivas sobre la superficie de la trampa segregan enzimas en respuesta a la presión que el insecto ejerce sobre ellas. Días después, luego de que el insecto muere y fue digerido, la trampa vuelve a abrirse y caen los restos no digeridos.

Repaso

- ¿Cuáles son las principales funciones de cada una de las siguientes hojas modificadas: espinas, zarcillos y escamas de yema?
- ¿Cuáles son las funciones de los bulbos? ¿De las hojas suculentas?
- ¿Cuáles son algunas de las características especializadas de las hojas de las plantas carnívoras?

RESUMEN: ENFOQUE EN LOS OBJETIVOS DE APRENDIZAJE

34.1 *(página 729)*

1 Discutir la variación en forma de hoja, incluidas las hojas simples frente a las compuestas, el orden de las hojas en el tallo y los patrones de venación.
- Las hojas pueden ser simples (tienen una sola **lámina**) o compuestas (tienen una lámina dividida en dos o más foliolos).
- El arreglo de hojas en un tallo puede ser alternado (una hoja en cada **nodo**), opuesto (dos hojas en cada nodo) o en espiral (tres o más hojas en cada nodo).
- Las hojas pueden tener venación paralela o reticulada. La venación reticulada puede ser reticular palmada, con varias **venas** principales que radian desde un punto, o reticular pinnada, con venas que ramifican a todo lo largo de la nervadura media.

2 Describir los principales tejidos de la hoja (epidermis, tejido fundamental fotosintético, xilema y floema) y marcarlos en un diagrama de la sección transversal de una hoja.
- Las superficies superior e inferior de la lámina foliar están cubiertas con **epidermis**. Una **cutícula** cerosa recubre la epidermis y permite a la planta sobrevivir a las condiciones secas de una existencia terrestre.
- Las **estomas** son pequeños poros en la epidermis que permiten el intercambio de gases necesarios para la fotosíntesis. Cada poro está rodeado por dos **células oclusivas** (acompañantes) que con frecuencia se asocian con células epidérmicas especiales llamadas **células subsidiarias**. Las células subsidiarias proporcionan un depósito de agua y iones que se mueven adentro y afuera de las células oclusivas conforme cambian de forma durante la apertura y el cierre de estomas.
- El **mesófilo** consiste en células parenquimatosas fotosintéticas. El mesófilos se divide en **mesófilo en empalizada**, que funciona sobre todo para fotosíntesis, y **mesófilo esponjoso**, que funciona principalmente para intercambio de gases.
- Las venas de la hoja tienen **xilema** para conducir agua y minerales esenciales a la hoja, y **floema** para conducir azúcar producida por fotosíntesis hacia el resto de la planta.

CENGAGENOW™ **Aprenda más acerca de los tejidos de la hoja al hacer clic sobre la figura en CengageNOW.**

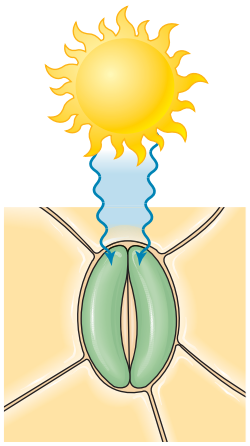
3 Comparar la anatomía foliar en eudicotiledóneas y monocotiledóneas.
- Las hojas monocotiledóneas tienen venación paralela, mientras que las hojas eudicotiledóneas tienen venación reticulada. Algunas monocotiledóneas (maíz y otros céspedes) no tienen mesófilo diferenciado en capas distintivas en empalizada y esponjoso. Algunas monocotiledóneas (céspedes, juncos y juncias) tienen células oclusivas con forma de mancuerna, a diferencia de las células oclusivas más comunes con forma de frijol.

4 Relacionar la estructura foliar con su función de fotosíntesis.
- La estructura de la hoja está adaptada para su principal función de **fotosíntesis**. La mayoría de las hojas tienen una lámina ancha aplanada que recolecta de manera eficiente la energía radiante del Sol. La epidermis transparente permite que la luz penetre hacia la mitad de la hoja, donde ocurre la fotosíntesis.
- Por lo general, las estomas se abren durante el día para el intercambio de gases necesario durante la fotosíntesis y se cierran en la noche para conservar agua cuando no ocurre fotosíntesis.
- Los espacios de aire en el tejido mesófilo permiten la rápida difusión de CO_2 y agua al interior de las células mesófilas, y oxígeno fuera de ellas.

34.2 *(página 734)*

5 Explicar el papel de la luz azul en la apertura de las estomas.
- La **luz azul**, que es un componente de la luz solar, dispara la activación de bombas de protones ubicadas en la membrana plasmática de la célula

oclusiva. La luz azul también dispara la síntesis de ácido málico y la hidrólisis de almidón.



6 Destacar los cambios fisiológicos que acompañan la apertura y cierre de las estomas.

- Protones (H^+), producidos cuando se ioniza el ácido málico, se bombean fuera de las células oclusivas. Conforme los protones salen de las células oclusivas, un **gradiente electroquímico** (una diferencia de carga y concentración) se forma sobre los dos lados de la membrana plasmática de la célula oclusiva.
- El gradiente electroquímico dirige la ingesta de iones potasio (K^+) a través de **canales de potasio activados por voltaje** al interior de las células oclusivas. A través de canales iónicos también se llevan iones cloruro (Cl^-) al interior de las células oclusivas. Dichos iones osmóticamente activos aumentan la concentración de soluto en las vacuolas de la célula oclusiva. El movimiento osmótico de agua resultante en las células oclusivas hace que se vuelvan turgentes y formen un poro.
- Conforme el día avanza, los iones de potasio salen en forma lenta de las células oclusivas y el almidón se hidroliza en sacarosa, un soluto osmóticamente activo, que aumenta en concentración en las células oclusivas. Las estomas se cierran cuando el agua sale de las células oclusivas como resultado de un declive en la concentración de sacarosa, lo que ocurre conforme se acerca la noche. La sacarosa se convierte en almidón, que es osmóticamente inactivo.

CENGAGENOW™ **Aprenda más acerca de los tejidos de la hoja al hacer clic sobre la figura en CengageNOW.**

34.3 *(página 736)*

7 Discutir la transpiración y sus efectos sobre las plantas.

- La **transpiración** es la pérdida de vapor de agua por las partes aéreas de las plantas. La transpiración, que ocurre principalmente a través de las estomas, es afectada por factores ambientales como temperatura, viento y humedad relativa.
- La transpiración parece ser tanto benéfica como dañina para la planta; esto es: la transpiración representa una "negociación" entre el requisito de CO_2 para la fotosíntesis y la necesidad de conservar agua.

8 Distinguir entre transpiración y gutación.

- La **gutación**, la liberación de agua líquida de los bordes de la hoja de algunas plantas, ocurre a través de estructuras especiales cuando la transpiración es mínima y la humedad disponible en el suelo es elevada. En contraste, la transpiración es la pérdida de vapor de agua y ocurre principalmente a través de las estomas.

34.4 *(página 738)*

9 Definir la *abscisión foliar*, explicar por qué ocurre y describir los cambios fisiológicos y anatómicos que la preceden.

- La **abscisión** foliar es la pérdida de hojas que con frecuencia ocurre conforme el invierno se aproxima en los climas templados o al comienzo de la estación seca en los climas tropicales con estaciones húmeda y seca.
- La abscisión involucra cambios fisiológicos y anatómicos que ocurren antes de que la hoja caiga. Una **zona de abscisión** se desarrolla donde el peciolo se separa del tallo. Azúcares, aminoácidos y muchos minerales esenciales se transportan desde las hojas hacia otras partes de la hoja. La clorofila se descompone, y **carotenoides** y **antocianinas** se vuelven evidentes.

34.5 *(página 738)*

10 Mencionar al menos cuatro ejemplos de hojas modificadas y citar la función de cada una.

- Las **espinas** son hojas adaptadas para disuadir a los herbívoros. Algunos **zarcillos** son hojas modificadas para asir y sostenerse a otras estructuras (para sostener tallos débiles). Las **escamas de yema** son hojas modificadas para proteger tejido meristemático delicado o yemas latentes. Las **brácteas** son hojas modificadas asociadas con algunas inflorescencias. Los **bulbos** son cortos tallos subterráneos con hojas carnosas especializadas para almacenamiento. Muchas plantas adaptadas a condiciones áridas tienen hojas suculentas para almacenamiento de agua. Las plantas carnívoras tienen hojas modificadas para atrapar insectos.

EVALÚE SU COMPRENSIÓN

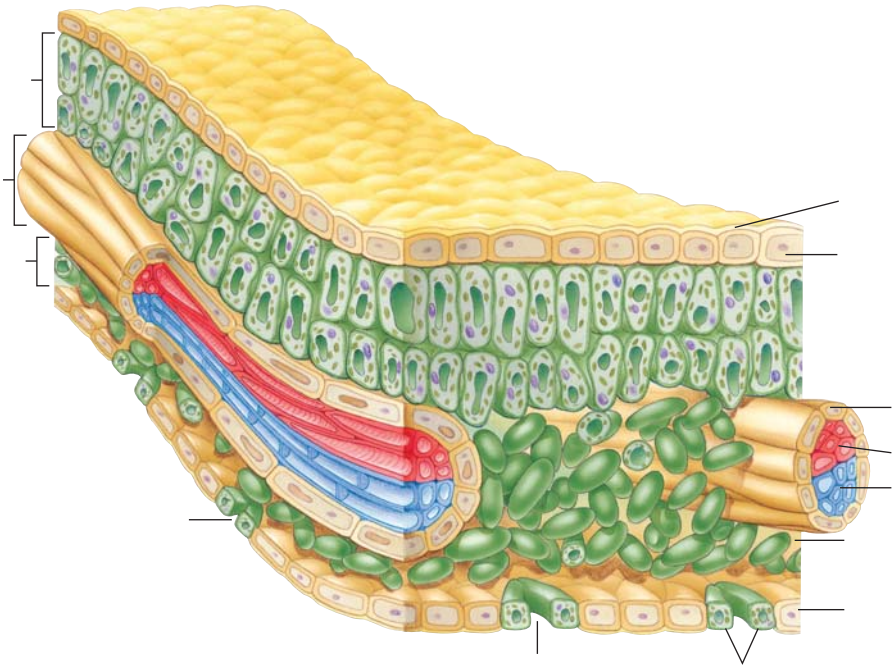
1. Las plantas con un arreglo foliar alterno tienen (a) láminas divididas en dos o más foliolos (b) venas principales que radian desde un punto (c) una hoja en cada nodo (d) venas principales que ramifican a todo lo largo de la nervadura media (e) dos hojas en cada nodo
2. La principal función del mesófilo esponjoso es (a) reducir la pérdida de agua de la superficie de la hoja (b) cambiar la forma de las células oclusivas (c) sostener la hoja para evitar que colapse bajo su propio peso (d) difundir gases dentro de la hoja (e) disuadir a los herbívoros
3. El intercambio de gases ocurre a través de poros microscópicos formados por dos (a) células subsidiarias (b) células de abscisión (c) células de mesófilo (d) células oclusivas (e) estípulas
4. La delgada capa no celular de cera segregada por la epidermis de las hojas es la (a) estoma (b) célula subsidiaria (c) tricoma (d) vaina de haz (e) cutícula
5. ¿Cuál de los siguientes *no* es una adaptación de las agujas de pino para conservar agua? (a) menos área superficial expuesta al aire que las hojas con lámina delgada (b) una cutícula relativamente gruesa (c) estomas hundidos (d) venas reticuladas en lugar de venas paralelas (e) tanto c como d no son adaptaciones de las agujas de pino
6. Cuando la transpiración es mínima, las plantas como los céspedes exudan el agua excesiva mediante (a) gutación (b) ritmo circadiano (c) abscisión (d) bombeo de H^+ fuera y K^+ adentro de células oclusivas (e) fotosíntesis
7. Al amanecer, la acumulación en las células oclusivas de la sustancia _____ osmóticamente activa produce un flujo de entrada de agua y la apertura del poro. (a) protones (b) almidón (c) ATP sintetasa (d) sacarosa (e) iones potasio
8. La apertura de estomas es más pronunciada en respuesta a luz _____. (a) verde (b) amarilla (c) azul (d) ultravioleta (e) infrarroja

9. Anatómicamente, la zona de abscisión donde un peciolo se separa de un tallo consiste en (a) células parenquimatosas de pared delgada con pocas fibras (b) células parenquimatosas de corcho con pared gruesa (c) grupos de fibras y hebras de colénquima (d) duras estípulas puntiagudas (e) células epidérmicas con estomas hundidas

10. Las hojas modificadas que permiten a un tallo escalar se llaman _____, mientras que las hojas modificadas que cubren las yemas invernales de una planta leñosa latente se llaman _____. (a) espinas; escamas (b) escamas; zarcillos (c) zarcillos; escamas (d) zarcillos; espinas (e) hojas carnívoras; espinas

11. En las hojas existe una "negociación" entre la fotosíntesis y la transpiración porque (a) numerosos poros de estoma proporcionan tanto intercambio de gases para la fotosíntesis como aberturas a través de las cuales escapa vapor de agua (b) una capa cerosa, la cutícula, reduce la pérdida de agua (c) luz azul dispara un flujo de entrada de iones potasio (K^+) hacia las células oclusivas (d) las hojas de las plantas deciduas se caen conforme el invierno se aproxima en los climas templados (e) los estomas se cierran durante la noche, aunque el agua sigue moviéndose hacia las raíces mediante ósmosis

12. Etiquete el siguiente diagrama. (Consulte la figura 34-4 para comprobar sus respuestas).



PENSAMIENTO CRÍTICO

1. Suponga que se le pide observar una micrografía de la sección transversal de una hoja y distinguir entre las epidermis superior e inferior. ¿Cómo tomaría esta decisión?

2. Dado que (a) el xilema se ubica hacia la epidermis superior en las venas de la hoja y el floema está hacia la epidermis inferior y (b) el tejido vascular de una hoja es continuo con el del tallo, sugiera un posible arreglo de tejidos vasculares en el tallo que puedan explicar el arreglo de tejido vascular en la hoja.

3. ¿Cuáles pueden ser algunas de las ventajas de una planta que tenga pocas hojas grandes? ¿Cuáles podrían ser algunas desventajas? ¿Cuáles podrían ser algunas ventajas de tener muchas hojas pequeñas? ¿Qué desventajas podría conllevar esto? ¿Cómo diferirían sus respuestas para plantas que crezcan en un ambiente húmedo, en comparación con las de un desierto?

4. **VÍNCULO CON LA EVOLUCIÓN.** ¿Por qué la selección natural favoreció la evolución de una abscisión foliar estacional en las plantas leñosas con flores que viven en climas más fríos? ¿Qué adaptaciones permiten a las coníferas sobrevivir a estos climas sin abscisión foliar?

5. **CIENCIA, TECNOLOGÍA Y SOCIEDAD.** Explique brevemente por qué la investigación del mecanismo molecular del cierre de estomas puede ser de uso futuro en agricultura.

CENGAGENOW™ **Preguntas adicionales están disponibles en CengageNOW en www.cengage.com/login.**

35 Estructura y transporte en el tallo

Gregory G. Dimijian, M.D./Photo Researchers, Inc.

Secuoyas gigantes en invierno. Las secuoyas gigantes (*Sequoiadendron giganteum*) son los árboles más grandes sobre la Tierra. Sus enormes tallos crecen hasta 75 m o más. Fotografiado en Sequoia National Park, California.

CONCEPTOS CLAVE

35.1 Los tejidos primarios (epidermis, córtex, médula, xilema y floema) de los tallos se desarrollan a partir de meristemas apicales de brote. Los tejidos secundarios (madera y corteza) de los tallos se desarrollan a partir de dos meristemas laterales, cámbium vascular y cámbium de corcho.

35.2 El concepto de potencial hídrico explica la dirección del transporte de agua hacia, a través y desde una planta. De acuerdo con el modelo tensión-cohesión, la transpiración lleva agua hacia arriba a través del tallo conforme el agua se evapora de las hojas por transpiración.

35.3 De acuerdo con el modelo presión-flujo, la sacarosa se convierte en la savia del floema desde la fuente, donde el azúcar baja por el floema, hasta el depósito, donde el azúcar se remueve del floema.

Una planta vascular vegetativa (que no se reproduce sexualmente) tiene tres partes: raíces, hojas y tallos. Como estudió en el capítulo 33, las raíces sirven para anclar la planta y absorber materiales del suelo, mientras que las hojas son principalmente para fotosíntesis, y convertir energía radiante en energía química de moléculas de carbohidratos. Los tallos, el tema de este capítulo, vinculan las raíces de una planta con sus hojas y por lo general se ubican sobre tierra, aunque muchas plantas tienen tallos subterráneos. Los tallos presentan formas diversas, que varían desde vides con forma de soga hasta troncos de árboles enormes (vea la fotografía). Pueden ser herbáceos, con tejidos blandos no leñosos, o pueden ser leñosos, con extensos tejidos duros de madera y corteza.

Los tallos realizan tres funciones principales en las plantas. Primero: los tallos de la mayoría de las especies sostienen las hojas y las estructuras reproductivas. La posición erguida de la mayoría de los tallos y la disposi-

ción de las hojas sobre ellos permiten que cada hoja absorba luz para usarla en la fotosíntesis. Las estructuras reproductivas (como flores y frutos) se localizan en tallos en áreas accesibles a insectos, aves y corrientes de aire, que transfieren polen de flor a flor y ayudan a dispersar semillas y frutos.

Segundo: los tallos proporcionan transporte interno. Conducen agua y minerales disueltos (nutrientes inorgánicos) desde las raíces, donde dichos materiales se absorben del suelo, hacia las hojas y otras partes de la planta. Los tallos también conducen el azúcar producido en las hojas mediante fotosíntesis hacia las raíces y otras partes de la planta. Sin embargo, recuerde que los tallos no son los únicos órganos vegetales que conducen materiales. El sistema vascular es continuo a través de todas las partes de una planta, y la conducción ocurre en raíces, tallos, hojas y estructuras reproductoras.

Tercero: los tallos producen nuevo tejido viviente. Siguen creciendo durante toda la vida de la planta y elaboran *yemas* que crecen hasta ser tallos con nuevas hojas y/o estructuras reproductoras. Además de las funciones de sostén, conducción y producción de nuevos tejidos de tallo, los tallos de algunas especies están modificadas para la reproducción asexual (vea el capítulo 37) o, si son verdes, para fabricar azúcar mediante fotosíntesis.

35.1 CRECIMIENTO Y ESTRUCTURA DEL TALLO

OBJETIVOS DE APRENDIZAJE

1. Identificar las secciones transversales de tallos de eudicotiledóneas y monocotiledóneas herbáceas, y describir las funciones de cada tejido.
2. Mencionar los dos meristemas laterales y describir los tejidos que surgen de cada uno.
3. Destacar la transición desde el crecimiento primario hacia el crecimiento secundario en un tallo leñoso.

Usted recordará del capítulo 33 que las plantas tienen dos tipos diferentes de crecimiento. El **crecimiento primario** es un aumento en longitud de una planta y ocurre en **meristemas apicales** ubicados en las puntas de las raíces y brotes y también dentro de las yemas de tallos. El **crecimiento secundario** es un aumento en la circunferencia (grosor) de una planta como resultado de la actividad de **meristemas laterales** ubicados dentro de tallos y raíces. Los nuevos tejidos formados por los meristemas laterales se llaman *tejidos secundarios* para distinguirlos de los *tejidos primarios* producidos por meristemas apicales.

Todas las plantas tienen crecimiento primario; algunas tienen crecimiento tanto primario como secundario. Los tallos que sólo presentan crecimiento primario son herbáceos, mientras que aquellos que tienen crecimiento tanto primario como secundario son leñosos. (Ciertos tallos herbáceos, como los del geranio y el girasol, también tienen una cantidad limitada de crecimiento secundario). Una planta leñosa aumenta en longitud mediante crecimiento primario en las puntas de sus tallos y raíces, mientras que sus tallos y raíces más viejos más atrás de las puntas aumentan en circunferencia mediante crecimiento secundario. En otras palabras, al mismo tiempo que el crecimiento primario es aumento en la longitud del tallo, el crecimiento secundario es agregar madera y corteza, lo que por lo tanto produce el engrosamiento del tallo.

Los tallos de las eudicotiledóneas y monocotiledóneas herbáceas difieren en estructura interna

Aunque en los tallos existe considerable variación estructural, todos poseen una cubierta protectora exterior (epidermis o peridermis), uno o más tipos de tejido fundamental y tejidos vasculares (xilema y floema). Considere primero la estructura de los tallos eudicotiledóneos herbáceos y luego los tallos monocotiledóneos.

Los haces vasculares de los tallos eudicotiledóneos herbáceos están ordenados en círculo en una sección transversal

Un tallo de girasol joven es un tallo eudicotiledóneo herbáceo representativo que muestra crecimiento primario (**FIGURA 35-1**). Su cubierta exterior, la **epidermis**, brinda protección en los tallos herbáceos, como lo hace en las hojas y las raíces herbáceas (vea la tabla 33-4 y la figura 33-5). La **cutícula**, una capa cerosa de *cutina*, cubre la epidermis del tallo y reduce la pérdida de agua de la superficie del tallo. Las **estomas** permiten el intercambio de gases. (Recuerde del capítulo 34 que cutícula y estomas también están asociadas con la epidermis foliar).

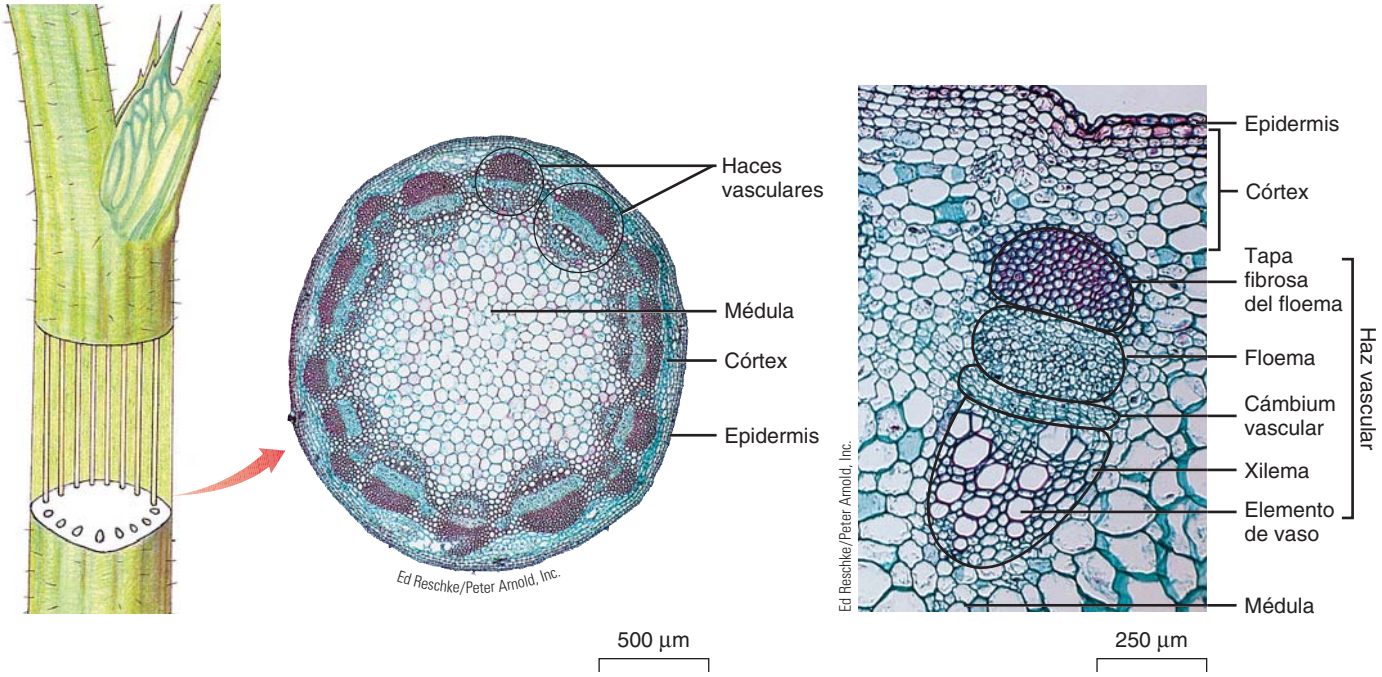
Dentro de la epidermis está el **córtex**, un cilindro de tejido fundamental que puede contener células de parénquima, colénquima y esclerénquima (vea la tabla 33-2 y la figura 33-3). Como podría esperarse a partir de los diversos tipos de células que contiene, el córtex en los tallos eudicotiledóneos herbáceos pueden tener varias funciones, como fotosíntesis, almacenamiento y sostén. Si un tallo es verde, la fotosíntesis ocurre en los cloroplastos de las células de parénquima cortical. El parénquima en el córtex también almacena almidón (en amiloplastos) y cristales (en vacuolas). Colénquima y esclerénquima en el córtex confieren fortaleza y sostén estructural para el tallo.

Los tejidos vasculares brindan conducción y sostén. En los tallos eudicotiledóneos herbáceos, los tejidos vasculares se ubican en haces que, cuando se ven en sección transversal, están ordenados en círculo. Sin embargo, vistos longitudinalmente, dichos haces se extienden como largas hebras a lo largo de un tallo y son continuos con los tejidos vasculares de raíces y hojas.

Cada haz vascular contiene tanto **xilema**, que transporta agua y minerales disueltos desde las raíces hasta las hojas, como **floema**, que transporta azúcar disuelta (vea la tabla 33-3 y la figura 33-4). El xilema se ubica en el lado interno del haz vascular, y el floema se encuentra hacia el exterior. Entre el xilema y el floema de algunos tallos herbáceos se encuentra una capa sencilla de células llamada *cámbium vascular*, un meristema lateral responsable del crecimiento secundario (que se estudia más adelante).

Dado que la mayoría de los tallos sostienen el cuerpo vegetal aéreo, son mucho más fuertes que las raíces. Las gruesas paredes de las traqueidas y los elementos de vaso en el xilema ayudan a dar sostén a la planta. En el xilema y el floema también se encuentran fibras, aunque por lo general son más extensas en el floema. Dichas fibras añaden fuerza considerable al tallo herbáceo. En los girasoles y algunos otros tallos eudicotiledóneos herbáceos, el floema contiene un grupo de fibras hacia el exterior del haz vascular, llamado **tapa fibrosa del floema**, que ayuda a dar fuerza al tallo. La tapa fibrosa del floema no está presente en todos los tallos eudicotiledóneos herbáceos.

La **médula** es un tejido fundamental en el centro del tallo eudicotiledóneo herbáceo que consiste en grandes células de parénquima con pared delgada que funcionan principalmente en almacenamiento. Debido a la distribución de los tejidos vasculares en haces, no hay una clara separación de córtex y médula entre los haces vasculares. Las áreas de



(a) Sección transversal del tallo de un girasol (*Helianthus annuus*). Observe los haces vasculares ordenados en círculo alrededor de la parte central de la médula.

(b) Acercamiento de un haz vascular. En cada haz, el xilema se ubica hacia el interior del tallo, y el floema hacia el exterior. Cada haz vascular está "cubierto" por un grupo de fibras para sostén adicional.

FIGURA 35-1 ***Animada*** **MO de un tallo eudicotiledóneo herbáceo**

parénquima entre los haces vasculares con frecuencia se conocen como **rayos medulares**.

Los haces vasculares están dispersos a lo largo de los tallos monocotiledóneos

Una epidermis con su cutícula cerosa cubre los tallos monocotiledóneos, como el tallo herbáceo del maíz. Como en los tallos eudicotiledóneos herbáceos, los tejidos vasculares corren en hebras a lo largo del tallo. En sección transversal, los haces vasculares contienen xilema hacia el interior y floema hacia el exterior. Sin embargo, en contraste con las eudicotiledóneas herbáceas, los haces vasculares de las monocotiledóneas no están ordenados en círculo sino que están dispersos a lo largo del tallo (**FIGURA 35-2**). Cada haz vascular está encerrado en una vaina de haz de células de esclerénquima de soporte. El tallo monocotiledóneo no tiene áreas distintivas de córtex y médula. El tejido fundamental en el que se incrustan los tejidos vasculares realiza las mismas funciones que el córtex y la médula en los tallos eudicotiledóneos herbáceos.

Los tallos monocotiledóneos no poseen meristemas laterales (cámbium vascular y cámbium de corcho) que originen crecimiento secundario. Las monocotiledóneas sólo tienen crecimiento primario y no producen madera ni corcho. Aunque algunas monocotiledóneas con forma de árbol (como las palmeras) logran tamaño considerable, lo hacen mediante una forma modificada de crecimiento primario en el que las células parenquimatosas se dividen y alargan. Los tallos de algunas monocotiledóneas (como el bambú y la palmera) contienen gran cantidad de tejido de esclerénquima, lo que las hace duras y con forma leñosa en apariencia.

Las plantas leñosas tienen tallos con crecimiento secundario

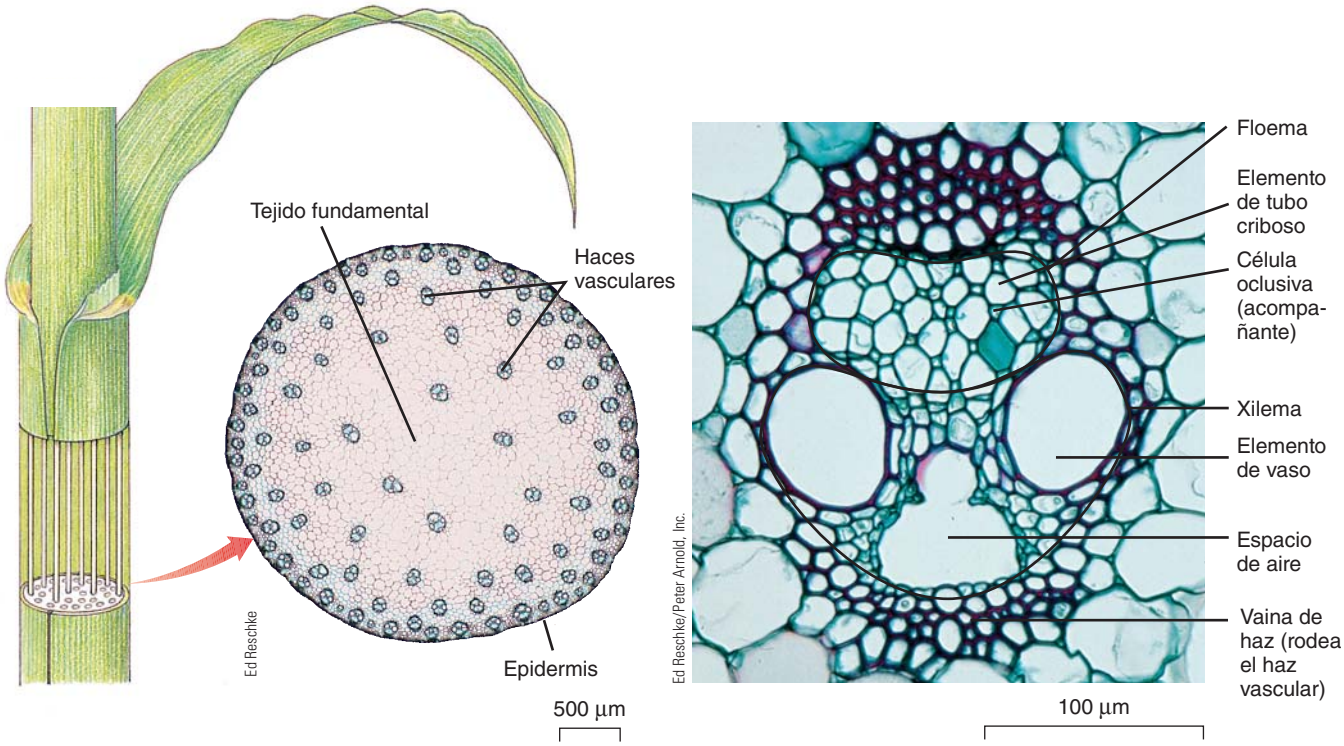
Las plantas leñosas experimentan crecimiento secundario, un aumento en la circunferencia de tallos y raíces. El crecimiento secundario ocurre como resultado de la actividad de dos meristemas laterales: cámbium vascular y cámbium de corcho. Entre las plantas con flores, sólo las eudicotiledóneas leñosas (como manzano, nogal y arce) tienen crecimiento secundario. Las gimnospermas que tienen conos (como pino, junípero y pícea) también tienen crecimiento secundario.

Las células en el **cámbium vascular** se dividen y producen dos tejidos conductores y de sostén: xilema secundario (madera) para sustituir el xilema primario y floema secundario (corteza interior) para sustituir el floema primario. Xilema y floema primarios no pueden transportar materiales indefinidamente y por lo tanto se sustituyen en las plantas que tienen vidas prolongadas.

Las células del meristema lateral exterior, llamado cámbium de corcho, se dividen y producen células de corcho y parénquima de corcho. El **cámbium de corcho** y los tejidos que produce se conocen de manera colectiva como **peridermis** (corteza exterior), que funciona como sustituto de la epidermis (vea la última MO en la tabla 33-4).

El cámbium vascular da lugar a xilema secundario y floema secundario

Los tejidos primarios en los tallos eudicotiledóneos leñosos están organizados como los de los tallos eudicotiledóneos herbáceos y el cámbium vascular, que es una delgada capa de células, está entre el xilema y



(a) Sección transversal de un tallo de maíz (*Zea mays*) que muestra haces vasculares dispersos a lo largo del tejido fundamental.

(b) Acercamiento de un haz vascular. El espacio de aire es el sitio donde se formaron los primeros elementos de xilema y más tarde se desintegraron. Todo el haz está encerrado en una vaina de haz de esclerénquima para sostén adicional.

FIGURA 35-2 ***Animada*** **MO de un tallo de monocotiledónea**

el floema en los haces vasculares. Una vez que comienza el crecimiento secundario, la estructura interna de un tallo cambia de manera considerable (**FIGURA 35-3**). Aunque el cámbium vascular inicialmente no es un cilindro continuo de células (porque los haces vasculares están separados mediante rayos medulares), se vuelve continuo cuando empieza la producción de tejidos secundarios. Esta continuidad se desarrolla porque ciertas células de parénquima en cada rayo medular conservan la capacidad de dividirse. Dichas células se conectan a células de cámbium vascular en cada haz vascular y forman un anillo completo de cámbium vascular.

Las células en el cámbium vascular se dividen y producen células hijas en dos direcciones. Las células formadas a partir del cámbium vascular que se divide se ubican o *en el interior* del anillo de cámbium vascular (para convertirse en xilema secundario, o madera) o *afuera* de él (para convertirse en floema secundario, o corteza interior) (**FIGURA 35-4**). Cuando una célula en el cámbium vascular se divide tangencialmente (hacia adentro o hacia afuera), una célula hija sigue siendo meristemática; esto es: sigue siendo parte del cámbium vascular. La otra célula puede dividirse nuevamente varias veces, pero con el tiempo deja de dividirse y se desarrolla hasta ser tejido secundario maduro. Por ende, el cámbium vascular es una delgada capa de células entre la madera y la corteza interior, los dos tejidos que él produce (**FIGURA 35-5**).

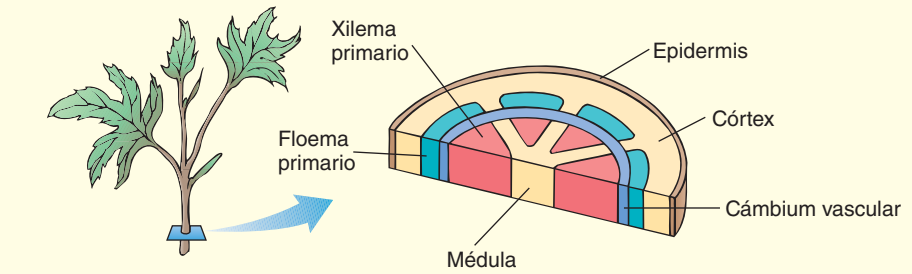
Conforme el tallo aumenta en circunferencia, también se incrementa el número de células en el cámbium vascular. Este aumento en células ocurre por una división radial ocasional de una célula de cámbium vascular, en ángulo recto con su dirección normal de división. En este caso, ambas células hijas son meristemáticas.

¿Qué ocurre con los tejidos primarios originales de un tallo una vez que se desarrolla crecimiento secundario? Conforme un tallo aumenta en grosor, cambia la orientación de los tejidos primarios originales. Por ejemplo, xilema secundario y floema secundario se colocan entre el xilema primario y el floema primario dentro de cada haz vascular. Por lo tanto, a medida que el cámbium vascular forma tejidos secundarios, el xilema primario y el floema primario en cada haz vascular se separan uno de otro. Los tejidos primarios ubicados afuera del cilindro de crecimiento secundario (esto es: floema primario, córtex y epidermis) están sujetos a las presiones mecánicas producidas por el crecimiento secundario y gradualmente se comprimen o destrozan y se desprenden.

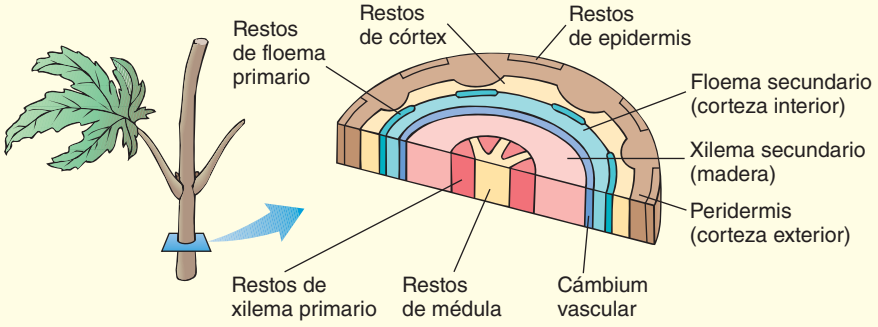
Los tejidos secundarios sustituyen los tejidos primarios en función. El xilema secundario conduce agua y minerales disueltos desde las raíces hasta las hojas en la planta leñosa. Contiene los mismos tipos de células que se encuentran en el xilema primario: traqueidas conductoras de agua y elementos de vaso, además de células de parénquima de xilema y fibras. El acomodo de los diferentes tipos de células en el xilema secundario produce las características distintivas de la madera de cada especie.

El floema secundario conduce azúcar disuelta desde su lugar de fabricación o de descomposición de almidón hasta un lugar de uso y almacenamiento. Los mismos tipos de células que se encuentran en el floema primario (elementos de tubo criboso, células oclusivas, células parenqui-

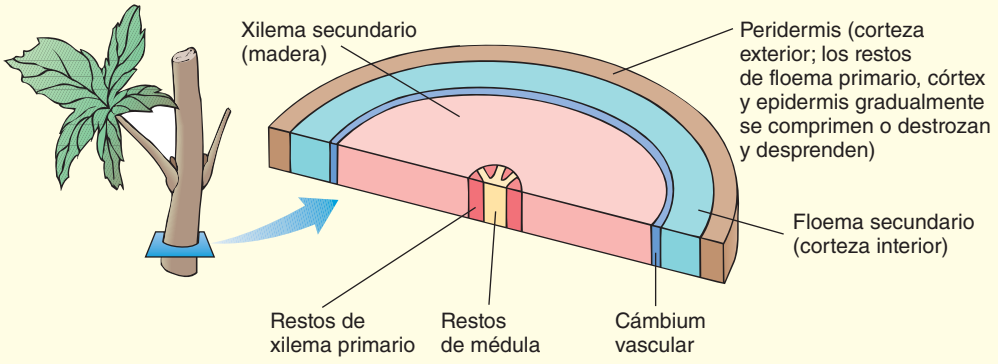
PUNTO CLAVE Los tallos de muchas plantas experimentan crecimiento secundario para aumentar en circunferencia.



1 En el inicio del crecimiento secundario, el cámbium vascular surge en el parénquima entre los haces vasculares (esto es: en los rayos medulares) y forma un cilindro de tejido meristemático (*círculo azul en sección transversal*).



2 El cámbium vascular comienza a dividirse y forma xilema secundario en el interior y floema secundario en el exterior.



3 Tallo leñoso joven. El cámbium vascular produce significativamente más xilema secundario que floema secundario.

FIGURA 35-3 Desarrollo de crecimiento secundario

El cámbium vascular y los tejidos que produce se muestran en sección transversal; el cámbium de corcho no se muestra. (Las figuras cambian en escala debido a limitaciones de espacio; en realidad, en los tres diagramas, médula y xilema primario tienen el mismo tamaño, pero el cambio en escalas hace que dichos tejidos parezcan encogerse en cada diagrama sucesivo).

matosas de floema y fibras) también se ubican en el floema secundario, aunque éste por lo general tiene más fibras que el floema primario.

Xilema y floema secundarios transportan agua, minerales y azúcar de manera vertical a todo el cuerpo vegetal leñoso. Sin embargo, los materiales también deben moverse en forma horizontal (lateralmente). El movimiento lateral ocurre a través de **rayos**, que son cadenas de células de parénquima que radian desde el centro del tallo o raíz leñosos (vea la figura 35-5). El cámbium vascular forma rayos, que con frecuencia son continuos desde el xilema secundario hacia el floema secundario. El agua y los minerales disueltos se transportan lateralmente a través de rayos, desde el xilema secundario hacia el floema secundario. Del mismo modo, los rayos forman vías para el transporte lateral de azúcar disuelta, desde el floema secundario hacia el xilema secundario, y de productos de desecho hacia el centro, o corazón, del árbol (que se estudia más adelante).

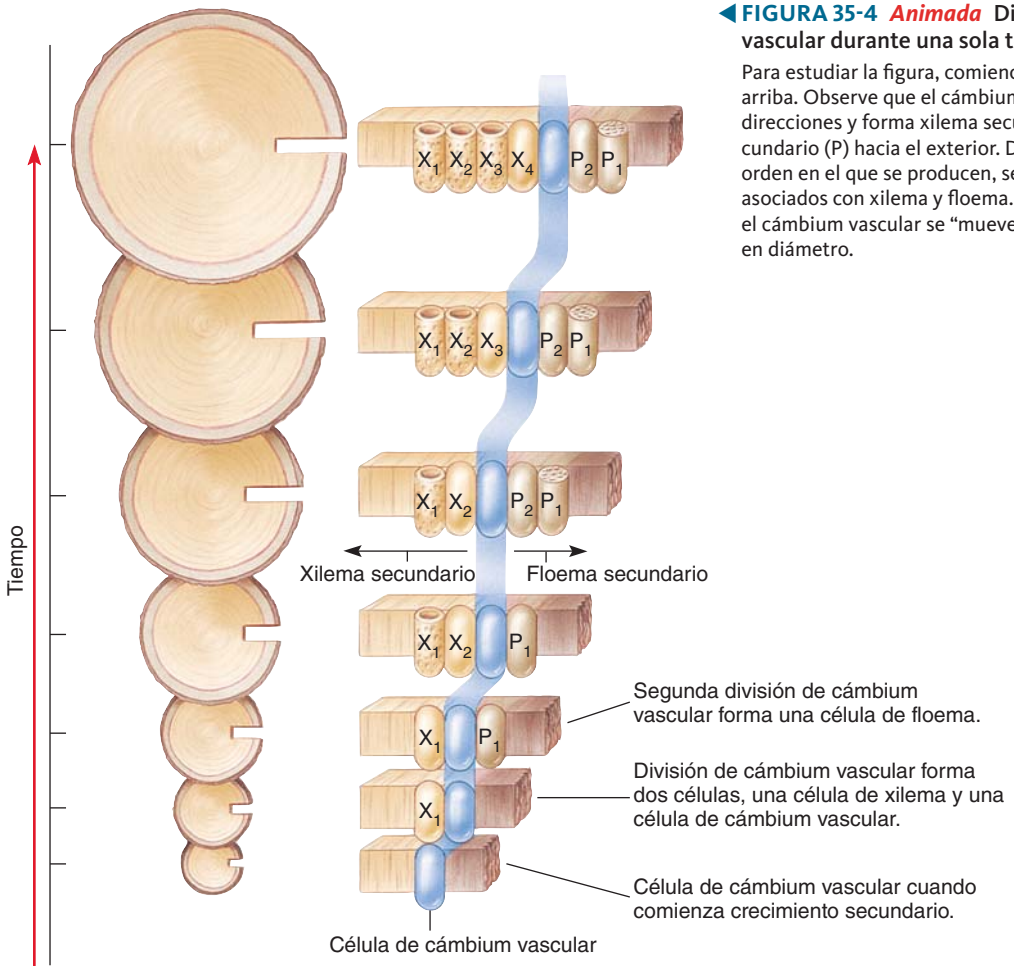


FIGURA 35-4 ***Animada*** **Divisiones de una célula de cámbium vascular durante una sola temporada de crecimiento**

Para estudiar la figura, comience en la parte inferior y avance hacia arriba. Observe que el cámbium vascular (*la célula azul*) se divide en dos direcciones y forma xilema secundario (X) hacia el interior y floema secundario (P) hacia el exterior. Dichas células, que están numeradas en el orden en el que se producen, se diferencian en tipos de células maduros asociados con xilema y floema. Conforme se acumula xilema secundario, el cámbium vascular se "mueve" hacia afuera y el tallo leñoso aumenta en diámetro.

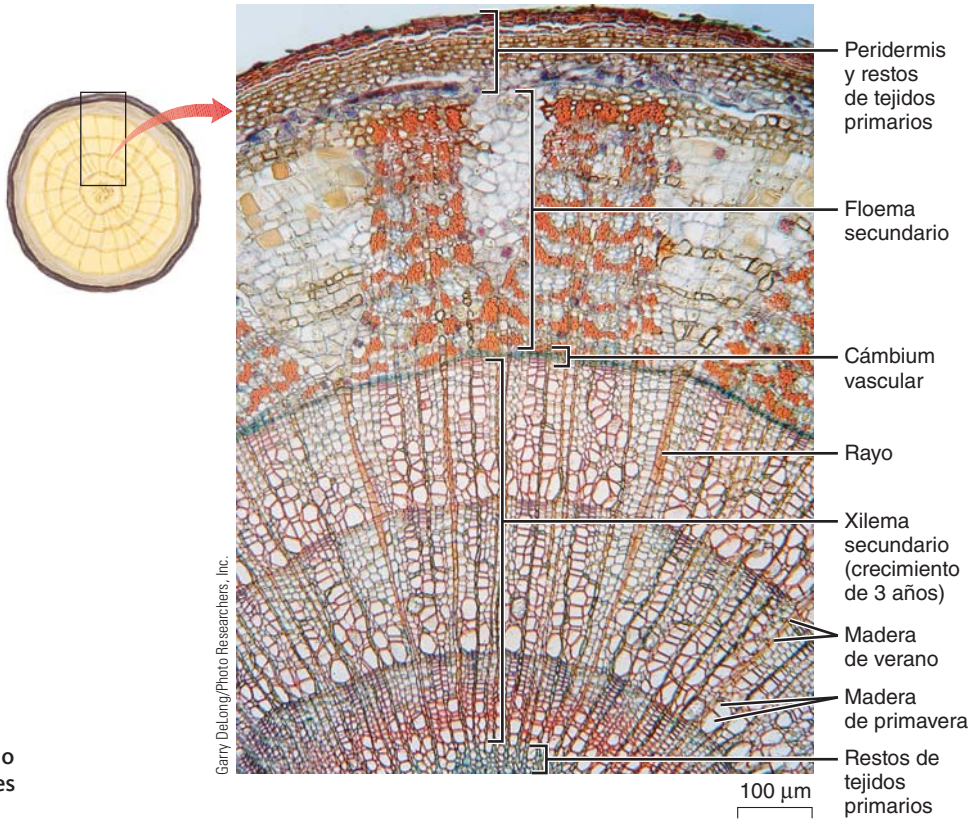


FIGURA 35-5 **MO de una porción de tallo de tilo americano (*Tilia americana*) de tres años de edad, en sección transversal.**

El cámbium de corcho produce peridermis

El cámbium de corcho, que por lo general surge a partir de células de parénquima en el córtex exterior, produce **peridermis**, el reemplazo funcional de la epidermis. El cámbium de corcho es o un cilindro continuo de células en división (similar al cámbium vascular) o una serie de arcos de células meristemáticas que se traslapan y se forman a partir de células parenquimatosas en capas sucesivamente más profundas del córtex y, a la larga, floema secundario. La variación en cámbium de corcho y sus tasas de división explican por qué la corteza exterior de algunas especies de árboles está fisurada (como en el roble bur), rugosa y lanuda (jicoria ovada), escamosa (pino de Noruega), o lisa y desconchada (abedul papirífero).

Como es cierto para el cámbium vascular, el cámbium de corcho se divide para formar nuevos tejidos en dos direcciones: hacia su interior y hacia su exterior. Las células de corcho, formadas hacia el exterior del cámbium de corcho, mueren en la madurez y tienen paredes que contienen capas de *suberina* y ceras, lo que las hace impermeables. Estas células de corcho protegen el tallo leñoso contra lesiones mecánicas, incendios leves, ataques de insectos y hongos, temperaturas extremas y pérdida de agua. Hacia su interior, el cámbium de corcho en ocasiones forma células parenquimatosas de corcho que almacenan agua y gránulos de almidón. El parénquima de corcho tiene un grosor de una a varias células, mucho más delgada que la capa de células de corcho.

Las células de corcho son impermeables al agua y los gases, aunque las células internas vivas del tallo leñoso requieren oxígeno y deben intercambiar gases con la atmósfera circundante. Conforme un tallo engruesa a partir del crecimiento secundario, muere la epidermis, que incluye estomas que intercambian gases para el tallo herbáceo. Las estomas se sustituyen por **lenticelas**, que permiten el intercambio de gases a través de la peridermis (**FIGURA 35-6**).

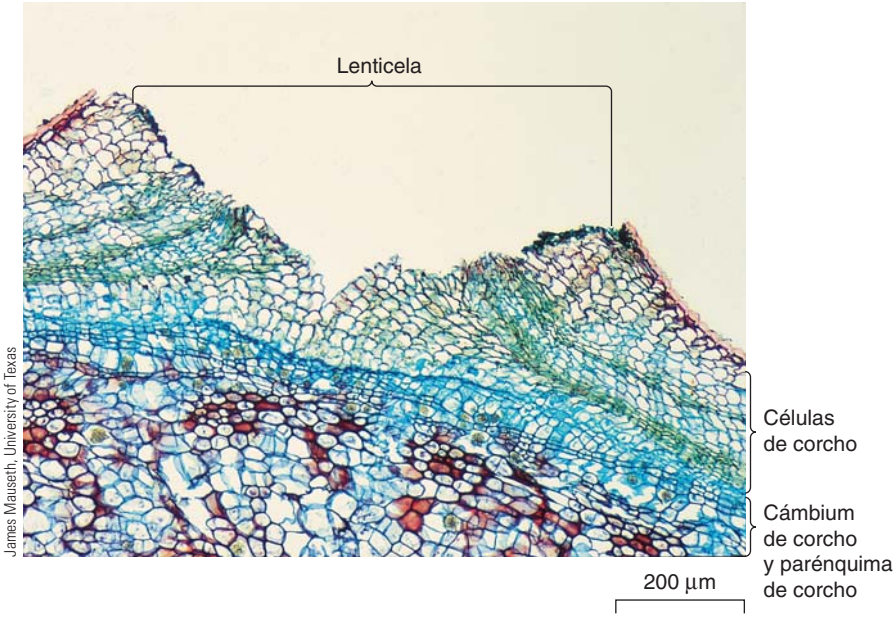


FIGURA 35-6 **MO de peridermis de tallo, que muestra una lenticela**
La epidermis está rota debido a la proliferación de células de corcho distribuidas holgadamente en la lenticela. Tomada del corcho del tallo de aristoloquia (*Aristolochia elegans*).

Las ramas leñosas de los árboles deciduos tienen rasgos característicos en invierno

Un *vástago* leñoso es aquella parte de una rama producida durante la real temporada de crecimiento. Los vástagos tienen **yemas**, que son brotes embrionarios. Una **yema terminal** es el brote embrionario ubicado en la punta de un tallo. El meristema apical latente (que no crece de manera activa) de una yema terminal está cubierto y protegido por una capa exterior de **escamas de yema**, que son hojas modificadas (vea la figura 34-14C). Las **yemas axilares**, también llamadas **yemas laterales**, se ubican en las axilas de las hojas de una planta (vea la figura 34-1). Una *axila* es el ángulo superior entre una hoja y el tallo al que está unida. Cuando crecen las yemas terminal y axilar, forman ramas que tienen hojas y/o flores. El área sobre un tallo donde se une cada hoja se llama **nodo**, y la región entre dos nodos sucesivos es un **internodo**.

Para demostrar ciertas características estructurales del tallo, es posible usar una rama leñosa de un árbol deciduo que haya perdido sus hojas, como se muestra en la **FIGURA 35-7**. Las escamas de yema cubren la yema terminal y protegen su delicado meristema apical durante la latencia. Cuando la yema reanuda su crecimiento, las escamas de yema que cubren la yema terminal se desprenden, lo que deja **cicatrices de escama de yema** sobre el tallo donde estaban unidas. Puesto que las plantas leñosas de zona templada forman yemas terminales al final de la temporada de crecimiento de cada año, el número de conjuntos de cicatrices de escamas de yema sobre un vástago indica su edad. Una **cicatriz de hoja** muestra dónde estaba unida cada hoja sobre el tallo; el patrón de cicatrices de hoja puede usarse para determinar la distribución de las hojas sobre un tallo: alternado, opuesto o en espiral (vea la figura 34-2b). El tejido vascular (conductor) que se extiende desde el tallo hacia la hoja forma **cicatrices de haz** dentro de una cicatriz de hoja. Las yemas axilares pueden encontrarse arriba de las cicatrices de hojas. Además, la corteza de un vástago leñoso tiene lenticelas, que parecen pequeñas motas sobre la corteza de un vástago.

Los términos comunes asociados con la madera se basan en la estructura vegetal

Si usted alguna vez examinó diferentes tipos de madera, pudo observar que algunos árboles tienen madera con dos colores diferentes (**FIGURA 35-8**). El xilema secundario funcional, la parte que conduce agua y minerales disueltos, es la *albura*, una delgada capa de madera más joven y con color más claro que está más cerca de la corteza. El *duramen*, la madera más vieja en el centro del árbol, usualmente es de un rojo pardusco. Un examen microscópico del duramen revela que sus vasos y traqueidas están taponados con pigmentos, taninos, gomas, resinas y otros materiales, por lo tanto, el duramen ya no funciona en la conducción sino que, en vez de ello, lo hace como sitio de almacenamiento para productos de desecho. Puesto que es más denso que la albura, el duramen proporciona soporte estructural a los árboles. Cierta evidencia sugiere que el duramen también es más resistente al decaimiento.

Casi todo el mundo ha escuchado acerca de la madera dura y la madera blanda. En términos botánicos, la *madera dura* es la madera de las plantas con flores y la *madera blanda* es la madera de las coníferas

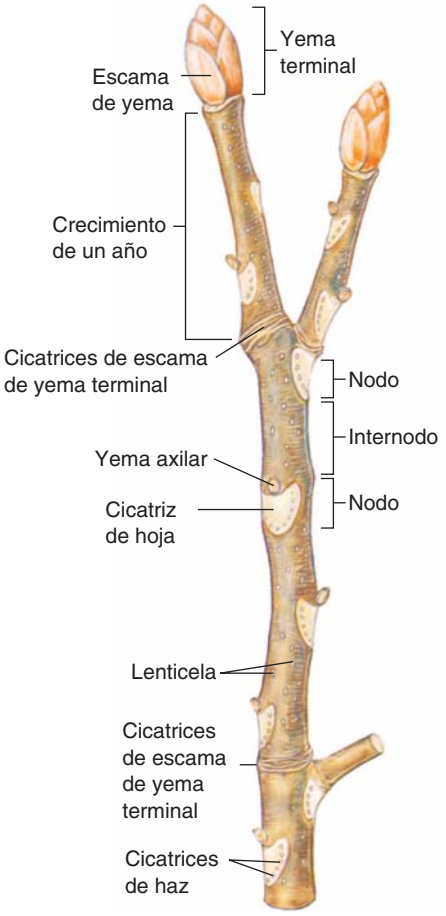


FIGURA 35-7 ***Animada*** **Estructura externa de una rama leñosa en su condición invernal**

La edad de una rama leñosa puede determinarse por el número de conjuntos de cicatrices de escama de yema (no se cuentan las ramas laterales). ¿Cuál es la edad de esta rama? ¿Puede señalar algún vástago?

FIGURA 35-8 Duramen y albura

La madera de los árboles más viejos consiste en un denso duramen central y una capa exterior de albura. La albura es el xilema funcional que conduce agua y minerales disueltos. Los anillos anuales en el duramen son muy notorios.

(gimnospermas que tienen conos). La madera del pino y de otras coníferas por lo general carece de fibras (con sus gruesas paredes celulares secundarias) y elementos de vaso; las células conductoras en las gimnospermas son las traqueidas. Estas diferencias celulares por lo general hacen que la madera de las coníferas sea más blanda que la madera de las plantas con flores, aunque existe una variación sustancial de una especie a otra. El árbol balsa, por ejemplo, es una planta con flores cuya madera blanda extremadamente ligera se usa para elaborar modelos de aviones.

Las plantas leñosas que crecen en climas templados donde hay un período de crecimiento (durante primavera y verano) y un período de latencia (durante invierno) muestran *anillos anuales*, círculos concéntricos que se encuentran en secciones transversales de la madera. Para determinar la edad de un tallo leñoso en la zona templada, simplemente cuente los anillos anuales. En los trópicos, condiciones ambientales, en particular los patrones de precipitación estacionales o de todo el año, determinan la presencia o ausencia de anillos, de modo que los anillos no son un método confiable para determinar la edad de la mayoría de los árboles tropicales.

El examen de los anillos anuales con una lupa no revela "anillos", o líneas, reales que separen el crecimiento de un año del siguiente. La apariencia de un anillo en sección transversal se debe a diferencias en tamaño celular y grosor de pared celular entre el xilema secundario formado al final del crecimiento del año anterior y el que se formó al comienzo del crecimiento del año siguiente. En la primavera, cuando el agua es abundante, la madera formada por el cámbium vascular tiene células conductoras (traqueidas y elementos de vaso) de gran diámetro y pocas fibras y se le llama adecuadamente *madera de primavera* o *madera temprana* (vea la figura 35-5). Conforme avanza el verano y el agua es menos abundante, la madera formada, conocida como *madera de verano* o *madera tardía*, tiene células conductoras más estrechas y muchas fibras. Es esta diferencia en tamaño celular entre la madera de verano de un año y la madera de primavera del año siguiente la que da la apariencia de anillos.

El análisis de los anillos de un árbol brinda útil información científica

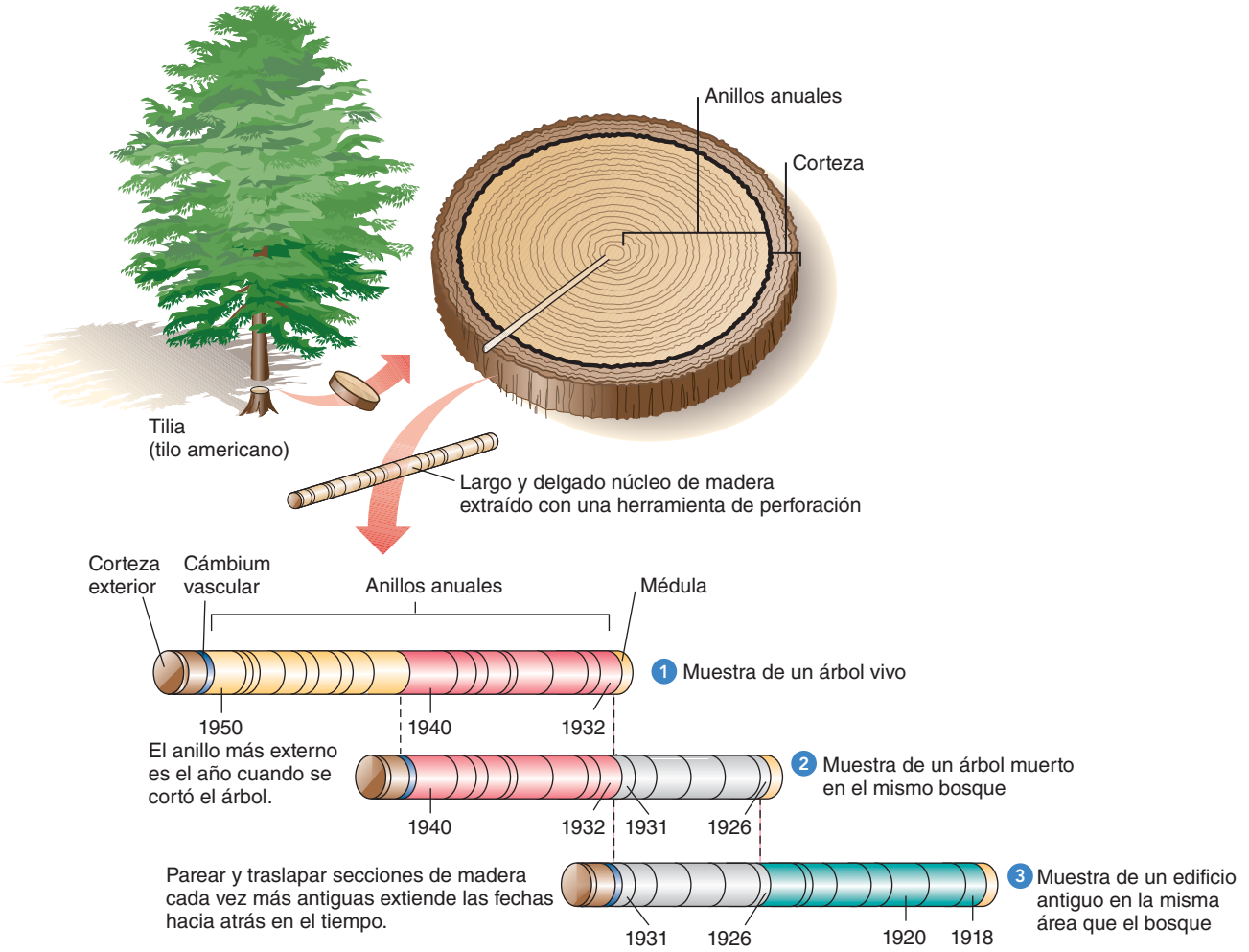
En los climas templados, el número de anillos anuales indica la edad de un árbol. El tamaño de cada anillo varía dependiendo de condiciones climatológicas locales. En ocasiones la variación puede atribuirse a un solo factor ambiental, y patrones similares aparecen en los anillos de diferentes especies a lo largo de grandes áreas geográficas. Por ejemplo, años con precipitación adecuada producen anillos de crecimiento más anchos, y años de sequía producen anillos más estrechos. Es posible estudiar secuencias de anillo que tengan muchos miles de años de antigüedad al construir una *cronología maestra*, una muestra completa de anillos que se remonten lo más lejos posible (**FIGURA 35-9**).

La **dendrocronología**, el estudio de los detalles visibles y microscópicos de los anillos de árbol, se usa ampliamente en muchos campos. El análisis de anillos de árbol ayudó a datar sitios prehistóricos nativoamericanos en el suroeste. Por ejemplo, al usar análisis de anillos de árbol, científicos determinaron que Cliff Palace en el parque nacional Mesa Verde databa del año 1073. El análisis de anillos de árbol también es útil en ecología (para estudiar cambios en una comunidad boscosa a través del tiempo), ciencias ambientales (para estudiar los efectos de la contaminación del aire sobre el crecimiento arbóreo) y geología (para datar terremotos y erupciones volcánicas).

MÉTODO DE INVESTIGACIÓN

¿Por qué se utiliza?

Al relacionar los anillos de una muestra de madera de edad desconocida con la cronología maestra, los investigadores pueden determinar con precisión la edad de la muestra. El análisis de anillos de árbol brinda información útil en varios campos, como en la datación de sitios prehistóricos, para estudiar patrones climatológicos del pasado, y para datar grandes terremotos prehistóricos.



¿Cómo se hace esto?

Con piezas de madera progresivamente más antiguas de la misma área geográfica se elabora una cronología maestra. Un pequeño núcleo de madera se extrae del tronco de un árbol vivo. Los anillos más antiguos (hacia el centro del árbol) se parean con los anillos más jóvenes (hacia el exterior) de un árbol más viejo, acaso uno muerto en el bosque. La cronología maestra se remonta hacia atrás en el tiempo al traslapar secuencias de anillos coincidentes de secciones de madera cada vez más vieja, incluso la que se encuentra en viviendas prehistóricas. En la actualidad, la cronología maestra más larga, de pinos de Colorado en el occidente de Estados Unidos, se remonta a casi 9000 años. El pareado de anillos, alguna vez una tarea tediosa y laboriosa, se realiza actualmente con computadoras.

FIGURA 35-9 Cómo se analizan los anillos de árbol

Los climatólogos usan cada vez más la datación con anillos de árbol para estudiar patrones climatológicos pasados. Los anillos anuales de ciertas especies de árboles que crecen a grandes elevaciones son sensibles a variaciones de temperatura anuales; los anillos de estos árboles son más anchos en años cálidos y más estrechos en años fríos. El estudio de los anillos de árbol a través de largos períodos ayuda a los investigadores a determinar el patrón natural de fluctuaciones de temperatura globales. Esta información es particularmente importante debido a preocupaciones acerca de la influencia humana sobre el clima global.

Aunque los científicos generalmente están de acuerdo en que la Tierra se calentó en años recientes, no están seguros de cuánto del calentamiento reciente es el resultado de la influencia humana en lugar de

la variabilidad climática natural. Para ayudar a responder esta pregunta vital, científicos europeos elaboran en la actualidad una cronología maestra de 10,000 años que ayudará a reconstruir temperaturas anuales a través de Europa y Asia del norte desde el final de la última glaciación.

Repaso

- En sección transversal, ¿cómo difiere la distribución del tejido vascular en los tallos eudicotiledóneos y los tallos monocotiledóneos primarios?
- ¿Cuál es la diferencia entre cámbium vascular y cámbium de corcho? ¿Qué tejidos surgen del cámbium vascular? ¿Del cámbium de corcho?
- ¿Qué ocurre con los tejidos primarios de un tallo cuando ocurre crecimiento secundario?
- ¿Cómo se forman los anillos de crecimiento en los tallos leñosos?
- ¿Cuál es la diferencia entre yemas terminales y axilares?

35.2 TRANSPORTE DE AGUA

OBJETIVOS DE APRENDIZAJE

4 Describir la ruta de movimiento de agua en las plantas.
5 Definir *potencial hídrico*.
6 Explicar los papeles de tensión-cohesión y de presión radical como mecanismos responsables para el ascenso de agua y minerales disueltos en el xilema.

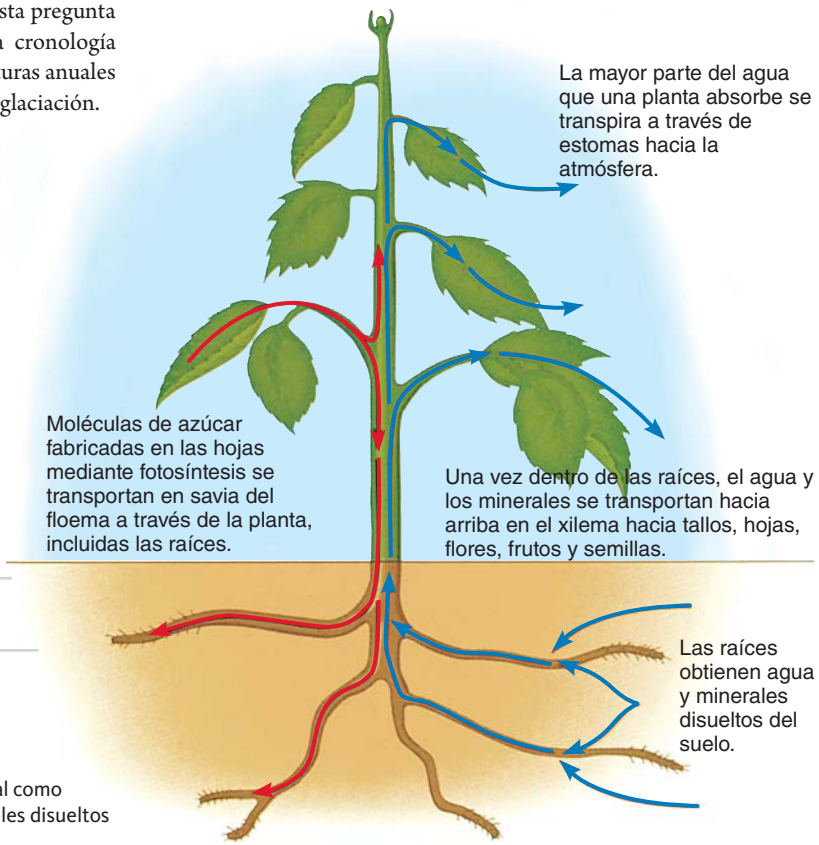


FIGURA 35-10 ***Animada*** **Vista general del transporte en plantas vasculares**

El transporte en el xilema se explica en el lado derecho de la figura (comience en el fondo y avance hacia arriba), mientras que el transporte en el floema está en el lado izquierdo.

Ahora que estudió la estructura del tallo y los crecimientos primario y secundario, examinará el transporte interno en el sistema vascular de la planta (**FIGURA 35-10**). Las raíces obtienen agua y minerales disueltos del suelo. Una vez dentro de las raíces, dichos materiales se transportan hacia arriba a los tallos, hojas, flores, frutos y semillas. Más aún: moléculas de azúcar se transportan desde su lugar de fabricación o de descomposición de almidón a lo largo del cuerpo de la planta, incluso hacia las raíces subterráneas. Agua y minerales disueltos se transportan desde las raíces hacia otras partes de la planta en el xilema, mientras que el azúcar disuelto se **transloca** en el floema.

El transporte en xilema y la translocación en floema no se parecen al movimiento de materiales en los animales porque en las plantas nada *circula* en un sistema de vasos. Agua y minerales, transportados en el xilema, viajan solamente en una dirección (hacia arriba), mientras que la translocación del azúcar disuelto puede ocurrir hacia arriba o hacia abajo en células de floema separadas. Además, el transporte en el xilema y la translocación en el floema difieren de la circulación interna en los animales porque el movimiento tanto en xilema como en floema es impulsado por procesos físicos naturales más que por un órgano de bombeo, o corazón.

¿Cómo viajan los materiales en el sistema continuo de tejidos vasculares de la planta? Primero examinará el agua y su movimiento a través de la planta, y más tarde estudiará la translocación del azúcar disuelto.

En el xilema se transportan agua y minerales

El agua inicialmente se mueve de manera horizontal hacia las raíces desde el suelo, y pasa a través de varios tejidos hasta que llega al xilema. Una vez que el agua se mueve hacia las traqueidas y elementos de vaso del xilema radicular, viaja hacia arriba a través de una red continua de estas células huecas muertas desde la raíz hacia el tallo hasta la hoja. Los minerales disueltos se transportan de manera pasiva en el agua. La planta no gasta energía propia para transportar agua, que se mueve como resultado de procesos físicos naturales. El transporte de savia en el xilema es el más rápido de cualquier movimiento de materiales en las plantas (**TABLA 35-1**).

TABLA 35-1 Tasas de transporte en xilema y floema para plantas seleccionadas

Planta	Tasa máxima en xilema (cm/min)	Tasa máxima en floema (cm/min)
Conífera	2	0.8
Eudicotiledónea leñosa	73	2
Eudicotiledónea o monocotiledónea herbácea	100	2.8–11
Enredadera herbácea	250	1.2

Fuente: Adaptado de Mauseth, J. D., *Botany: An Introduction to Plant Biology*, 2a. ed. Saunders College Publishing, Philadelphia, 1995.

Nota: Las tasas de xilema y floema son de diferentes plantas dentro de cada grupo general y sólo deben usarse con propósitos comparativos.

¿Cómo se mueve el agua hacia la parte superior de la planta? O se empuja desde el fondo de la planta o se jala desde la parte superior de la planta. Aunque las plantas usan ambos mecanismos, la evidencia actual indica que la mayor parte del agua se transporta a través de xilema al jalarse hacia la parte superior de la planta.

El movimiento del agua puede explicarse mediante una diferencia en el potencial hídrico

Para entender cómo se mueve el agua, es útil introducir el **potencial hídrico**, que se define como la **energía libre** del agua (vea el capítulo 7). El potencial hídrico (Ψ_w), representado por la letra griega psi mayúscula, es importante en la fisiología vegetal porque es una medida de la capacidad de una célula para absorber agua mediante ósmosis. (Recuerde del capítulo 5 y de la figura 5-12 que **ósmosis** es un tipo especial de difusión que involucra el movimiento neto de agua a través de una membrana selectivamente permeable desde una región de mayor concentración hacia una región de menor concentración). El potencial hídrico ofrece una medida de la tendencia del agua a evaporarse de las células.

El potencial hídrico del agua pura por convención se establece en 0 megapascales (MPa) porque no puede medirse en forma directa. (Un megapascal es una unidad de presión igual a aproximadamente 10.2 kg/cm^2.) Sin embargo, los botánicos pueden medir diferencias en la energía libre de las moléculas de agua en distintas situaciones. Cuando los solutos se disuelven en agua, la energía libre del agua disminuye. Los solutos inducen **hidratación**, en la que las moléculas de agua rodean iones y moléculas polares, y las mantienen en disolución al evitar que se junten (vea la figura 2-10). La asociación de moléculas de agua con las moléculas hidratadas y los iones reduce el movimiento de las moléculas de agua, lo que reduce su energía libre. Por ende, los solutos disueltos bajan el potencial hídrico a un número negativo. El agua se mueve desde una región de mayor potencial hídrico (menos negativo) a una región de menor potencial hídrico (más negativo).

El potencial hídrico del suelo varía, dependiendo de cuánta agua contiene. Cuando un suelo es extremadamente seco, su potencial hídrico es muy bajo (muy negativo). Cuando un suelo es más húmedo, su potencial hídrico es mayor, aunque todavía tiene un valor negativo porque minerales disueltos están presentes en concentraciones diluidas (**TABLA 35-2**).

El potencial hídrico en las células radicales también es negativo debido a la presencia de solutos disueltos. Las raíces contienen más materiales disueltos que el agua del suelo, a menos que el suelo sea extremadamente seco. Esto significa que, bajo condiciones normales, el potencial hídrico de la raíz es más negativo que el potencial hídrico del suelo. En consecuencia, el agua se mueve por ósmosis desde el suelo hacia la raíz.

TABLA 35-2 Valores de potencial hídrico (Ψ_w) representativos*

Partes vegetales y el ambiente circundante	Potenciales hídricos en megapascales (MPa)
Atmósfera cerca de hojas	−80.0
Interior de la hoja	−1.5
Xilema de tallo	−0.7
Interior de la raíz	−0.4
Agua del suelo	−0.1

*Los valores reales varían enormemente, dependiendo de factores ambientales como concentración de soluto, presión hidrostática y gravedad.

De acuerdo con el modelo tensión-cohesión, el agua es jalada arriba de un tallo

En 1896, el botánico irlandés Henry Dixon propuso el modelo tensión-cohesión para explicar el ascenso del agua contra la fuerza de gravedad. Aunque inicialmente se topó con demasiado escepticismo en la comunidad científica, este modelo soportó la prueba del tiempo. De acuerdo con el **modelo tensión-cohesión**, también conocido como el **modelo transpiración-cohesión**, el agua es jalada arriba de la planta como resultado de una *tensión* producida en la parte superior de la planta (**FIGURA 35-11**). Esta tensión, que parece a la producida cuando se bebe un líquido a través de una pajilla (popote), es causada por el tirón evaporador de la transpiración. Recuerde del capítulo 34 que la **transpiración** es la evaporación de vapor de agua de las plantas.

La mayor parte del agua perdida por la transpiración tiene lugar a través de estomas, los numerosos poros microscópicos presentes en las superficies de hojas y tallos. El vapor de agua se difunde a través de las estomas hacia una *capa frontera* de aire quieto adyacente a la superficie foliar. La capa de frontera es más gruesa cuando el viento está tranquilo que cuando viene en ráfagas; una capa frontera más gruesa resulta en una tasa más lenta de transpiración.

La tensión se extiende desde las hojas, donde ocurre la mayor parte de la transpiración, baja los tallos y se dirige hacia las raíces. Lleva agua arriba por el xilema del tallo hacia las células de las hojas que perdieron agua como resultado de la transpiración y tira del agua desde el xilema de la raíz hacia el xilema del tallo. Conforme el agua se lleva hacia arriba, agua adicional del suelo se extrae hacia las raíces. En consecuencia, la ruta del movimiento del agua es la siguiente:

suelo ⟶ tejidos radicales (epidermis, córtex, etcétera) ⟶ xilema radicular ⟶ xilema de tallo ⟶ xilema foliar ⟶ mesófilo foliar ⟶ atmósfera

Este tirón hacia arriba del agua es posible sólo en tanto haya una columna no rota de agua en el xilema a lo largo de toda la planta. El agua forma una columna sin interrupciones en el xilema debido a la *cohesión* de las moléculas de agua. Recuerde del capítulo 2 que las moléculas de agua son **cohesivas**, esto es: se atraen fuertemente unas a otras, debido a los **enlaces hidrógeno**. Además, la **adhesión** del agua a las paredes de las células de xilema, también resultado de los enlaces hidrógeno, es un importante factor en el mantenimiento de una columna ininterrumpida de agua. Por lo tanto, las propiedades cohesiva y adhesiva del agua le permiten formar una columna continua que puede ser tirada a través del xilema.

El movimiento de agua en el xilema mediante el mecanismo tensión-cohesión puede explicarse en términos de potencial hídrico. La atmósfera tiene un potencial hídrico extremadamente negativo. Por ejemplo, aire con una humedad relativa de 50% tiene un potencial hídrico de −100 MPa; incluso el aire húmedo a una humedad relativa de 90% tiene un potencial hídrico negativo de −13 MPa. En consecuencia, existe un gradiente de potencial hídrico desde lo menos negativo (el suelo) hacia arriba a través de la planta hasta lo más negativo (la atmósfera). Este gradiente literalmente tira del agua desde el suelo hacia arriba a través de la planta.

Aunque el modelo tensión-cohesión se propuso por primera vez hacia finales del siglo XIX, evidencia experimental concluyente para apoyar este mecanismo no se obtuvo sino hasta finales de la década de 1990 y

PUNTO CLAVE La transpiración es la fuerza impulsora del modelo tensión-cohesión.

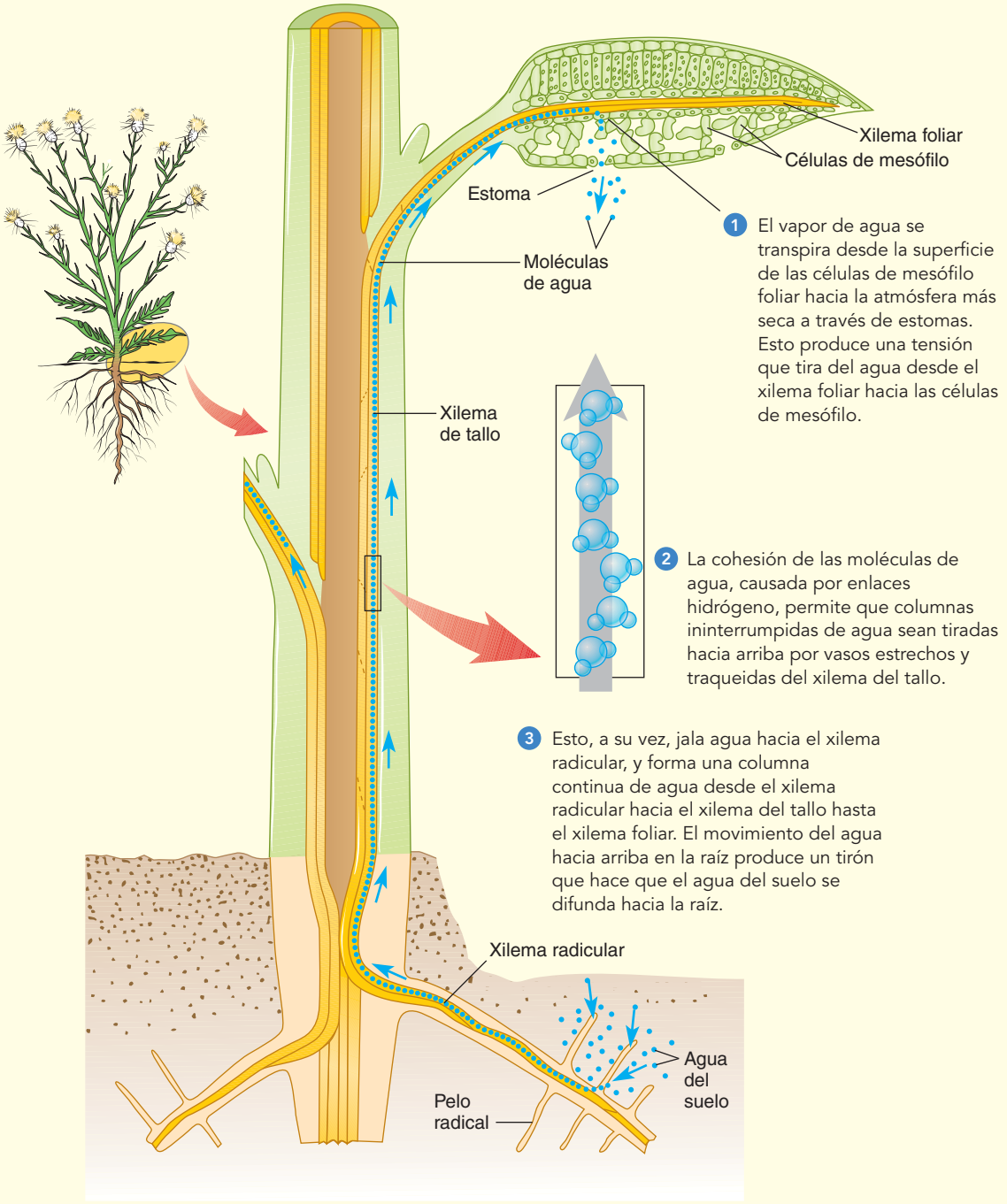


FIGURA 35-11 ***Animada*** **El modelo tensión-cohesión**

principios de 2000. En aquella época, muchos grupos de investigación realizaron mediciones directas de la gran presión negativa que existe en el xilema, lo que indica que los gradientes de potencial hídrico en los xilemas de raíz, tallo y foliar son adecuados para explicar el movimiento de agua observado.

¿El modelo tensión-cohesión es suficientemente poderoso para explicar la subida de agua en las plantas más altas? Los biólogos vegetales estudiaron esta cuestión durante años. Por ejemplo, un estudio de 2004 de cinco de los ocho árboles más altos en el mundo (todos secuoyas, o *Sequoia sempervirens*) concluyó que la tensión producida por transpira-

ción es suficientemente fuerte para tirar del agua hacia arriba hasta una altura máxima de 130 m. Dado que la altura del árbol viviente más alto conocido, una secuoya costera en California, era de 117 m en 2007, el modelo tensión-cohesión explica fácilmente el transporte de agua. Por lo general, los botánicos consideran al modelo tensión-cohesión como el mecanismo dominante de transporte en xilema en la mayoría de las plantas.

La presión en la raíz empuja el agua desde la raíz a lo largo de un tallo

En el mecanismo menos importante de transporte de agua, conocido como **presión radical**, el agua que se mueve hacia las raíces desde el suelo se *empuja* a través del xilema hacia la parte superior de la planta. La presión radical ocurre porque iones minerales que se absorben activamente del suelo se bombean hacia el xilema, lo que reduce su potencial hídrico. Esta acumulación de iones tiene un efecto osmótico, lo que hace que el agua se mueva hacia las células del xilema desde células radicales circundantes. A su vez, el agua se mueve hacia las raíces por ósmosis debido a la diferencia en potencial hídrico entre el suelo y las células de la raíz. La acumulación de agua en los tejidos de la raíz produce una presión positiva (tan alta como +0.2 MPa) que fuerza al agua arriba a través del xilema radical hacia el brote.

La **gutación**, el fenómeno en el que agua líquida se fuerza a salir a través de aberturas especiales en las hojas (vea la figura 34-12), resulta de la presión radical. Sin embargo, esta presión no es suficientemente fuerte para explicar el ascenso del agua hacia la parte superior de los árboles altos. La presión radical ejerce una influencia en plantas mucho más pequeñas, de manera particular en la primavera, cuando el suelo está húmedo, pero claramente no hace que el agua suba hacia la parte superior de las plantas más altas. Más aún: la presión radical no ocurre en alguna medida considerable en el verano (cuando el agua con frecuencia es abundante en el suelo), aunque el transporte de agua es mayor durante los días calurosos de verano.

Repaso

- ¿Qué es el potencial hídrico?
- ¿Cómo se relaciona el movimiento de agua con el potencial hídrico?
- ¿Cómo el modelo tensión-cohesión explica el ascenso del agua en los árboles más altos?

35.3 TRANSLOCACIÓN DE AZÚCAR EN DISOLUCIÓN

OBJETIVOS DE APRENDIZAJE

7 Describir la ruta de translocación de azúcar en las plantas.
8 Discutir el modelo presión-flujo de translocación de azúcar en floema.

El azúcar producido durante la fotosíntesis se convierte en sacarosa (azúcar de mesa común), un disacárido compuesto de una molécula de glucosa y una de fructosa (vea la figura 3-8b), antes de cargarse en el floema y translocarse hacia el resto de la planta. La sacarosa es el producto fotosintético predominante transportado en el floema. La savia también contiene cantidades mucho más pequeñas de otros materiales, como aminoácidos, ácidos orgánicos, proteínas, hormonas y ciertos minerales (como potasio, cloruros, fosfatos y magnesio). En ocasiones, virus causantes de enfermedades vegetales se transportan a través de la planta en el floema. La translocación de savia no es tan rápida como el transporte en xilema (vea la tabla 35-1).

El fluido dentro del tejido de floema se mueve tanto hacia arriba como hacia abajo. La sacarosa se transloca en tubos cribosos individuales desde una *fuente*, un área de suministro excesivo de azúcar (por lo general una hoja), hasta un *depósito*, un área de almacenamiento (como almidón insoluble) o de uso de azúcar, como raíces, meristemas apicales, frutos y semillas.

El modelo presión-flujo explica la translocación en floema

Evidencia experimental actual apoya la translocación del azúcar disuelto en floema mediante el **modelo presión-flujo**, que fue propuesto por primera vez en 1926 por el científico alemán Ernst Münch. El modelo presión-flujo afirma que los solutos (como los azúcares disueltos) se mueven en el floema mediante un gradiente de presión; esto es: una diferencia en presión. El gradiente de presión existe entre la fuente, donde el azúcar se carga en el floema, y el depósito, donde el azúcar se remueve del floema.

En la fuente, la sacarosa disuelta se mueve desde las células de mesófilo de una hoja, donde se fabricó, hacia las células oclusivas, que cargan sacarosa en los elementos de tubo criboso del floema. La carga de sacarosa ocurre mediante transporte activo, un proceso que requiere trifosfato de adenosina (ATP) (**FIGURA 35-12**). El ATP suministra energía para bombear protones (H^+) fuera de los elementos de tubo criboso, lo que produce un gradiente de protones que impulsa la toma de azúcar a través de canales específicos mediante el **cotransporte** de protones de vuelta en los elementos de tubo criboso. (Recuerde la discusión de un sistema de cotransporte en el capítulo 5). En el sistema de cotransporte involucrado en la carga de floema, el azúcar se mueve desde una región de baja concentración hacia una región de alta concentración al acoplar su transporte con el transporte de protones sobre su gradiente de concentración.

En consecuencia, el azúcar se acumula en el elemento de tubo criboso. El aumento en azúcares disueltos en el elemento de tubo criboso en la fuente, una concentración que es dos a tres veces mayor que en las células circundantes, disminuye (hace más negativo) el potencial hídrico de dicha célula. Como resultado, el agua se mueve por ósmosis desde células de xilema cercanas hacia los tubos cribosos, lo que aumenta la **presión de turgencia** (presión hidrostática) dentro de ellas. En consecuencia, la carga del floema en la fuente ocurre del modo siguiente:

bomba de protones mueve H^+ fuera del elemento de tubo criboso ⟶ azúcar se transporta activamente hacia el elemento de tubo criboso ⟶ agua difunde desde xilema hacia elemento de tubo criboso ⟶ presión de turgencia aumenta dentro de tubo criboso

En su destino (el depósito), el azúcar se descarga mediante varios mecanismos, tanto activos como pasivos, desde los elementos de tubo criboso. Con la pérdida de azúcar, aumenta (se vuelve menos negativo) el potencial hídrico en los elementos de tubo criboso en el depósito. Por lo tanto, el agua se mueve afuera de los tubos cribosos por ósmosis y adentro de las células circundantes, donde el potencial hídrico es más negativo. La mayor parte de esta agua se difunde de vuelta al xilema para transportarse hacia arriba. Este movimiento de agua disminuye la presión de turgencia dentro de los tubos cribosos en el depósito. Por

PUNTO CLAVE **En el floema, los solutos se mueven desde fuentes hasta el depósito. El gradiente de presión dentro del tubo criboso causa translocación desde el área de mayor presión de turgencia (la fuente) hasta el área de menor presión de turgencia (el depósito).**

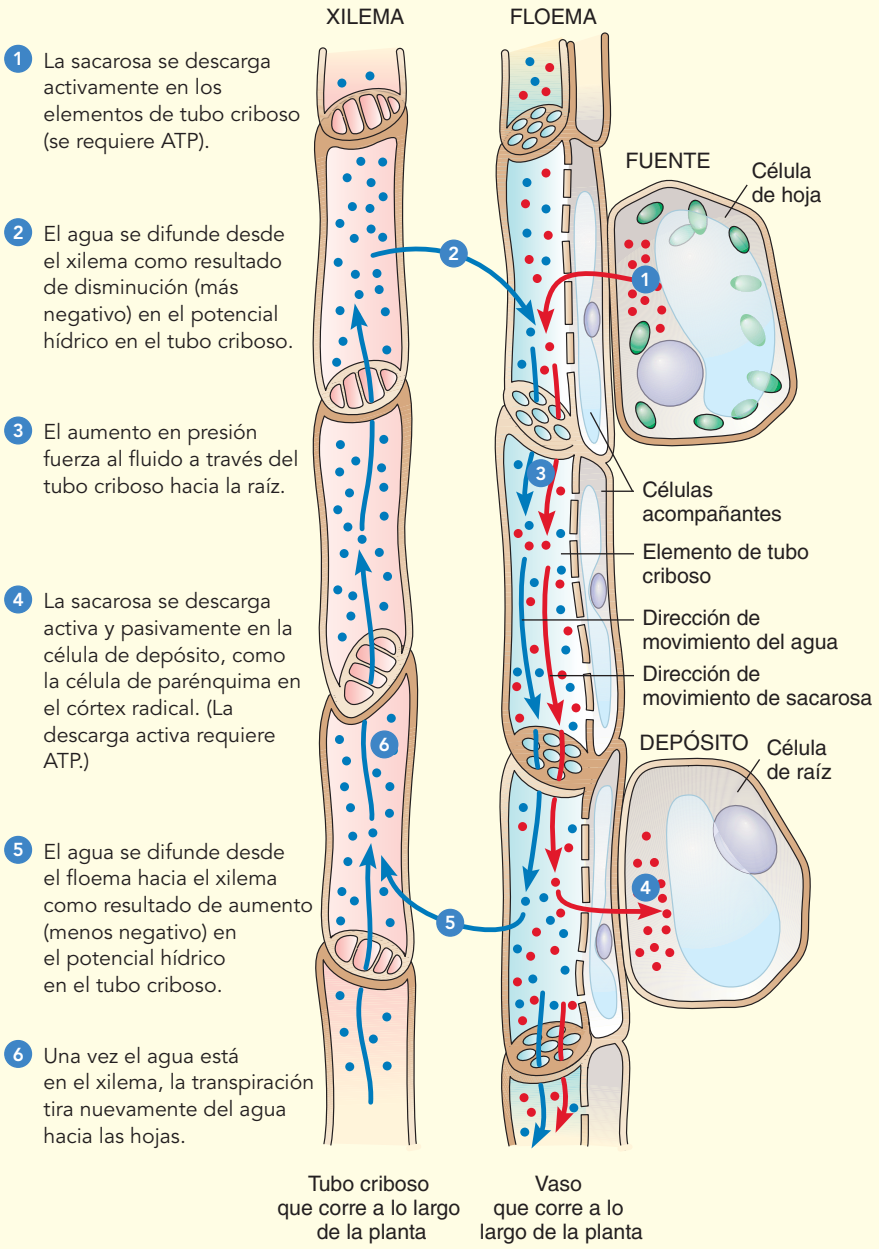


FIGURA 35-12 ***Animada*** **El modelo presión-flujo**

lo tanto, la descarga del floema en el depósito procede de la manera siguiente:

azúcar se transporta fuera del elemento de tubo criboso ⟶ el agua se difunde fuera del elemento de tubo criboso y hacia el xilema ⟶ la presión de turgencia disminuye dentro del tubo criboso

El modelo presión-flujo explica el movimiento de azúcar disuelto en el floema mediante un gradiente de presión. La diferencia en concentraciones de azúcar entre la fuente y el depósito causa translocación en el floema conforme el agua y el azúcar disuelto fluyen a lo largo del gradiente de presión. Este gradiente de presión empuja la disolución de azúcar a través del floema en forma muy parecida a como el agua es forzada a través de una manguera.

La translocación real de azúcar disuelto en el floema no requiere energía metabólica. Sin embargo, la carga de azúcar en la fuente y la descarga activa de azúcar en el depósito requieren energía derivada de ATP para mover el azúcar a través de las membranas celulares mediante transporte activo.

Aunque el modelo presión-flujo explica de manera adecuada los datos actuales acerca de la translocación de floema, falta mucho por aprender acerca de este complejo proceso. La translocación de floema es difícil de estudiar en plantas. Dado que las células de floema están bajo presión, cortar en el floema para observarlo libera la presión y hace que el contenido de los elementos del tubo criboso (la savia) salgan y se mezclen con el contenido de otras células que también es inevitable cortar. En la década de 1950, científicos desarrollaron una herramienta de investigación única para evitar la contaminación de la savia: áfidos, que son pequeños insectos que insertan sus piezas bucales en los tubos cribosos del floema para alimentarse (**FIGURA 35-13**). La presión en el floema perforado impulsa la disolución de azúcar a través de las piezas bucales del áfido hacia su sistema digestivo. Cuando la pieza bucal del áfido se separa de su cuerpo mediante un haz láser, la solución de azúcar sigue fluyendo a través de la pieza bucal a una tasa proporcional a la presión en el floema. Esta tasa puede medirse, y pueden valorarse los efectos sobre el transporte en el floema de diferentes condiciones ambientales (intensidades variables de luz, oscuridad y deficiencias minerales, por ejemplo).

La identidad y proporciones de la sustancias translocadas también pueden determinarse usando piezas bucales áfidas separadas. Esta técnica verifica que, en la mayoría de las especies vegetales, la sacarosa es el principal carbohidrato transportado en el floema; sin embargo, algunas especies transportan otros azúcares, como rafinosa, o alcoholes azucarados, como sorbitol.

Repaso

- ¿Cómo difiere la dirección de transporte en xilema y floema?
- ¿Cómo el modelo presión-flujo explica el movimiento de azúcar en el floema? Incluya en su respuesta las actividades en la fuente y el depósito.

EXPERIMENTO CLAVE

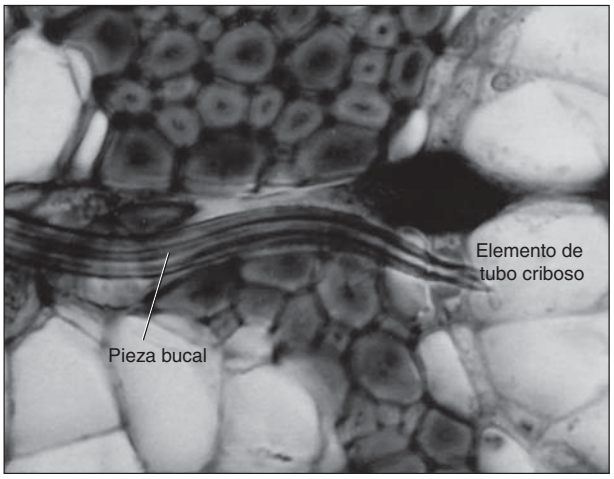
PREGUNTA: ¿Cómo puede estudiarse la savia sin cortar células que no son de floema que contaminarían la savia?

HIPÓTESIS: Puede usarse una pieza bucal de un áfido para penetrar un solo tubo criboso.

EXPERIMENTO: Después de permitir que áfidos insertaran sus piezas bucales en floema de un tallo, los investigadores anestesiaron a los áfidos que se alimentaban con CO_2 y usaron un láser para separar sus cuerpos de sus piezas bucales. Las piezas bucales permanecieron en el floema y funcionaban como tuberías miniatura.

Dwight Kuhn

(a) Áfido alimentándose de un tallo.



M. H. Zimmermann, SCIENCE, Vol. 133, pp. 73–79 (Fig. 4), 13 Jan. 1961© 1961, por la American Association for the Advancement of Science

25 µm

(b) MO de células de floema que muestra la pieza bucal de un áfido que penetra un elemento de tubo criboso.

RESULTADOS Y CONCLUSIÓN: Aproximadamente 1 mm^3 de savia exudó de cada pieza bucal cercenada por hora durante varios días, de modo que los investigadores pudieron recolectar y analizar la composición de la savia.

FIGURA 35-13 Recolección y análisis de savia

Este método, usado por primera vez en la década de 1950 por fisiólogos de insectos que estudiaban áfidos, lo adoptaron rápidamente fisiólogos de plantas para estudiar translocación de floema.

RESUMEN: ENFOQUE EN LOS OBJETIVOS DE APRENDIZAJE

35.1 *(página 745)*

1 Identificar las secciones transversales de tallos de eudicotiledóneas y monocotiledóneas herbáceas, y describir las funciones de cada tejido.

- Los tallos herbáceos poseen una epidermis, tejido vascular y o tejido fundamental o córtex y médula. La **epidermis** es una capa protectora cubierta con una **cutícula** que conserva el agua. Las **estomas** permiten el intercambio de gases. El **xilema** conduce agua y minerales disueltos, y el **floema** conduce azúcar disuelto. **Córtex**, **médula** y tejido fundamental funcionan principalmente para almacenamiento.
- Todos los tallos herbáceos tienen los mismos tejidos básicos, pero sus distribuciones varían. Los tallos eudicotiledóneos herbáceos tienen los haces vasculares ordenados en un círculo (en sección transversal) y tienen córtex y médula distintivos. Los tallos monocotiledóneos tienen haces vasculares dispersos en el tejido fundamental.

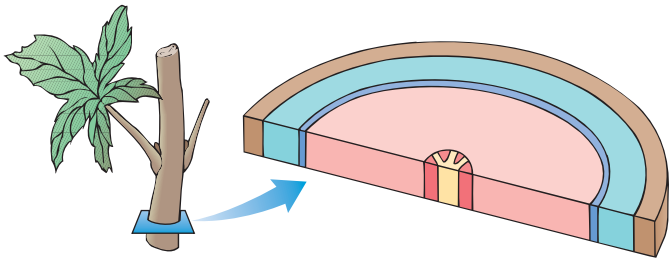
CENGAGENOW™ **Aprenda más acerca de los tallos eudicotiledóneos y monocotiledóneos al hacer clic sobre las figuras en CengageNOW.**

2 Mencionar los dos meristemas laterales y describir los tejidos que surgen de cada uno.

- El **cámbium vascular** es el meristema lateral que produce xilema secundario (madera) y floema secundario (corteza interior).
- El **cámbium de corcho** produce **peridermis**, que consiste en parénquima de corcho y células de corcho. Las células de corcho son el sustituto funcional de la epidermis en un tallo leñoso. El parénquima de corcho funciona principalmente para almacenamiento en un tallo leñoso.

3 Destacar la transición desde el crecimiento primario hacia el crecimiento secundario en un tallo leñoso.

- El **crecimiento secundario** (la producción de los tejidos secundarios, madera y corcho) ocurre en algunas plantas con flores (eudicotiledóneas leñosas) y en todas las gimnospermas que tienen conos. Durante el crecimiento secundario, el cámbium vascular se divide en dos direcciones para formar xilema secundario (hacia el interior) y floema secundario (hacia el exterior). El xilema primario y el floema primario en los haces vasculares originales se separa conforme avanza el crecimiento secundario.



CENGAGENOW™ Aprenda más acerca del crecimiento secundario al hacer clic sobre las figuras en CengageNOW.

35.2 *(página 753)*

4 Describir la ruta de movimiento de agua en las plantas.

- Agua y minerales disueltos se mueven desde el suelo hacia tejidos de la raíz (epidermis, córtex, etcétera). Una vez en el xilema radicular, el agua y los minerales se mueven hacia arriba, desde el xilema radical hacia el xilema de tallo hasta el xilema foliar. Mucha del agua que entra a la hoja sale por las venas foliares y pasa hacia la atmósfera.

5 Definir *potencial hídrico*.

- El **potencial hídrico** (Ψ_w) es una medida de la **energía libre** del agua. El agua pura tiene un potencial hídrico de 0 megapascales (MPa), mientras que el agua con solutos disueltos tiene un potencial hídrico negativo. El agua se mueve desde un área de mayor (menos negativo) potencial hídrico hacia un área de menor (más negativo) potencial hídrico.

6 Explicar los papeles de tensión-cohesión y de presión radical como mecanismos responsables para el ascenso de agua y minerales disueltos en el xilema.

- El **modelo tensión-cohesión** explica el ascenso del agua incluso en las plantas más altas. El tirón evaporador de la **transpiración** causa tensión en la parte superior de la planta. Esta tensión es el resultado de un gradiente de potencial hídrico que varía desde potenciales hídricos ligeramente negativos en el suelo y raíces, hasta los potenciales hídricos muy negativos de la atmósfera. Como resultado de las propiedades **cohesiva** y **adhesiva** del agua, la columna de agua jalada a través de la planta permanece ininterrumpida.

CENGAGENOW™ Aprenda más acerca del modelo tensión-cohesión al hacer clic sobre la figura en CengageNOW.

- La **presión radical**, causada por el movimiento de agua hacia las raíces desde el suelo como resultado de la absorción activa de iones minerales desde el suelo, ayuda a explicar el ascenso del agua en las plantas más pequeñas, particularmente cuando el suelo está húmedo. La presión radical empuja agua hacia arriba a través del xilema.

35.3 *(página 756)*

7 Describir la ruta de translocación de azúcar en las plantas.

- El azúcar disuelto se **transloca** hacia arriba o hacia abajo en el floema, desde una fuente (un área de exceso de azúcar, por lo general una hoja) hasta un depósito (un área de almacenamiento o de uso de azúcar, como raíces, meristemas apicales, frutos y semillas). La sacarosa es el azúcar predominante translocado en el floema.

8 Discutir el modelo presión-flujo de translocación de azúcar en floema.

- El movimiento de materiales en el floema se explica mediante el **modelo presión-flujo**. Las células oclusivas cargan azúcar de manera activa hacia los tubos cribosos en la fuente; se requiere ATP para este proceso. El ATP suministra energía para bombear protones fuera de los elementos de tubo criboso. El gradiente de protones impulsa la toma de azúcar mediante el cotransporte de protones de vuelta hacia los elementos de tubo criboso. Por lo tanto el azúcar se acumula en el elemento de tubo criboso, lo que produce el movimiento de agua hacia los tubos cribosos por **ósmosis**.
- Las células acompañantes descargan azúcar activa (lo que requiere ATP) y pasivamente (no requiere ATP) desde los tubos cribosos hacia el depósito. Como resultado, el agua sale de los tubos cribosos por ósmosis, lo que reduce la **presión de turgencia** (presión hidrostática) dentro de los tubos cribosos.
- El flujo de materiales entre fuente y depósito se impulsa mediante el gradiente de presión de turgencia producido por el agua que entra al floema en la fuente y el agua que sale del floema en el depósito.

CENGAGENOW™ Aprenda más acerca de cómo viaja el azúcar al hacer clic sobre la figura en CengageNOW.

EVALÚE SU COMPRENSIÓN

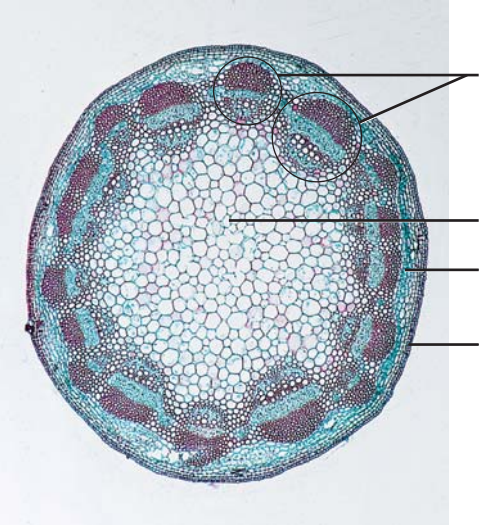
1. Las yemas axilares se ubican (a) en las puntas de los tallos (b) en lugares inusuales, como en las raíces (c) en la región entre dos nodos sucesivos (d) en el ángulo superior entre una hoja y el tallo al que está unida (e) dentro de las células holgadamente distribuidas de las lenticelas
2. El tejido fundamental en los tallos monocotiledóneos realiza la misma función que _____ y _____ en los tallos eudicotiledóneos herbáceos. (a) floema; xilema (b) cámbium de corcho; cámbium vascular (c) epidermis; peridermis (d) xilema primario; xilema secundario (e) córtex; médula
3. ¿Cuál de los siguientes enunciados es *falso*? (a) el crecimiento primario es un aumento en la longitud de una planta (b) el crecimiento primario ocurre tanto en meristemas apicales como en laterales (c) todas las plantas tienen crecimiento primario (d) los tallos herbáceos tienen crecimiento primario, mientras que los tallos leñosos tienen crecimientos primario y secundario (e) las yemas son brotes embrionarios que contienen meristemas apicales
4. Los dos meristemas laterales responsables del crecimiento secundario son (a) floema y xilema (b) cámbium de corcho y cámbium vascular (c) epidermis y peridermis (d) xilema primario y xilema secundario (e) córtex y médula
5. El cámbium de corcho y los tejidos que produce se llaman colectivamente (a) peridermis (b) lenticelas (c) córtex (d) epidermis (e) madera
6. Cada anillo anual en una sección de madera representa el crecimiento de un año de (a) xilema primario (b) xilema secundario (c) xilema primario o xilema secundario en años alternados (d) floema primario (e) floema secundario
7. El potencial hídrico es (a) la formación de un gradiente de protones a través de una membrana celular (b) el transporte de una solución acuosa de azúcar en el floema (c) el transporte de agua tanto en xilema como en floema (d) la remoción de sacarosa en el depósito, lo que hace que el agua se mueva afuera de los tubos cribosos (e) la energía libre del agua en una situación particular
8. ¿Cuál de los siguientes es un mecanismo de movimiento de agua en el xilema que es responsable de la gutación? (a) presión-flujo (b) tensión-cohesión (c) presión radical (d) transporte activo de iones potasio en células acompañantes (e) transpiración
9. ¿Cuál de los siguientes es un mecanismo de movimiento de agua en el xilema que combina el tirón evaporador de la transpiración con las propiedades cohesiva y adhesiva del agua? (a) presión-flujo

(b) tensión-cohesión (c) presión radical (d) transporte activo de iones potasio en las células acompañantes (e) gutación

10. ¿Cuál de los siguientes es un mecanismo de transporte en floema en el que azúcar disuelto se mueve mediante un gradiente de presión que existe entre la fuente y el depósito? (a) presión-flujo (b) tensión-cohesión (c) presión radical (d) transporte activo de iones potasio en las células acompañantes (e) gutación

11. ¿Cómo el aumento de concentración de soluto afecta el potencial hídrico? (a) el potencial hídrico se vuelve más positivo (b) el potencial hídrico se vuelve más negativo (c) el potencial hídrico se vuelve más positivo bajo ciertas condiciones y más negativo bajo otras condiciones (d) el potencial hídrico no es afectado por la concentración de soluto (e) el potencial hídrico siempre es cero cuando los solutos se disuelven en agua

12. Etiquete los diversos tejidos, proporcione al menos una función para cada tejido e identifique el tallo como una eudicotiledónea herbácea, monocotiledónea o planta leñosa. Use la figura 35-1 para comprobar sus respuestas.



Ed Reschke/Peter Arnold, Inc.

PENSAMIENTO CRÍTICO

1. Cuando inicia el crecimiento secundario, ciertas células se vuelven meristemáticas y comienzan a dividirse. ¿Una traqueida madura alguna vez podría hacer esto? ¿Un elemento de tubo criboso? ¿Por qué sí o por qué no?

2. ¿Por qué la madera de muchos árboles tropicales carece de anillos anuales? ¿Por qué la madera de otros árboles tropicales posee anillos anuales?

3. ¿Por qué la madura dura es más deseable que la madera blanda para fabricar muebles? Explique su respuesta, con base en las diferencias estructurales entre madera dura y madera blanda.

4. ¿Por qué debe cortar algunos centímetros de los extremos del tallo de las flores cortadas antes de colocarlas en agua? Base su respuesta sobre lo que aprendió acerca del modelo tensión-cohesión.

5. Cuando una tira de corteza se desprende de la rama de un árbol, ¿qué tejidos se remueven generalmente?

6. ¿Un árbol podría crecer hasta una altura de 150 m? ¿Por qué sí o por qué no?

7. **VÍNCULO CON LA EVOLUCIÓN.** Como los tallos en general, algunas enredaderas son herbáceas y otras son leñosas. Las pluviselvas tienen mayor diversidad de enredaderas que cualquier otro ambiente sobre la Tierra, y la mayoría de estas enredaderas son leñosas. Desarrolle una hipótesis para explicar por qué la selección natural favoreció la evolución de más especies de enredaderas leñosas (en oposición a las enredaderas herbáceas) en las pluviselvas.

8. **ANÁLISIS DE DATOS.** Una célula vegetal con un potencial hídrico $\Psi_w = -1.5$ MPa está adyacente a una segunda célula con $\Psi_w = -1.8$ MPa. ¿El agua fluirá por ósmosis de una célula a otra? Si es así, ¿en cuál dirección?

CENGAGENOW™ **Preguntas adicionales están disponibles en CengageNOW en www.cengage.com/login.**

36 Raíces y nutrición mineral

© Inga Spence/Alamy

Raíces de almacenamiento. Las plantas de yuca (*Manihot esculenta*) se excavaron para mostrar el hábito de crecimiento de las raíces de almacenamiento. Las raíces de yuca son un importante cultivo básico en los trópicos. Algunas raíces de yuca contienen un veneno (ácido prúsico), que se destruye durante la cocción.

CONCEPTOS CLAVE

36.1 La estructura de la raíz se relaciona con la función. Los tejidos primarios (epidermis, corteza, endodermis, periciclo, xilema y floema) de las raíces se desarrollan a partir de meristemas apicales radiculares. Los tejidos secundarios (madera y corteza) de las raíces leñosas se desarrollan a partir de meristemas laterales.

36.2 Las raíces se asocian e interactúan con muchos organismos, incluidas bacterias y hongos del suelo.

36.3 El suelo, la capa de corteza de la Tierra que se modificó por contacto con el clima, el viento, el agua y los organismos, contiene la mayor parte de los elementos esenciales requeridos por las plantas.

Los sistemas de raíces (radicales o radiculares) que se ramifican bajo tierra con frecuencia son más extensos que las partes aéreas de una planta. Las raíces de una planta de maíz, por ejemplo, pueden crecer hasta una profundidad de 2.5 m y extenderse hacia afuera 1.2 m desde el tallo. Los árboles taray (*Tamarix*) supuestamente tienen raíces que crecen hasta una profundidad de 50 m para explotar agua subterránea. La extensión de la profundidad y dispersión de la raíz de una planta varían considerablemente entre diferentes especies e incluso entre distintos individuos de la misma especie.

Puesto que las raíces por lo general son subterráneas y están fuera de la vista, las personas no siempre aprecian las importantes funciones que realizan. Primero, como puede atestiguar quienquiera que haya arrancado maleza, las raíces anclan una planta firmemente en el suelo. Una planta necesita un cimiento sólido desde donde crecer. El anclaje firme es esencial para la supervivencia de una planta de modo que el tallo permanezca erguido, lo que permite a las hojas absorber luz solar de manera efectiva. Segundo, las raíces absorben agua y minerales disueltos (nutrientes inorgánicos) como nitratos, fosfatos y sulfatos, que son necesarios para sintetizar importantes moléculas orgánicas. Dichos minerales disueltos se transportan entonces a lo largo de toda la planta en el xilema.

Muchas raíces realizan la función de almacenamiento. Zanahorias, papas dulces, yuca y otros cultivos de raíces son importantes fuentes de

alimento humano (vea la fotografía). El exceso de azúcares producidos en las hojas mediante fotosíntesis se transporta en el floema hacia las raíces para almacenar alimento (por lo general como almidón o sacarosa) hasta que sea necesario. Otras plantas, en particular las que viven en regiones áridas, poseen raíces de almacenamiento adaptadas para almacenar agua.

En ciertas especies, las raíces están modificadas para funciones distintas al anclaje, absorción, conducción y almacenamiento. Las raíces especializadas para realizar funciones poco comunes se estudian más adelante en este capítulo.

36.1 ESTRUCTURA Y FUNCIÓN DE LA RAÍZ

OBJETIVOS DE APRENDIZAJE

1. Distinguir entre los sistemas de raíz principal y los de raíz fibrosa.
2. Comparar secciones transversales de una raíz primaria eudicotiledónea y una monocotiledónea, y describir las funciones de cada tejido.
3. Trazar la ruta del agua y los iones minerales desde el suelo a través de los distintos tejidos radicales y distinguir entre el simplasto y el apoplasto.
4. Discutir la estructura de las raíces con crecimiento secundario.
5. Describir al menos tres raíces que estén modificadas para realizar funciones poco comunes.

En las plantas se presentan dos tipos de sistemas radicales, un sistema de raíz principal y un sistema de raíz fibrosa (**FIGURA 36-1**). Un sistema de **raíz principal** consiste en una raíz que se forma a partir de la **radícula**, o raíz embrionaria, de la plántula que se alarga. Muchas raíces laterales de varios tamaños se ramifican desde una raíz principal. Las raíces principales son características de muchas eudicotiledóneas y gimnospermas. Un diente de león es un buen ejemplo de una planta herbácea común con un sistema de raíz principal. Algunos árboles, como el nogal, conservan sus raíces principales, que se vuelven muy grandes conforme la planta envejece. Sin embargo, la mayoría de los árboles tienen raíces principales cuando son jóvenes y más tarde desarrollan grandes raíces laterales poco profundas de las que se ramifican otras raíces que crecen hacia abajo.

Un sistema de **raíz fibrosa** tiene muchas raíces de tamaño similar que se desarrollan desde el extremo del tallo, con raíces laterales que ramifican desde estas raíces. Los sistemas de raíces fibrosas se forman en las plantas que tienen una raíz embrionaria de vida corta. Las raíces se originan primero desde la base de la raíz embrionaria y más tarde a partir de tejido del tallo. Las raíces principales de un sistema de raíz fibrosa no surgen de raíces preexistentes, sino desde el tallo; dichas raíces se llaman **raíces adventicias**. Los órganos adventicios ocurren en una posición inusual, como las raíces que crecen sobre un tallo, o las yemas que lo hacen en raíces. Cebollas, cizañas y otras monocotiledóneas tienen sistemas de raíces fibrosas.

Los sistemas de raíz principal y de raíces fibrosas están adaptados para obtener agua en secciones diferentes del suelo. Los sistemas de raíz principal con frecuencia se extienden hacia abajo hacia el suelo para obtener agua ubicada profundo bajo tierra, mientras que los sistemas de raíces fibrosas, que se ubican relativamente cerca de la superficie del suelo, están adaptados para obtener agua de lluvia desde un área más grande conforme ella drena hacia el suelo.

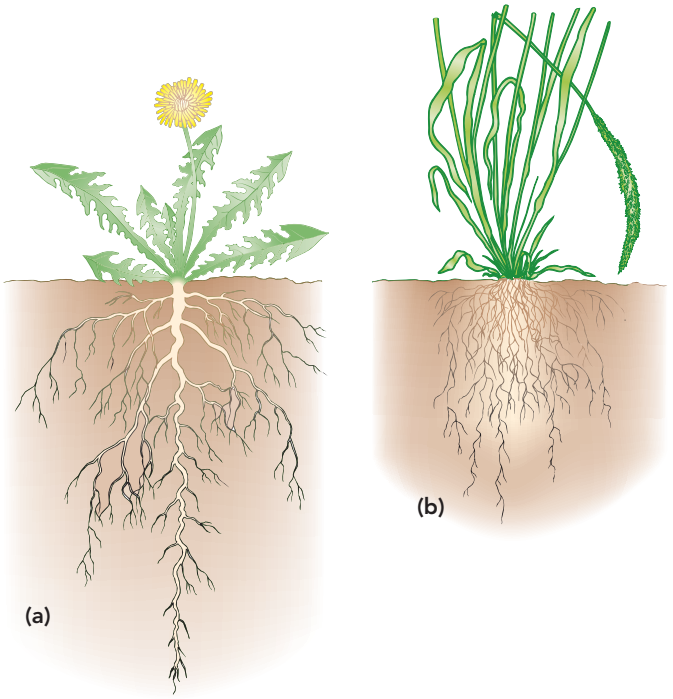


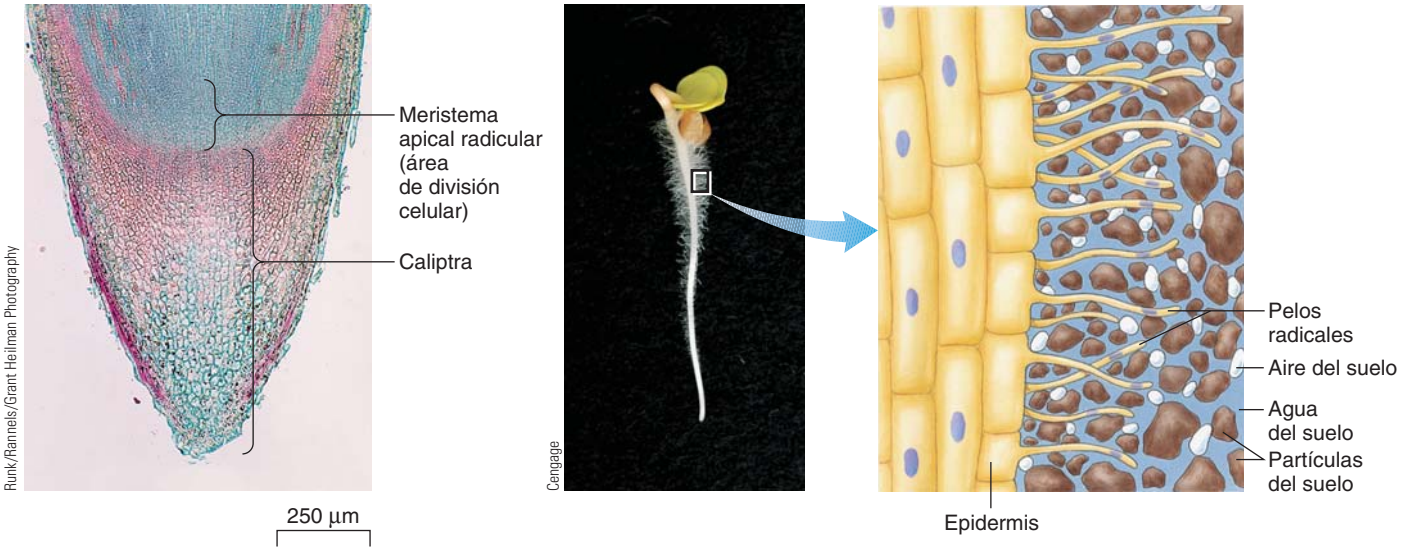
FIGURA 36-1 *Animada* Sistemas de raíces
(a) Un sistema de raíz principal se desarrolla a partir de la raíz embrionaria en la semilla. **(b)** Las raíces de un sistema de raíces fibrosas son adventicias y se desarrollan a partir del tejido del tallo.

Las raíces tienen caliptra y pelos radicales

Debido a la necesidad de adaptarse al ambiente del suelo en lugar del ambiente atmosférico, las raíces tienen varias estructuras, como caliptras (cofias radicales o pilorrizas) y pelos radicales, que no tienen los brotes. Aunque tallos y hojas tienen varios tipos de pelos, son distintos a los pelos radicales en estructura y función.

La punta de cada raíz está cubierta con una **caliptra**, una capa protectora con forma de dedal y muchas células de grosor que cubre el delicado **meristema apical** de la raíz (**FIGURA 36-2a**; vea también la figura 33-6). Conforme la raíz crece, y empuja a través del suelo, las células de la caliptra mudan por la resistencia friccionante de las partículas del suelo y se sustituyen con nuevas células formadas por el meristema apical radicular. Las células de caliptra segregan polisacáridos lubricantes que reducen la fricción conforme la raíz pasa a través del suelo. La caliptra también parece involucrarse en la orientación de la raíz de modo que crezca hacia abajo (vea la discusión del gravitropismo en el capítulo 38). Cuando una caliptra se remueve, el meristema apical radicular produce una nueva cofia. Sin embargo, hasta que la caliptra se regenera, la raíz crece al azar en lugar de en la dirección de la gravedad.

Los **pelos radicales** (o radiculares) son extensiones tubulares de vida corta de células epidérmicas ubicadas justa abajo de la punta de raíz que crece. Los pelos radicales se forman continuamente en el área de maduración celular más cercano a la punta de la raíz para sustituir a los que mueren en el extremo más maduro de la zona de pelos radicales (**FIGURA 36-2b**; vea también la figura 33-6). Cada pelo radical es corto (por lo común menos de 1 cm de largo), pero son muy numerosos. Los pelos radicales aumentan enormemente la capacidad absorbente de las raíces al aumentar su área superficial en contacto con el suelo húmedo. Las partículas de suelo están recubiertas con una capa microscópica de agua donde se disuelven los minerales. Los pelos radicales establecen un contacto íntimo con las partículas de suelo, lo que permite absorción eficiente de agua y minerales.



(a) Caliptra. MO de punta de raíz de roble (*Quercus sp.*) que muestra su caliptra. El meristema apical radicular está protegido por la caliptra.

(b) Pelos radicales. Cada delicado pelo es una extensión de una sola célula de la epidermis de la raíz. Los pelos radicales aumentan el área superficial de la raíz en contacto con el suelo. Esta plántula de rábano (*Raphanus sativus*) mide aproximadamente 5 cm de largo.

FIGURA 36-2 ***Animada*** **Estructuras únicas de las raíces**

El desarrollo de los pelos radicales está bajo control de dos genes reguladores que codifican **factores de transcripción**. (Recuerde del capítulo 14 que los factores de transcripción son proteínas que enlazan ADN que regula la síntesis de ARN a partir de plantillas de ADN). En 2007, investigadores del Reino Unido y de Francia reportaron en la revista *Science* que estos dos genes tienen un origen antiguo con importancia evolutiva. Los biólogos compararon dos genes que controlan la formación de rizoides en la etapa gametofita del musgo *Physcomitrella patens* con los que controlan la formación de pelos radicales en la etapa esporofita de la angiosperma *Arabidopsis thaliana*. Descubrieron que los genes codifican factores de transcripción que en esencia son los mismos en ambas plantas. Los musgos como *Physcomitrella* representan un linaje antiguo de plantas terrestres (vea el capítulo 27). Por lo tanto, parece que dichos genes se conservaron durante la evolución de una gametofita dominante en musgos a una esporofita dominante en las plantas con flores.

La disposición de los tejidos vasculares distingue las raíces de eudicotiledóneas y monocotiledóneas herbáceas

Aunque existe considerable variación en las raíces eudicotiledóneas y monocotiledóneas herbáceas, todas tienen una cubierta protectora exterior (epidermis), una corteza para almacenar almidón y otras moléculas orgánicas, y tejidos vasculares para conducción. Considere primero la estructura de las raíces eudicotiledóneas herbáceas.

En la mayoría de las raíces eudicotiledóneas herbáceas, el núcleo central de tejido vascular carece de médula

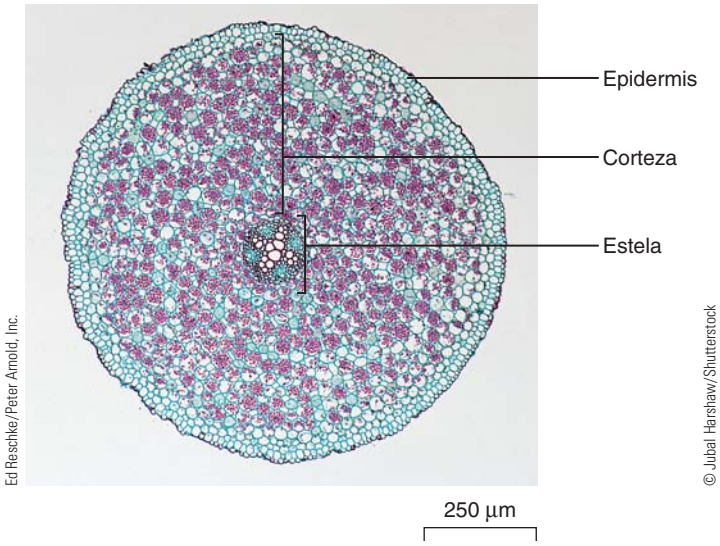
La raíz de ranúnculo es una raíz eudicotiledónea representativa con crecimiento primario (**FIGURA 36-3**). Como otras partes de esta eudicotiledónea herbácea, una sola capa de tejido protector, la **epidermis**, cubre sus raíces. Los pelos radicales son una modificación de la epidermis radical que le permite absorber más agua del suelo. La epidermis radical no segrega una gruesa cutícula cerosa en la región de los pelos radicales porque esta capa impediría la absorción de agua del suelo. Tanto la falta de cutícula como la presencia de pelos radicales aumentan la absorción.

Comenzando con los pelos radicales, la mayor parte del agua que entra a la raíz se mueve a lo largo de las paredes celulares en lugar de entrar a las células. Uno de los principales componentes de la pared celular es celulosa, que absorbe agua como hace una esponja. Un ejemplo de las propiedades absorbentes de la celulosa se encuentra en las bolas de algodón, que son casi pura celulosa.

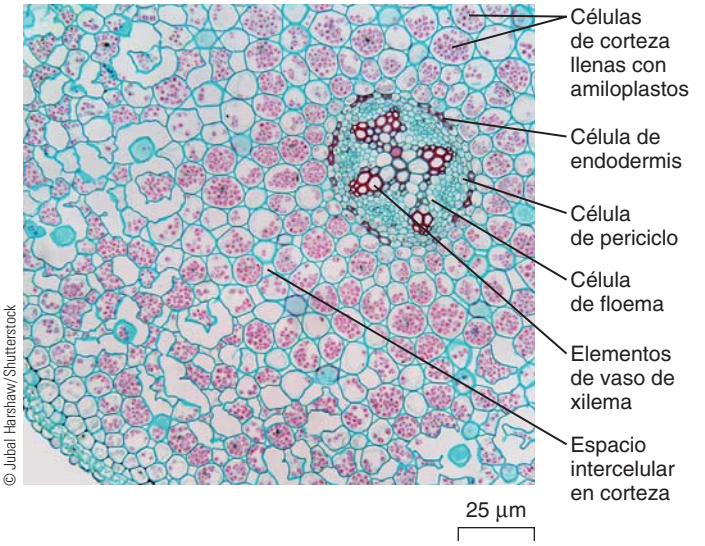
La **corteza**, que está compuesta sobre todo de células de **parénquima** holgadamente empacadas, compone el volumen de una raíz eudicotiledónea herbácea. Por lo general, las raíces carecen de células de **colénquima** de soporte, probablemente porque el suelo sostiene la raíz, aunque las raíces pueden desarrollar conforme envejecen algo de **esclerénquima** (otro tejido de sostén; vea el capítulo 33). La principal función de la corteza de la raíz es almacenamiento. Un examen microscópico de las células de parénquima que forman la corteza con frecuencia revela numerosos amiloplastos (vea las figuras 36-3b y 3-9a), que almacenan almidón. El almidón, un carbohidrato insoluble compuesto de subunidades glucosa, es la forma más común de energía almacenada en plantas. Cuando se usan en un momento posterior, estas reservas proporcionan energía para actividades como crecimiento y sustitución celular después de una lesión.

Los grandes espacios intercelulares (entre células), una característica común de la corteza de la raíz, ofrecen una ruta para la ingesta de agua y permiten la aireación de la raíz. El oxígeno que necesitan las células de raíz para la respiración aeróbica se difunde desde espacios de aire en el suelo hacia los espacios intercelulares de la corteza y desde ahí hacia las células de la raíz.

El agua y los minerales disueltos que entran a la corteza de la raíz desde la epidermis se mueven en disolución a lo largo de dos rutas: simplasto y apoplasto (**FIGURA 36-4**). El **simplasto** es el continuo de



(a) Raíz eudicotiledónea. La corteza compone la mayor parte de las raíces eudicotiledóneas herbáceas. Observe el xilema con forma de X en el centro de la raíz.



(b) Estela de raíz eudicotiledónea. Alrededor del núcleo sólido de los tejidos vasculares hay una sola capa de periciclo, que es meristemática en las raíces que crecen.

FIGURA 36-3 MO de secciones transversales de una raíz eudicotiledónea herbácea
Se muestra una raíz de ranúnculo (*Ranunculus*).

PUNTO CLAVE **La ruta de simplasto (*azul*) consiste en células vivas interconectadas mediante plasmodesmos. La ruta apoplasto (*rojo*) usa paredes celulares y espacios intercelulares.**

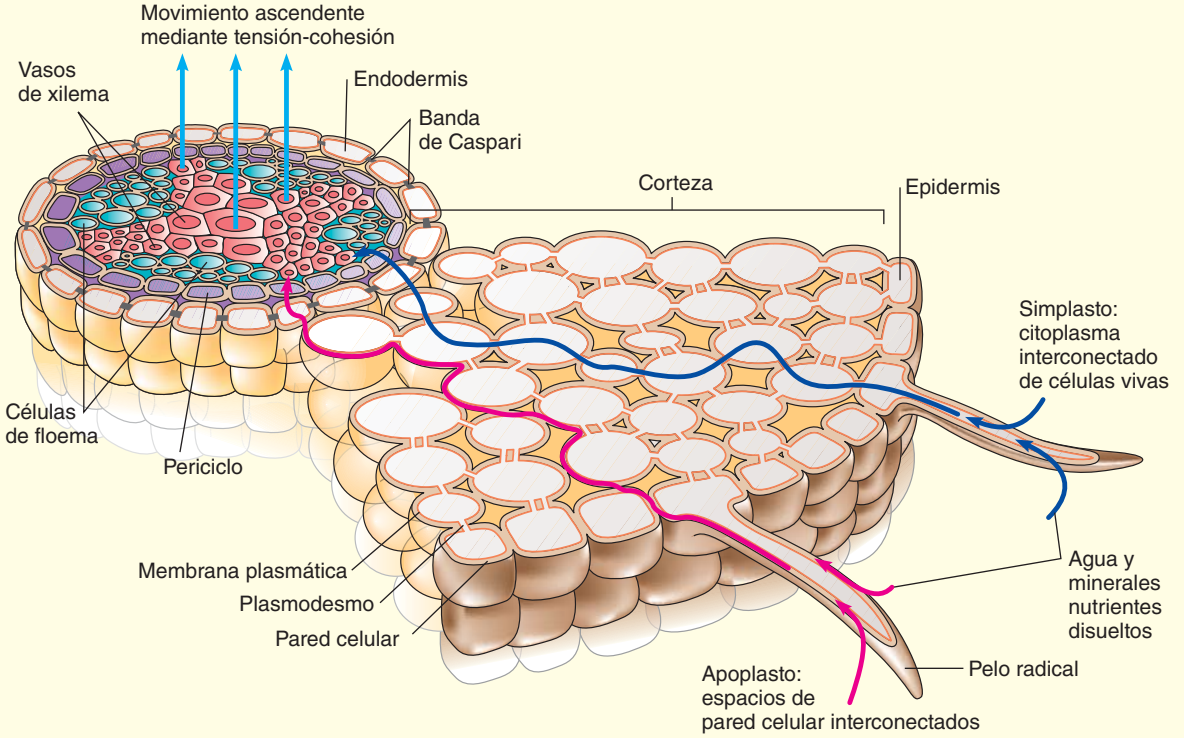


FIGURA 36-4 Rutas de agua y minerales disueltos en la raíz
Agua y minerales disueltos viajan de célula a célula a lo largo de las paredes celulares porosas interconectadas (el apoplasto) o desde el citoplasma de una célula a otra a través de plasmodesmos (el simplasto). Al llegar a la endodermis, el agua y los minerales pueden moverse hacia el centro de la raíz sólo si pasan a través de una membrana plasmática y entran al citoplasma de una célula endodérmica.

citoplasma vivo, que se conecta desde una célula a la siguiente mediante puentes citoplasmáticos llamados **plasmodesmos** (vea la figura 5-27). Algunos iones minerales disueltos se mueven desde la epidermis a través de la corteza vía el simplasto. El **apoplasto** consiste en las paredes celulares porosas interconectadas de una planta, a lo largo del cual el agua y iones minerales se mueven libremente. El agua y los iones minerales pueden difundirse a través de la corteza sin haber cruzado una membrana plasmática para entrar a una célula viva. En conjunto, simplasto y apoplasto constituyen todo el cuerpo de la planta.

La capa interior de la corteza, la **endodermis**, regula el movimiento de agua y minerales que entran al xilema en el centro de la raíz. Desde el punto de vista estructural, la endodermis difiere del resto de la corteza. Las células endodérmicas se ajustan cómodamente unas con otras, y cada una tiene una región especial en forma de banda, llamada **banda de Caspari** (**FIGURA 36-5**), en sus paredes radial (lateral) y transversal (superior e inferior). Las bandas de Caspari contienen *suberina*, un material graso que es impermeable. (Recuerde del capítulo 33 que la suberina también es el material impermeable en las paredes celulares de corcho).

Hasta llegar a la endodermis, la mayor parte del agua y los minerales disueltos viajan a lo largo del apoplasto y por lo tanto no pasan a través de una membrana plasmática o entran al citoplasma de una célula de raíz. Sin embargo, la banda de Caspari impermeable en las paredes radial y transversal de las células endodérmicas evita que el agua y los minerales continúen moviéndose pasivamente a lo largo de las paredes celulares. Para que las sustancias pasen más allá, hacia el interior de la raíz, deben moverse desde las paredes celulares hacia el citoplasma de las células endodérmicas. El agua entra por ósmosis, tanto directamente a través de la bicapa de lípidos de la membrana plasmática endodérmica como a través de **acuaporinas**, proteínas de membrana integral que facilitan el rápido transporte de agua a través de la membrana (**FIGURA 36-6a**). Como en el movimiento de agua a través de la bicapa de lípidos, el agua se mueve a través de acuaporinas sólo a lo largo del gradiente osmótico, desde una región de mayor concentración de agua hacia una región de menor concentración de agua. El papel clave de las acuaporinas en la ingesta de agua por las células de raíz se encuentra actualmente bajo estudio activo.

Los minerales entran a las células endodérmicas al pasar a través de proteínas transportadoras en sus membranas plasmáticas. En el **transporte activo mediado por transportador**, los iones minerales se bombean *contra* su gradiente de concentración; esto es: desde un área de *baja* concentración de dicho mineral en la disolución del suelo, hacia una área de *alta* concentración en las células de la planta (**FIGURA 36-6b**). Una de muchas razones por las que las células de raíz requieren azúcar y oxígeno para la respiración aeróbica es que este transporte activo requiere el gasto de energía, por lo general en la forma de ATP. Desde la endodermis, agua y iones minerales entran al xilema de raíz (los botánicos todavía no saben con precisión cómo ocurre esto) y se conducen hacia el resto de la planta.

En el centro de una raíz primaria eudicotiledónea está la **estela**, o **cilindro vascular**, un cilindro central de tejidos vasculares. La capa más externa de la estela es el **periciclo**, que está justo adentro de la endodermis. El periciclo consiste en una sola capa de células de parénquima que dan lugar a *raíces laterales* multicelulares, también llamadas raíces rama (**FIGURA 36-7**). Las raíces laterales se originan cuando las células en una porción del periciclo comienzan a dividirse. Conforme crece, la raíz lateral empuja a través de varias capas de tejido de raíz (endodermis, corteza y epidermis) antes de entrar al suelo. Cada raíz lateral tiene to-

PUNTO CLAVE **La endodermis regula los tipos de minerales que se absorben del suelo y se conducen al resto del cuerpo de la planta.**

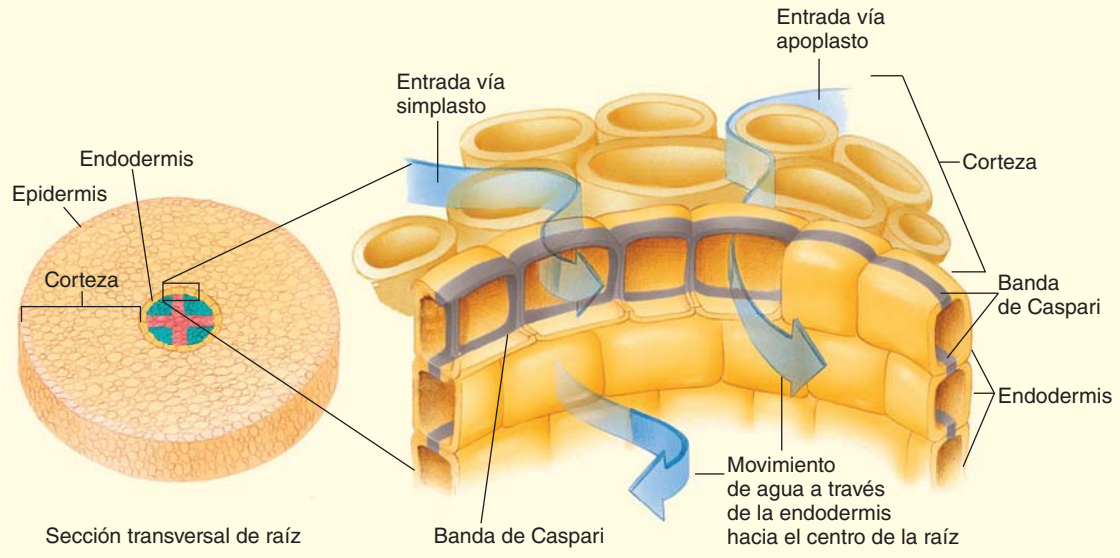
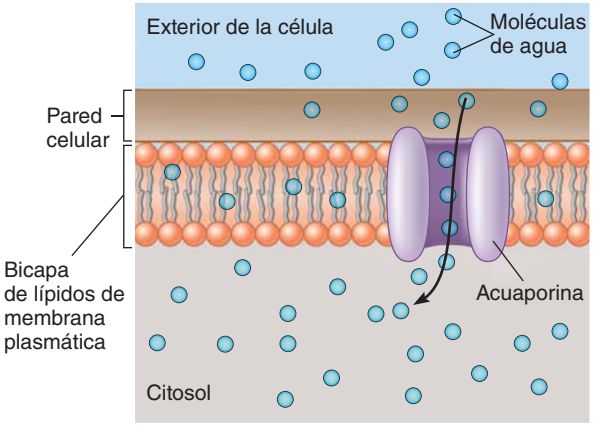
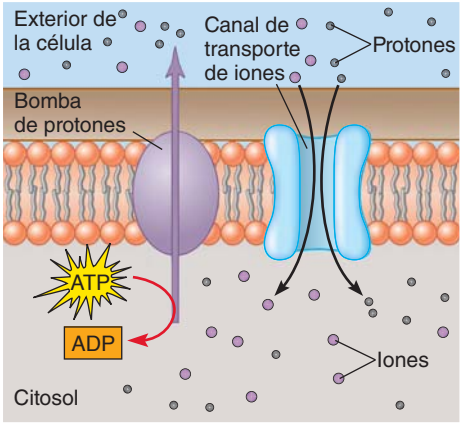


FIGURA 36-5 ***Animada*** **Endodermis e ingesta de minerales**
Observe la banda de Caspari alrededor de las paredes radial y transversal que evitan que el agua y los minerales disueltos pasen a la estela a lo largo de las paredes celulares. Para llegar a los tejidos vasculares, el agua y los minerales disueltos deben pasar a través de las membranas plasmáticas de las células endodérmicas.



(a) Movimiento de agua. El agua cruza membranas por difusión a través de la capa de lípidos (*izquierda*) y, más rápidamente, a través de acuaporinas (*derecha*).



(b) Movimiento de iones minerales mediante transporte activo mediado por transportador. La bicapa de lípidos de las membranas vegetales es impermeable a los iones minerales, que sólo pueden pasar a través de canales de transporte de iones. La hidrólisis de ATP bombea protones afuera de la célula, lo que forma un gradiente de protones cargados de energía. Los canales de transporte de iones permiten que los iones minerales entren a la célula con protones.

FIGURA 36-6 Transporte de agua y minerales a través de las membranas de la planta

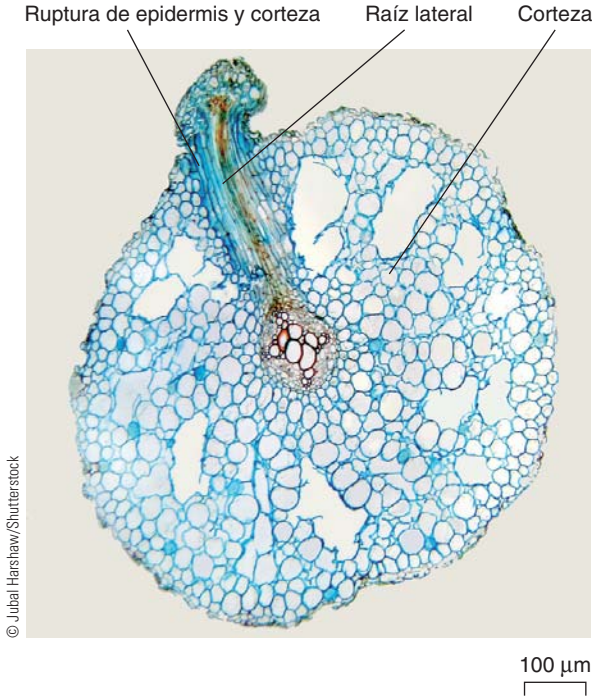


FIGURA 36-7 MO de una raíz lateral
Las raíces laterales se originan en el periciclo.

das las estructuras y características (caliptra, pelos radicales, epidermis, corteza, endodermis, periciclo, xilema y floema) de la raíz más grandes de la que emerge. Además de producir raíces laterales, el periciclo está involucrado en la formación de meristemas laterales que producen crecimiento secundario en raíces leñosas (lo que se estudia más adelante en el capítulo).

El **xilema**, el tejido más central de la estela, con frecuencia tiene dos, tres, cuatro o más extensiones, o "brazos de xilema" (vea la figura 36-3b). El **floema** se ubica en parches entre los brazos de xilema. El xilema y el floema de la raíz tienen las mismas funciones y tipos de células que en el resto de la planta: agua y minerales disueltos se conducen en **traqueidas** y **elementos de vaso** de xilema, y el azúcar disuelto (sacarosa) se conduce en **elementos de tubo criboso** de floema.

Después de pasar a través de las células endodérmicas, el agua entra al xilema de la raíz, con frecuencia en uno de los brazos de xilema. Hasta este punto, la ruta del agua ha sido horizontal desde el suelo hacia el centro de la raíz:

pelo radical/epidermis ⟶ corteza ⟶ endodermis ⟶ periciclo ⟶ xilema de raíz

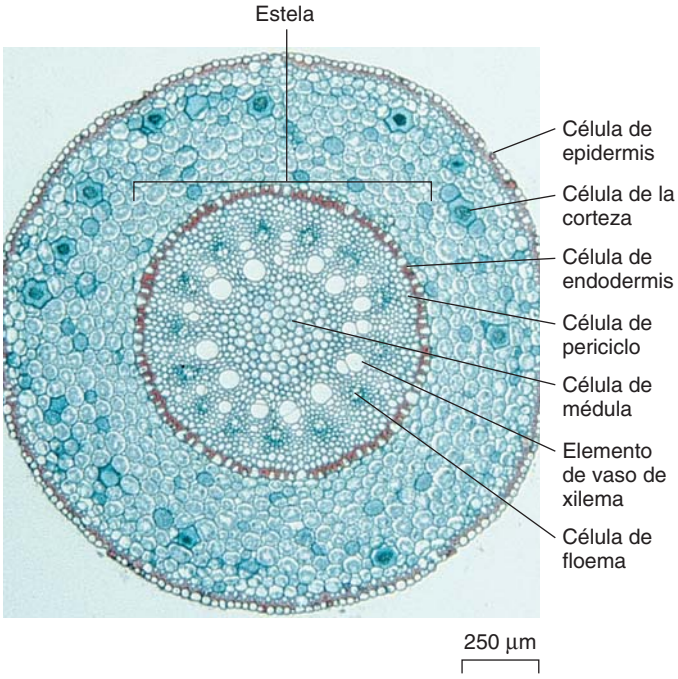
Una vez que el agua entra al xilema, se transporta hacia arriba a través del xilema de la raíz hacia el xilema del tallo y desde ahí hacia el resto de la planta.

Una dirección de conducción del floema es desde las hojas, donde se elabora azúcar mediante fotosíntesis, hacia la raíz, donde el azúcar se usa para el crecimiento y mantenimiento de los tejidos de la raíz o se almacena, generalmente como almidón. Otra dirección de conducción del floema es desde la raíz, donde el azúcar se almacena como almidón, hacia otras partes de la planta, donde el azúcar se usa para crecimiento y mantenimiento de tejidos.

El *cámbium vascular*, que da origen a tejidos secundarios en las plantas leñosas, se encuentra entre el xilema y el floema. Puesto que tiene un núcleo interior de tejido vascular, la raíz eudicotiledónea primaria carece de **médula**, un tejido fundamental que se encuentra en los centros de muchos tallos y raíces.

El xilema no forma el tejido central en algunas raíces monocotiledóneas

Las raíces monocotiledóneas varían considerablemente en estructura interna en comparación con las raíces eudicotiledóneas. Las capas que se encuentran en algunas raíces monocotiledóneas, a partir desde el exterior, son epidermis, corteza, endodermis y periciclo (**FIGURA 36-8**). A diferencia del xilema en las raíces eudicotiledóneas herbáceas, el xilema en muchas raíces monocotiledóneas no forma un cilindro sólido en el centro. En vez



Cengage

FIGURA 36-8 **MO de una sección transversal de una raíz monocotiledónea**

Se muestra una raíz de zarzaparrilla (*Smilax*). Como en las raíces eudicotiledóneas herbáceas, la corteza de una raíz monocotiledónea es extensa.

de ello, floema y xilema están en haces alternos separados distribuidos alrededor de la médula central, que consiste en células de parénquima.

Dado que virtualmente ninguna monocotiledónea tiene crecimiento secundario, no existe cámbium vascular en las raíces monocotiledóneas. A pesar de su carencia de crecimiento secundario, las monocotiledóneas de larga vida, como las palmeras, pueden tener raíces engrosadas producto de una forma modificada de crecimiento primario en el que células parenquimatosas en la corteza se dividen y alargan.

Las plantas leñosas tienen raíces con crecimiento secundario

Las plantas que producen tallos con crecimiento secundario también producen raíces con crecimiento secundario. Dichas plantas, gimnospermas y eudicotiledóneas leñosas, tienen crecimiento primario en meristemas apicales y crecimiento secundario en meristemas laterales. La producción de tejidos secundarios ocurre a cierta distancia atrás de las puntas de las raíces y resulta de la actividad de los mismos dos meristemas laterales que se encuentran en los tallos leñosos: el cámbium vascular y el cámbium de corcho. Las grandes raíces de los árboles con frecuencia son enormes y tienen tanto madera como corteza. En climas templados, la madera de raíces y tallos muestra anillos anuales en sección transversal.

Antes de comenzar el crecimiento secundario en una raíz, el **cámbium vascular** se encuentra entre el xilema primario y el floema primario (**FIGURA 36-9**). Al inicio del crecimiento secundario, el cámbium vascular se extiende hacia el periciclo, que se desarrolla en cámbium vascular opuesto a los brazos de xilema. Como resultado, el periciclo vincula las secciones separadas de cámbium vascular de modo que éste se convierte en un bucle continuo no circular de células en sección transversal. Conforme el cámbium vascular se divide para producir tejidos secundarios, a la larga forma un cilindro de cámbium vascular que sigue dividiéndose, lo que produce xilema secundario (madera) en el interior y floema secundario (corteza interior) en el exterior. La raíz aumenta en circunferencia (grosor) y el cámbium vascular sigue moviéndose hacia afuera.

Epidermis, corteza, endodermis y floema primario gradualmente se separan conforme la raíz aumenta en circunferencia. La epidermis de la raíz se sustituye con **peridermo**, compuesto de células de corcho y parénquima de corcho, ambos producidos por el **cámbium de corcho** (la última figura en la tabla 33-4 muestra una MO de peridermo). El cámbium de corcho en la raíz surge inicialmente de regiones en el periciclo.

Algunas raíces están especializadas para funciones poco usuales

Las raíces adventicias usualmente surgen a partir de los nodos de los tallos. Muchas raíces adventicias aéreas están adaptadas para funciones distintas a anclaje, absorción, conducción o almacenamiento. Las **raíces de soporte** son raíces adventicias que se desarrollan a partir de ramas o un tallo vertical y crecen hacia abajo, al suelo, para ayudar a sostener la planta en una posición erguida (**FIGURA 36-10a**). Las raíces de soporte son más comunes en monocotiledóneas que en eudicotiledóneas. Maíz y sorgo, ambas monocotiledóneas, son plantas herbáceas que producen raíces de soporte. Muchos árboles eudicotiledóneos tropicales y subtropicales, como el mangle rojo, también producen raíces de soporte.

Las raíces de muchos árboles de pluviselva son poco profundas y concentradas cerca de la superficie en una estera de sólo algunos centímetros de grueso. La alfombrilla de raíz captura y absorbe casi todos los minerales liberados de las hojas por descomposición. Bases o refuerzos abultados llamados **contrafuertes** mantienen a los árboles erguidos y ayudan en la extensa distribución de las raíces poco profundas (**FIGURA 36-10b**).

En ambientes pantanosos o de marea, donde el suelo está inundado o anegado, algunas raíces crecen hacia arriba hasta que están arriba del nivel de la marea alta. Aun cuando las raíces viven en el suelo, todavía requieren oxígeno para la respiración aeróbica. Los suelos inundados carecen de oxígeno, de modo que estas raíces "respiradoras" aéreas, conocidas como **neumatóforos**, pueden ayudar a las raíces sumergidas en la obtención de oxígeno (**FIGURA 36-10c**). Los neumatóforos, que también ayudan a anclar la planta, tienen un sistema bien desarrollado de espacios de aire internos que es continuo con las partes sumergidas de la raíz, lo que presumiblemente permite el intercambio de gases. Los mangles blanco y negro son ejemplos de plantas con neumatóforos.

Las plantas trepadoras y las **epifitas**, que son plantas que crecen adheridas a otras plantas, tienen raíces aéreas que anclan la planta a la corteza, rama u otra superficie donde crecen. Algunas epifitas tienen raíces aéreas especializadas para funciones distintas al anclaje. Ciertas orquídeas epifitas, por ejemplo, tienen raíces fotosintéticas (**FIGURA 36-10d**). Las raíces epifitas también pueden absorber humedad.

Algunas epifitas parásitas, como el muérdago, tienen raíces modificadas que penetran los tejidos de la planta huésped y absorben agua. Otra planta que comienza su vida como epifita es la higuera estranguladora, que produce largas raíces que a la larga llegan al suelo y anclan la planta (ahora un árbol en lugar de una epifita) en el suelo. El árbol sobre el cual originalmente creció la higuera estranguladora con frecuencia muere conforme la higuera crece alrededor de él, compite con él por luz y otros recursos, y comprime su floema secundario.

PUNTO CLAVE **La producción de tejidos secundarios en raíces, como la que ocurre en los tallos, es resultado de la actividad de dos meristemas laterales: el cámbium vascular y el cámbium de corcho.**

1 Tejidos en raíz primaria.

2 Al inicio del crecimiento secundario, el cámbium vascular se extiende hacia el periciclo, y forma un bucle no circular continuo.

3 El cámbium vascular produce xilema secundario hacia su interior y floema secundario hacia su exterior.

4 El anillo de cámbium vascular gradualmente se vuelve circular. Conforme el cámbium vascular sigue dividiéndose, se destrozan epidermis, corteza y floema primario ubicados en la corteza exterior.

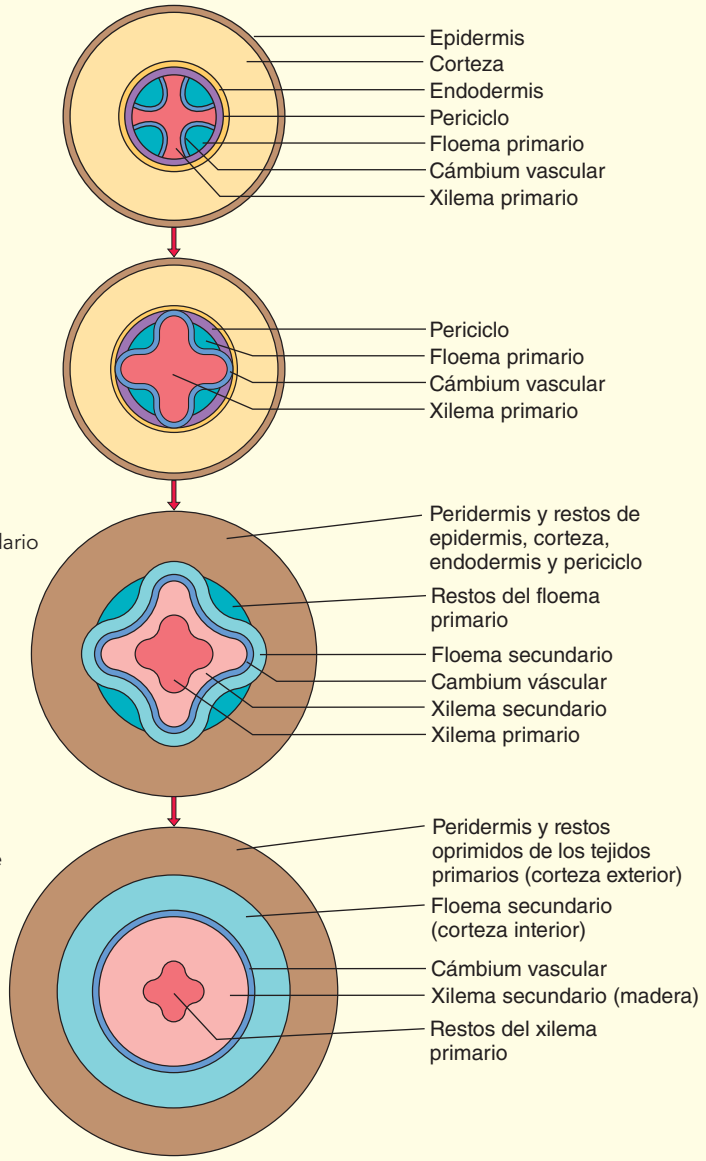


FIGURA 36-9 Desarrollo de tejidos vasculares secundarios en una raíz primaria
Las figuras no están dibujadas a escala debido a limitaciones de espacio; en realidad, el xilema primario es del mismo tamaño en los cuatro diagramas, pero diferencias en escala hacen que el xilema parezca de diferentes tamaños.

Repaso

- ¿Cuáles son las ventajas de un sistema de raíz principal? ¿De un sistema de raíz fibrosa?
- Si usted examinara una sección transversal de una raíz primaria de una planta con flores, ¿cómo determinaría si es eudicotiledónea o monocotiledónea?
- ¿Qué es el simplasto? ¿El apoplasto?
- ¿Cómo una raíz eudicotiledónea herbácea desarrolla tejidos secundarios?
- ¿Cuáles son las funciones de cada uno de los siguientes: raíces de soporte, contrafuertes y neumatóforos?

36.2 ASOCIACIONES E INTERACCIONES DE RAÍCES

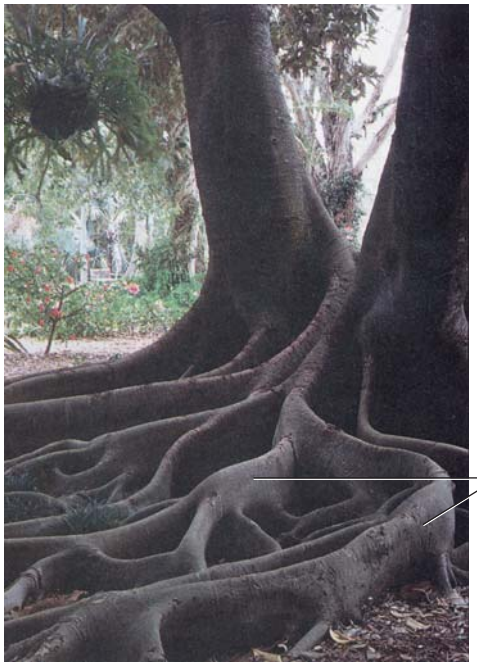
OBJETIVO DE APRENDIZAJE

6 Mencionar y describir dos relaciones mutualistas entre raíces y otros organismos.

Conforme las raíces de una planta individual se extienden a través del suelo, con frecuencia encuentran las raíces de plantas relacionadas o no relacionadas. La naturaleza de estas interacciones básicamente es desco-

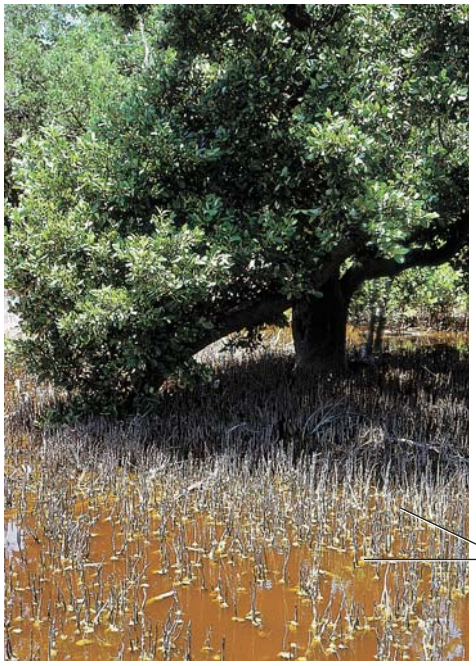
Linda R. Berg

(a) Las raíces de soporte son raíces adventicias que surgen cerca de la base del tallo y brindan soporte adicional. El bacua (*Pandanus*) tiene un elaborado conjunto de raíces de soporte aéreas. Fotografiado en Kauai, Hawai.



John Arnaldi

(b) Los árboles de la pluviselva generalmente poseen contrafuertes que los sostienen en el suelo poco profundo, con frecuencia húmedo. Se muestran los contrafuertes del banyan australiano (*Ficus macrophylla*). Fotografiado en Selby Gardens, en Sarasota, Florida.



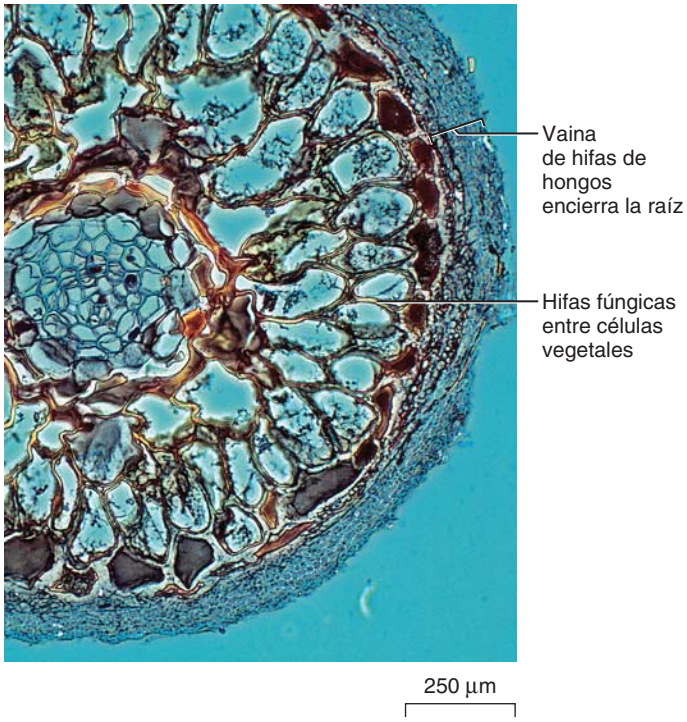
Robert and Linda Mitchell

(c) El mangle blanco (*Laguncularia racemosa*) produce neumatóforos, que se muestran sobresaliendo del fango húmedo en primer plano. Los neumatóforos pueden proporcionar oxígeno a las raíces enterradas en suelo anaerobio (deficiente en oxígeno). Fotografiado en Isla del Carmen, México.

John Arnaldi

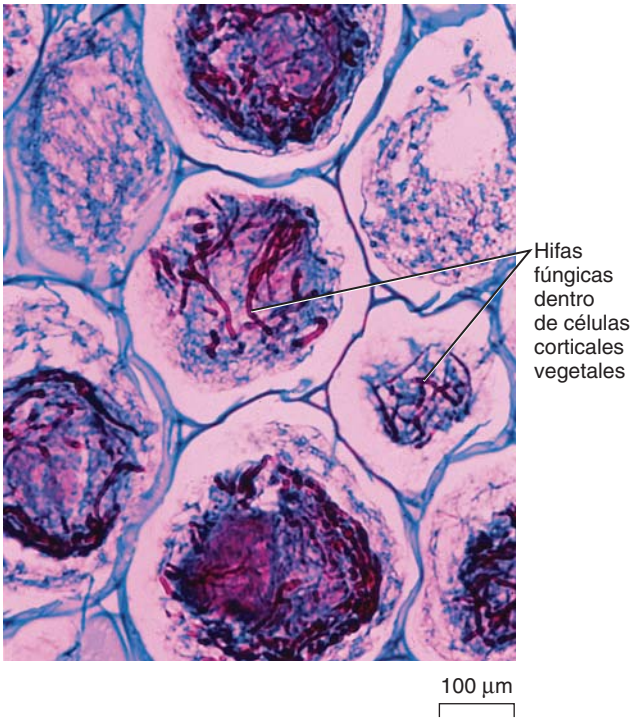
(d) La orquídea polilla (*Phalaenopsis* híbrida) tiene raíces aéreas fotosintéticas.

FIGURA 36-10 **Raíces especializadas**



Robert Knauft/Biology Media/Photo Researchers, Inc.

(a) MO de ectomicorriza, asociación fúngica que forma una vaina alrededor de la raíz. Las hifas fúngicas penetran la raíz entre las células corticales pero no entran a las células.



Cabisco/Visuals Unlimited

(b) MO de endomicorriza, asociación fúngica en la que las hifas fúngica penetran células de raíz. Las hifas ayudan a entregar y recibir nutrientes. Las raíces de la mayoría de las especies de plantas vasculares están colonizadas por endomicorrizas.

U.S. Department of Energy

(c) Cuerpo fructífero del hongo micorrizo *Laccaria bicolor*, que coloniza las raíces de plántulas de abeto de Douglas.

FIGURA 36-11 Micorrizas

Las micorrizas mejoran el crecimiento de la planta al proporcionar minerales esenciales a las raíces.

nocida, pero muchos estudios sugieren que las raíces están involucradas en formas complejas, y en ocasiones reconocen la identidad de raíces vecinas y modifican su crecimiento en concordancia. Por ejemplo, se ha demostrado que las raíces de las fresas silvestres crecen más vigorosamente cuando encuentran raíces de hiedra terrestre; en contraste, el crecimiento de la raíz de las hiedras terrestres es inhibido por las raíces de la fresa. Dichas asociaciones de las raíces afectan la dinámica comunitaria en los ecosistemas naturales y pueden afectar la productividad de los ecosistemas agrícolas.

Las raíces de las especies de plantas terrestres pueden formar relaciones **mutualistas** (es decir, mutuamente benéficas) con ciertos microorganismos del suelo: *hongos micorrizos* y *rizobios*. Tales relaciones mutualistas brindan a las plantas acceso a minerales esenciales que tienen un suministro limitado en el suelo.

Las micorrizas facilitan la ingesta de minerales esenciales por parte de las raíces

Las asociaciones subterráneas entre raíces y ciertos hongos, conocidas como **micorrizas**, se encuentran virtualmente en todos los ecosistemas terrestres. Las micorrizas permiten la transferencia de materiales (como compuestos de carbono producidos por fotosíntesis) de las raíces al hongo. Al mismo tiempo, minerales esenciales, como fósforo, se mueven del hongo a las raíces de la planta huésped. El cuerpo con forma de hebra del compañero fúngico se extiende en el suelo y extrae minerales más allá del alcance de las raíces de la planta. En algunas micorrizas, el micelio fúngico rodea la raíz como una vaina; en otras, el hongo penetra las paredes celulares de la corteza radical y forma **arbúsculos** en ramificación (**FIGURA 36-11**; vea también la figura 29-11).

La relación micorriza es antigua: algunos de los fósiles conocidos más antiguos (de hace aproximadamente 400 millones de años de antigüedad) contienen hongos micorrizos en las raíces. La relación micorriza es mutuamente benéfica porque, cuando la micorriza no está presente, ni el hongo ni la planta crecen bien (vea la figura 29-19). La red de hifas de las micorrizas parece interconectar las raíces de diferentes especies de plantas en la comunidad, de modo que los compuestos de carbono pueden fluir de una planta a otra a través de su compañero fúngico mutuo.

En 2008, un equipo internacional de varias docenas de científicos reportó en la revista *Nature* la secuenciación del genoma de un hongo ectomicorrizo, *Laccaria bicolor*. Los científicos identificaron muchos genes que codifican *pequeñas proteínas segregadas* que pudieran involucrarse en el establecimiento de la relación mutualista entre el hongo y su compañero vegetal (vea la figura 36-11c). Las funciones de estas proteínas no se conocen en la actualidad, pero muchas sólo se expresan cuando el hongo y la raíz vegetal están en contacto para formar una micorriza.

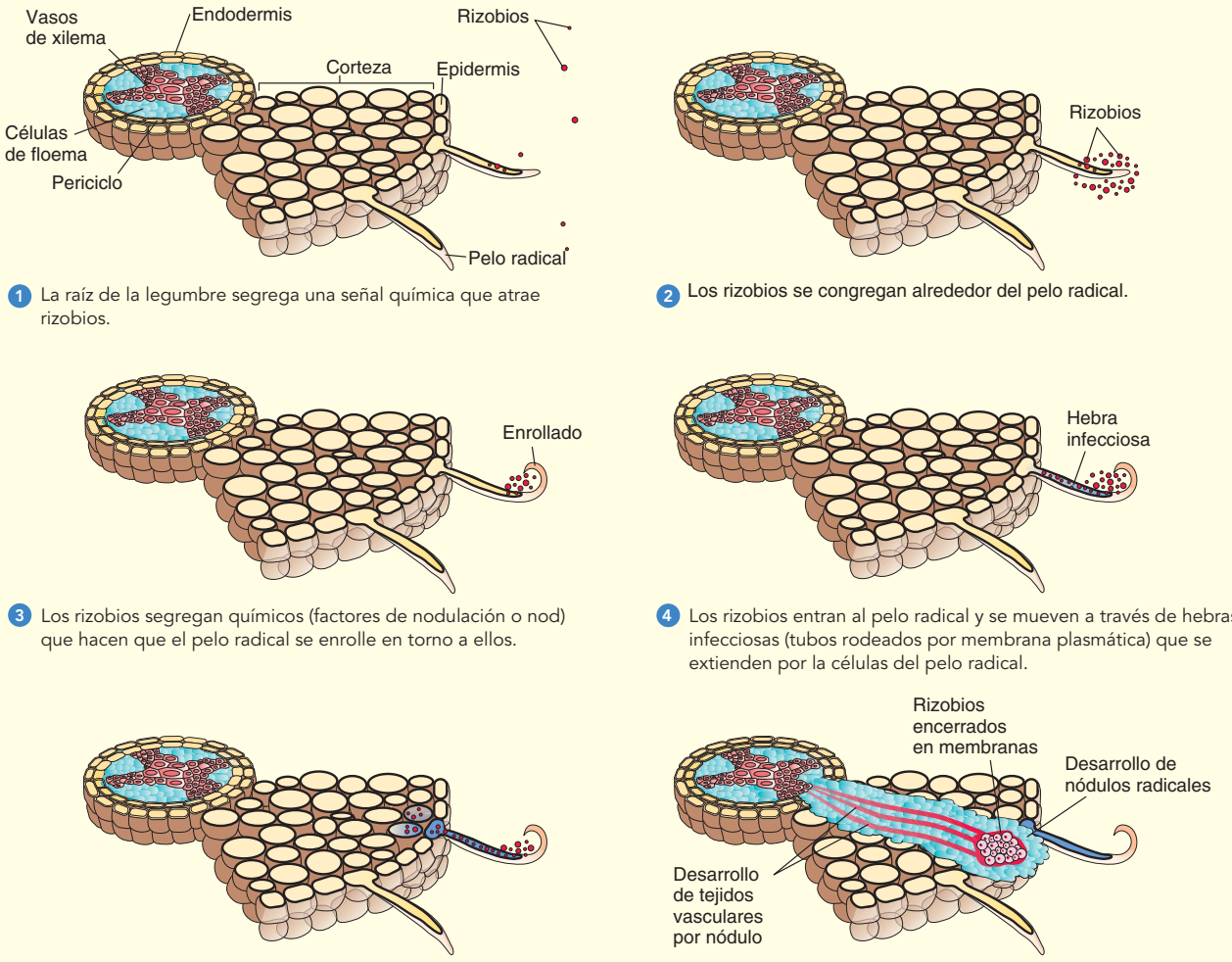
Las bacterias rizobias fijan nitrógeno en las raíces de las plantas leguminosas

Ciertas bacterias fijadoras de nitrógeno, llamadas colectivamente **rizobios**, forman asociaciones con las raíces de las plantas leguminosas, trébol, guisantes y soja, por ejemplo. Los **nódulos** (hinchazones) que albergan millones de rizobios se desarrollan en las raíces (vea la figura 55-9). Hay evidencia que indica que la relación rizobia evolucionó mucho después que la relación micorriza; a diferencia de las micorrizas, que infectan a la mayoría de las especies vegetales, los rizobios infectan casi exclusivamente plantas de la familia de las legumbres, que evolucionaron hace alrededor de 70 millones de años. (También se han descubierto algunas otras asociaciones planta-bacteria que fijan nitrógeno.)

Como con las micorrizas, la asociación entre bacteria fijadora de nitrógeno y raíces de legumbres es mutuamente benéfica. Las bacterias reciben productos fotosintéticos de las plantas mientras ayudan a éstas a satisfacer sus necesidades de nitrógeno al producir amoniaco (NH_3) a partir del nitrógeno atmosférico.

Durante varias décadas, los biólogos han estudiado la base molecular de las asociaciones entre plantas y bacterias fijadoras de nitrógeno. Los dos compañeros en esta asociación usan **señalización celular**, esto es, un diálogo molecular de ida y vuelta entre ellas, para establecer contacto y desarrollar nódulos. Cuando el suelo contiene un bajo nivel de nitrógeno, las raíces de las legumbres segregan atrayentes químicos (flavonoides) hacia los que nadan los rizobios (**FIGURA 36-12**).

PUNTO CLAVE **Mucho del nitrógeno producido por las bacterias fijadoras de nitrógeno en los nódulos radicales de las legumbres se transporta en los tejidos vasculares a todo el cuerpo de la planta, incluidas las semillas.**



1 La raíz de la legumbre segrega una señal química que atrae rizobios.

2 Los rizobios se congregan alrededor del pelo radical.

3 Los rizobios segregan químicos (factores de nodulación o nod) que hacen que el pelo radical se enrolle en torno a ellos.

4 Los rizobios entran al pelo radical y se mueven a través de hebras infecciosas (tubos rodeados por membrana plasmática) que se extienden por la células del pelo radical.

5 Los rizobios se mueven desde la hebra infecciosa hacia las células en la corteza; cada bacteria está rodeada por una membrana.

6 Los químicos producidos por los rizobios inducen la división celular y la formación de nódulos radicales. Algunas células de nódulo están "infectadas" con numerosas bacterias.

FIGURA 36-12 Establecimiento de una relación entre rizobios y plantas leguminosas

Las moléculas de señal inicial producidas por los rizobios se llaman *factores de nodulación* o *factores nod*. Dichos factores nod ayudan a las células de los pelos radicales en las raíces de las leguminosas a reconocer la presencia de la bacteria; el reconocimiento es el primer paso en la infección por rizobios y el desarrollo de nódulos radicales. El factor nod aparentemente se adhiere a un receptor vegetal en la membrana plasmática del pelo radical. Esta unión dispara una cascada de **transducción de señales** dependientes de calcio dentro de las células de la raíz que alteran la expresión genética y el metabolismo, lo que resulta en la formación de nódulos. La hormona vegetal **citoquinina**, que dispara la división celular (vea el capítulo 38), está involucrada en la formación de nódulos radicales.

Algunos genes están involucrados en el inicio de las asociaciones micorrizas y rizobias

Puesto que micorrizas y rizobios infectan las raíces vegetales, algunos biólogos plantean la hipótesis de que los componentes genético y de transducción de señal involucrados en las relaciones micorrizas pudieron seleccionarse por las relaciones rizobias que evolucionaron mucho más tarde. Existe evidencia experimental para apoyar esta hipótesis. Algunos de los mismos genes que disparan la infección y cambian el desarrollo de la raíz para formar nódulos rizobiales también están involucrados en el establecimiento de las infecciones micorrizas. La evidencia incluye muchos mutantes leguminosos que los biólogos han identificado; dichos mutantes carecen de la capacidad para desarrollar nódulos por parte de rizobios y no pueden formar asociaciones micorrizas. Hallazgos moleculares también apoyan la hipótesis.

Repaso

- ¿Qué son los hongos micorrizos?
- ¿Qué son los rizobios?
- ¿En qué se parecen las micorrizas y los nódulos radicales? ¿En qué son diferentes?

36.3 EL AMBIENTE DEL SUELO

OBJETIVOS DE APRENDIZAJE

7 Describir los papeles de la meteorización, los organismos, el clima y la topografía en la formación del suelo.

8 Mencionar los cuatro componentes del suelo y la importancia ecológica de cada uno.

9 Describir cómo las raíces absorben iones minerales con carga positiva mediante el proceso de intercambio de cationes.

10 Distinguir entre macronutrientes y micronutrientes.

11 Explicar el impacto del agotamiento mineral y de la erosión del suelo sobre el crecimiento de las plantas.

Ahora se examinará el ambiente del suelo en el que viven la mayoría de las raíces. El **suelo** es una capa relativamente delgada de corteza de la Tierra que ha sido modificada mediante las acciones naturales del tiempo, los vientos, el agua y los organismos. Es fácil dar por hecho el suelo. Uno camina sobre y a lo largo de él durante su vida pero rara vez se detiene a pensar acerca de cuán importante es para la supervivencia. Grandes cantidades y tipos de organismos colonizan el suelo y dependen de él para su cobijo y alimentación. La mayoría de las plantas se anclan en el suelo, y de él reciben agua y minerales. Casi todos los elementos esenciales para el crecimiento vegetal se obtienen directamente del suelo. Con pocas excepciones, las plantas no pueden sobrevivir por ellas mismas sin el suelo, y dado que los humanos dependen de las plantas para su alimentación, tampoco los humanos podrían existir sin el suelo.

Por lo general, los suelos se forman a partir de rocas (llamadas "material progenitor") que gradualmente se rompe, o fragmenta, en partículas cada vez más pequeñas mediante **procesos de meteorización** biológicos, químicos y físicos (**FIGURA 36-13**). Dos factores importantes que trabajan en conjunto en la meteorización de las rocas son el clima y los organismos. Cuando respiran las raíces vegetales y otros organismos que viven en el suelo, producen dióxido de carbono (CO_2), que se difunde en el suelo y reacciona con el agua del suelo para formar ácido carbónico (H_2CO_3). Los organismos del suelo, como los líquenes, producen otros tipos de ácidos. Recuerde del capítulo 29 que un liquen es un organismo dual compuesto de un hongo y un fotótrofo (organismo fotosintético). Dichos ácidos escarban diminutas grietas, o fisuras, en la superficie de la roca; luego el agua se filtra en dichas grietas. Si el material progenitor se ubica en un clima templado, el congelamiento y descongelamiento alternados del agua durante el invierno hacen que las grietas se agranden, lo que desprende pequeños trozos de roca. Entonces plantas pequeñas pueden establecerse y enviar sus raíces hacia las grietas más grandes, lo que fractura aún más la roca.

La topografía, las características superficiales de una región como son la presencia o ausencia de montañas y valles, también está involu-

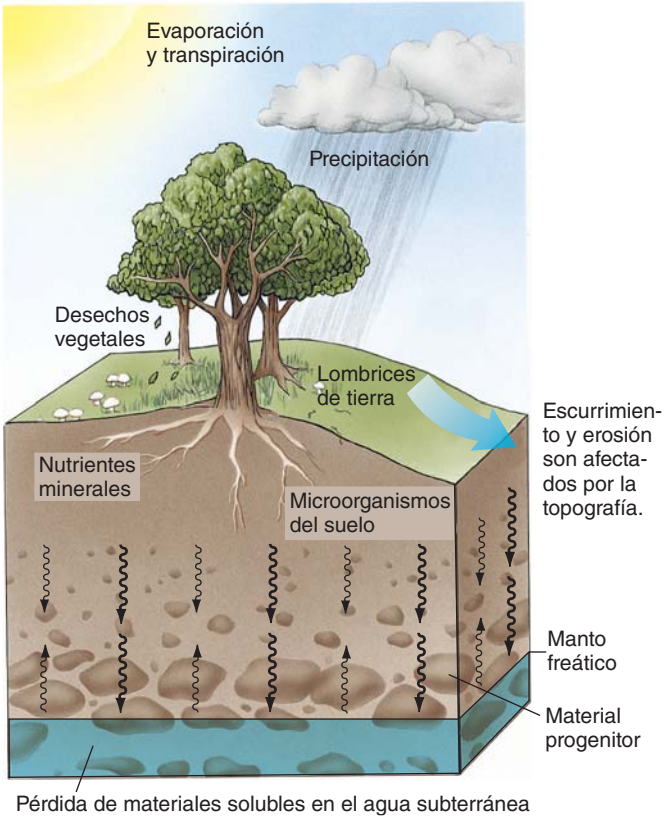


FIGURA 36-13 La dinámica de la formación del suelo

Meteorización, clima, topografía y organismos interactúan con la corteza terrestre para formar suelo, el material que sostiene las plantas y muchos otros organismos sobre la tierra.

crada en la formación del suelo. Las pendientes inclinadas con frecuencia tienen poco o nada de suelo sobre ellas, porque el suelo y las rocas continuamente se transportan por las laderas mediante la gravedad. El escurrimiento producido por la precipitación tiende a amplificar la erosión en las laderas muy inclinadas. Las pendientes moderadas, en contraste, pueden alentar la formación de suelos profundos.

La desintegración de roca sólida en partículas minerales cada vez más finas en el suelo tarda un tiempo considerable, en ocasiones miles de años. El suelo se forma constantemente conforme la meteorización del material progenitor bajo el suelo ya formado sigue agregando nuevo suelo.

El suelo está compuesto de minerales inorgánicos, materia orgánica, aire y agua

El suelo abarca cuatro componentes distintos: partículas minerales inorgánicas (que constituyen alrededor del 45% de un suelo típico), materia orgánica (aproximadamente 5%), agua (más o menos 25%) y aire (un 25%). Las plantas, animales, hongos y microorganismos que habitan el suelo interactúan con él, y los minerales continuamente se reciclan del suelo a los organismos, que los usan en sus procesos biológicos. Cuando los organismos mueren, bacterias y otros organismos del suelo descomponen los restos y regresan los minerales al suelo.

Las partículas minerales inorgánicas, que vienen de roca meteorizada, ofrecen anclaje y minerales esenciales para las plantas, así como espacio vacío para el agua y el aire. Puesto que diferentes rocas consisten en diferentes minerales, los suelos varían en composición mineral y propiedades químicas. Las rocas ricas en aluminio forman suelos ácidos, por ejemplo, mientras que las rocas que contienen silicatos de magnesio y hierro forman suelos que pueden tener déficit de calcio, nitrógeno y fósforo. Además, los suelos formados a partir del mismo tipo de material progenitor pueden no desarrollarse en la misma forma porque otros factores difieren, como meteorización, topografía y organismos.

La *textura*, o característica estructural, de un suelo está determinada por los porcentajes (por peso) de las partículas minerales inorgánicas con diferente peso (arena, limo y arcilla) que contiene. Las asignaciones de tamaño para arena, limo y arcilla brindan a los científicos del suelo una forma de clasificar la textura del suelo. Las partículas mayores a 2 mm de diámetro, llamadas grava o piedras, no son consideradas partículas de suelo porque no tienen algún valor directo para las plantas. Las partículas de suelo más grandes se llaman "arena" (0.02 a 2 mm de diámetro); las partículas de tamaño medio, "limo" (0.002 a 0.02 mm de diámetro); y las partículas más pequeñas, "arcilla" (menos de 0.002 mm de diámetro). Las partículas de arena son suficientemente grandes como para verse con facilidad a simple vista, y las partículas de limo (que tienen el tamaño aproximado de partículas de harina) pueden verse con un microscopio óptico ordinario. La mayoría de las partículas de arcilla pueden verse solamente bajo un microscopio electrónico.

La textura de un suelo afecta muchas de las propiedades de dicho suelo, lo que a su vez influye en el crecimiento de las plantas. El componente arcilloso de un suelo es particularmente importante para determinar muchas de sus características porque las partículas de arcilla tienen la mayor área superficial de todas las partículas de suelo. Si las áreas superficiales de aproximadamente 450 g de partículas de arcilla se tendieran lado a lado, ocuparían 1 hectárea.

Cada partícula de arcilla tiene cargas eléctricas predominantemente negativas en su superficie exterior que atraen y ligan de manera reversible **cationes**, que son iones minerales con carga positiva como el potasio (K^+) y el magnesio (Mg^{2+}). Dado que muchos cationes son esenciales para el crecimiento de las plantas, la adhesión de cationes a las partículas del suelo es un aspecto importante de la fertilidad del suelo. Las raíces segregan protones (H^+), que se intercambian por otros iones minerales con carga positiva que se adhieren a la superficie las partículas del suelo, en un proceso conocido como **intercambio de cationes**. Estos iones "liberados" y el agua que forma una película alrededor de las partículas del suelo son absorbidos por las raíces de las plantas (**FIGURA 36-14**).

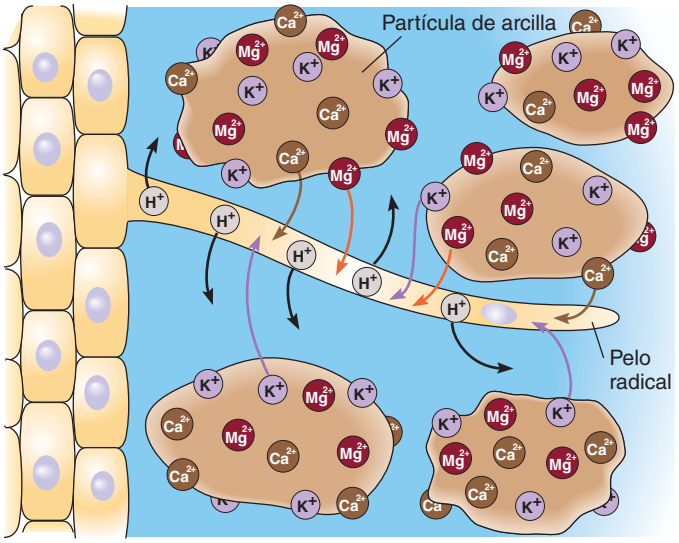


FIGURA 36-14 Intercambio de cationes

Partículas de arcilla con carga negativa se ligan a cationes minerales con carga positiva, lo que los mantiene en el suelo. Las raíces bombean protones (H^+) hacia afuera, que se intercambian por los cationes, lo que facilita su absorción.

En contraste, los **aniones**, que son iones minerales con carga negativa, son repelidos por las cargas superficiales negativas de las partículas de arcilla y tienden a permanecer en disolución. Los aniones como los nitratos (NO_3^-) con frecuencia son eliminados de la zona de la raíz por el agua que se mueve a través del suelo.

El suelo siempre contiene una mezcla de partículas con diferentes tamaños, pero las proporciones varían de un suelo a otro. Un *loam*, que es un suelo ideal para la agricultura, tiene una combinación óptima de diferentes tamaños de partículas de suelo: contiene aproximadamente 40% de arena y limo y alrededor de 20% de arcilla. Por lo general, las partículas más grandes ofrecen sostén estructural, aireación y permeabilidad al suelo, mientras que las partículas más pequeñas se ligan en agregados, o terrones, y mantienen minerales y agua. Los suelos con proporciones más grandes de arena no son deseables para la mayoría de las plantas, pues no retienen bien el agua y los iones minerales. Las plantas que crecen en dichos suelos son más susceptibles a la sequía y las deficiencias minerales. Los suelos con proporciones más grandes de arcilla tampoco son deseables para la mayoría de las plantas porque ofrecen mal drenaje y con frecuencia no brindan suficiente oxígeno. Los suelos arcillosos que se usan en la agricultura tienden a ser compactos, lo que reduce el número de espacios de suelo que puedan llenarse con agua y aire.

La materia orgánica del suelo consiste en desechos y restos de organismos del suelo

La materia orgánica del suelo está compuesta de hojarasca (hojas y ramas muertas sobre la superficie del suelo); heces (excremento animal) y los restos muertos de plantas, animales y microorganismos en varias etapas de descomposición. A la materia orgánica la descomponen microorganismos, en particular bacterias y hongos, que habitan el suelo. Durante la descomposición, iones minerales esenciales se liberan hacia el suelo, donde pueden enlazarse con partículas del suelo o absorberse por las raíces de las plantas.

La materia orgánica aumenta la capacidad de retención de agua del suelo al actuar en forma muy parecida a una esponja. Por esta razón los jardineros con frecuencia agregan materia orgánica a los suelos, especialmente a los suelos arenosos, que naturalmente son bajos en materia orgánica.

La porción orgánica parcialmente decadente del suelo se conoce como **humus**. El humus, que no es un solo compuesto químico sino una mezcla de muchos compuestos orgánicos, liga iones minerales y retiene agua. En promedio, el humus persiste en el suelo agrícola durante más o menos 20 años. Ciertos componentes del humus pueden persistir en el suelo durante cientos de años. Aunque el humus es un tanto resistente al decaimiento, una sucesión de microorganismos lo reduce gradualmente a dióxido de carbono, agua y minerales.

Alrededor de 50% del volumen del suelo está compuesto de espacios vacíos

El suelo tiene numerosos espacios vacíos de diferente tamaño alrededor y entre las partículas de suelo. Los espacios vacíos ocupan aproximadamente el 50% del volumen de un suelo y están llenos con proporciones variables de aire y agua. Tanto el aire como el agua que están en el suelo son necesarios para producir un suelo húmedo pero aireado que sostenga a las plantas y a otros organismos que habitan el suelo. El agua por lo general se retiene en los poros más pequeños, mientras que el aire se encuentra en los poros más grandes. Después de una lluvia prolongada, casi todos los espacios pueden llenarse con agua, pero el agua escurre rápidamente desde los poros más grandes, lo que lleva aire de la atmósfera a dichos espacios.

El aire del suelo contiene los mismos gases que el aire atmosférico, aunque por lo general están presentes en diferentes proporciones. Como resultado de la respiración de los organismos del suelo, hay menos oxígeno y más dióxido de carbono en el aire del suelo que en el aire atmosférico. (La respiración aeróbica usa oxígeno y produce dióxido de carbono.) Entre los gases importantes en el suelo están oxígeno (O_2), requerido por los organismos del suelo para respiración aerobia; nitrógeno (N_2), utilizado por las bacterias fijadoras de nitrógeno; y dióxido de carbono (CO_2), involucrado en la meteorización del suelo.

El agua del suelo se origina como precipitación, que drena hacia abajo, o como agua subterránea (agua almacenada en roca subterránea porosa), que se eleva desde el manto freático (el nivel más alto del agua subterránea). El agua del suelo contiene bajas concentraciones de minerales disueltos que entran a las raíces de las plantas cuando absorben agua. El agua no ligada a partículas de suelo o absorbida por raíces se filtra (se mueve hacia abajo) a través del suelo, y lleva consigo minerales disueltos. La remoción de materiales disueltos del suelo mediante filtración del agua se llama **lixiviación**. La deposición de material lixiviado en las capas inferiores de suelo se conoce como **iluviación**. Compuestos de hierro y aluminio, humus y arcilla son algunos materiales iluviales que pueden recolectarse en la porción bajo la superficie del suelo. Algunas sustancias lixivian por completo del suelo porque son tan solubles que migran hacia el agua subterránea. También es posible que el agua que se mueve *hacia arriba* a través del suelo transporte materiales disueltos con ella.

Los organismos del suelo forman un ecosistema complejo

Una sola cucharadita de suelo agrícola fértil puede contener millones de microorganismos, como bacterias, hongos, algas, protozoarios, así como nemátodos microscópicos y otros gusanos. Otros organismos también colonizan el ecosistema del suelo, incluidas raíces de plantas, lombrices de tierra, insectos, topos, serpientes y marmotas (**FIGURA 36-15**). Los más numerosos en el suelo son las bacterias, cuyo número es de cientos de millones por gramo de suelo. Científicos han identificado alrededor de 170,000 especies de organismos del suelo, pero miles permanecen sin identificar. Poco se sabe acerca de los papeles e interacciones de los organismos del suelo, en parte porque es difícil estudiar sus actividades bajo condiciones naturales.

Los gusanos son algunos de los organismos más importantes que viven en el suelo. Las lombrices de tierra, probablemente uno de los más familiares habitantes del suelo, ingieren suelo y obtienen energía y materiales brutos al digerir humus. Las *deyecciones*, trozos de suelo que pasaron a través del tubo digestivo de una lombriz de tierra, se depositan

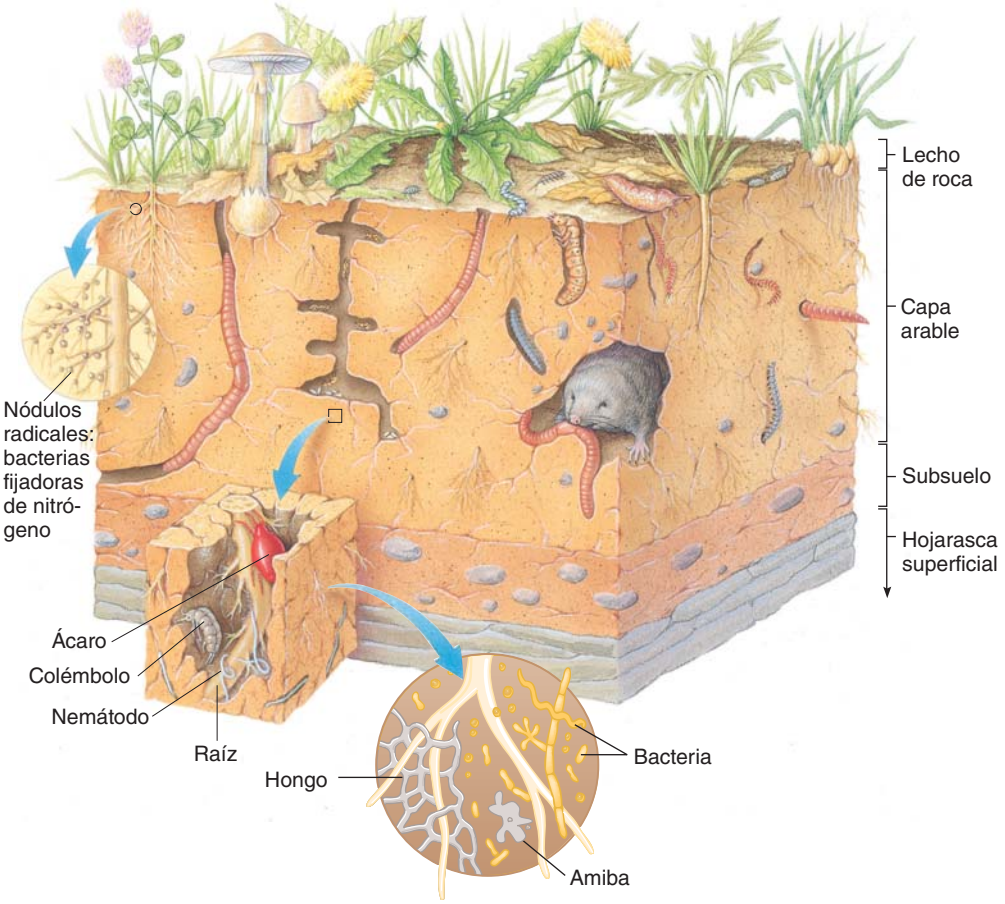


FIGURA 36-15 **Diversidad de vida en suelo fértil**
Plantas, algas, protozoarios, hongos, bacterias, lombrices de tierra, platelmintos, nemátodos, insectos, arañas y ácaros, y animales de madriguera como topos y marmotas, viven en el suelo.

sobre o cerca de la superficie del suelo. De esta forma, los minerales de las capas más profundas se llevan hacia las capas superiores. Los túneles de las lombrices de tierra sirven para airear el suelo, y los cadáveres y productos de desecho de los gusanos agregan material orgánico al suelo.

Las hormigas viven en el suelo en gran cantidad, y construyen túneles y cámaras que ayudan a airearlo. Los miembros de los hormigueros forrajean sobre la superficie trocitos de alimento, que transportan hacia sus nidos. Sin embargo, no todo este alimento es consumido y su eventual descomposición ayuda a aumentar la materia orgánica del suelo. Muchas hormigas también son indispensables en la reproducción vegetal porque entierran semillas en el suelo (lo que se estudia en el capítulo 37).

El pH del suelo afecta sus características y el crecimiento de las plantas

La acidez se mide usando la escala pH, que se extiende desde 0 (extremadamente ácido) al 7.0 (neutro) hasta 14.0 (extremadamente alcalino). El pH de la mayoría de los suelos varía de 4.0 a 8.0, pero algunos suelos están fuera de este rango. El suelo de Pygmy Forest en Mendocino County, California, es extremadamente ácido (pH de 2.8 a 3.9). En el otro extremo, ciertos suelos en Death Valley, California, tienen un pH de 10.5.

Las plantas son afectadas por el pH del suelo, en parte debido a que la solubilidad de ciertos minerales varía con las diferencias en pH. Los minerales solubles puede absorberlos la planta, mientras que no puede hacer lo mismo con las formas insolubles. A un bajo pH, por ejemplo, aluminio y manganeso en el agua del suelo son más solubles y en ocasiones los absorben las raíces en concentraciones tóxicas. A mayor pH, ciertas sales minerales esenciales para el crecimiento de las plantas, como el fosfato de calcio, se vuelven menos solubles y por lo tanto menos disponibles para las plantas.

El pH del suelo también afecta la lixiviación de los minerales. Un suelo ácido tiene menos capacidad para ligar iones con carga positiva porque las partículas del suelo también ligan abundantes protones (**FIGURA 36-16**). Como resultado, ciertos iones minerales esenciales para el crecimiento vegetal, como el potasio (K^+), lixivian con más facilidad del suelo ácido. El pH óptimo del suelo para el crecimiento de la mayoría de las plantas es 6.0 a 7.0, porque la mayoría de los minerales esenciales están disponibles para las plantas en dicho rango de pH.

La **precipitación ácida**, un tipo de contaminación aérea en la que los ácidos sulfúrico y nítrico producidos por actividades humanas cae al suelo como lluvia, aguanieve, nieve o neblina ácidos, puede reducir severamente el pH del suelo. La precipitación ácida es uno de muchos factores implicados en el **declive forestal**, el gradual deterioro, y con frecuencia muerte, de árboles que se observa en muchos bosques europeos y norteamericanos en décadas recientes. El declive forestal puede ser en parte el resultado de cambios en el suelo, como la lixiviación de cationes esenciales, causada por precipitación ácida. En los bosques de Europa central que experimentan declive forestal, por ejemplo, se ha demostrado una fuerte correlación entre daño forestal y química del suelo alterada por precipitación ácida.

El suelo proporciona la mayoría de los minerales que se encuentran en las plantas

En la Tierra existen más de 90 elementos que ocurren en la naturaleza, y más de 60 de ellos, incluidos elementos tan comunes como el carbono y tan raros como el oro, se encuentran en los tejidos vegetales. No obstante, no todos estos elementos son esenciales para el crecimiento de las plantas.

Diecinueve elementos son esenciales para la mayoría de las plantas, no para todas (**TABLA 36-1**). Diez de éstos se requieren en cantidades bastante grandes (mayores que 0.05% de peso seco) y por lo tanto se conocen como **macronutrientes**. Los macronutrientes incluyen carbono, hidrógeno, oxígeno, nitrógeno, potasio, calcio, magnesio, fósforo, azufre y silicio. Los restantes nueve **micronutrientes** son necesarios en cantidades traza (menos de 0.05% de peso seco) para el crecimiento y desarrollo vegetales normales. Los micronutrientes incluyen cloro, hierro, boro, manganeso, sodio, cinc, cobre, níquel y molibdeno.

Cuatro de los 19 elementos (carbono, oxígeno, hidrógeno y nitrógeno) provienen directa o indirectamente del agua del suelo o de gases en la atmósfera. El carbono se obtiene a partir de dióxido de carbono en la atmósfera durante la fotosíntesis. El oxígeno se obtiene del oxígeno atmosférico (O_2) y del agua (H_2O). El agua también suministra hidrógeno a la planta. Las plantas absorben su nitrógeno del suelo como iones de sales nitrogenadas, pero el nitrógeno en las sales nitrogenadas a final de cuentas proviene del nitrógeno atmosférico (N_2). Los restantes 15 elementos esenciales se obtienen del suelo como iones minerales disueltos. Su fuente última es el material progenitor del que se forma el suelo.

Examine ahora las principales funciones de los elementos esenciales. Carbono, hidrógeno y oxígeno se encuentran como parte de la estructura de todas las moléculas con importancia biológica, incluidos lípidos, carbohidratos, ácidos nucleicos y proteínas. El nitrógeno es parte de proteínas, ácidos nucleicos y clorofila.

El potasio, que las plantas usan en cantidades muy sustanciales, no se encuentra en un compuesto orgánico específico en las células vegetales. En vez de ello, permanece como K^+ libre y tiene un papel fisiológico

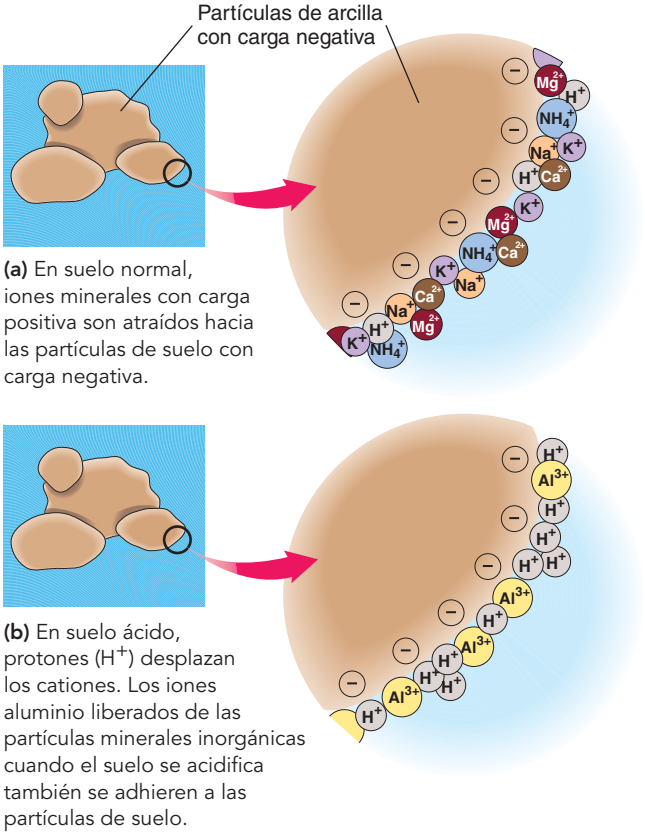


FIGURA 36-16 Cómo el ácido altera la química del suelo

TABLA 36-1 Funciones de los elementos requeridos por la mayoría de las plantas

Elemento	Ingerido como	Principales funciones
Macronutrientes		
Carbono	CO_2	Componente de moléculas de carbohidrato, lípido, proteína y ácido nucleico
Hidrógeno	H_2O	Componente de moléculas de carbohidrato, lípido, proteína y ácido nucleico
Oxígeno	O_2, H_2O	Componente de moléculas de carbohidrato, lípido, proteína y ácido nucleico
Nitrógeno	NO_3^-, NH_4^+	Componente de proteínas, ácidos nucleicos, clorofila y ciertas coenzimas
Potasio	K^+	Equilibrio osmótico y iónico; apertura de estomas; activador enzimático (para 40+ enzimas)
Calcio	Ca^{2+}	En paredes celulares; involucrado en permeabilidad de membrana; activador enzimático; segundo mensajero en metabolismo
Magnesio	Mg^{2+}	En clorofila; activador enzimático en metabolismo de carbohidratos (transferencia de fosfatos)
Fósforo	HPO_4^{2-}, $H_2PO_4^-$	En ácidos nucleicos, fosfolípidos, ATP (compuesto de transferencia de energía) y coenzimas
Azufre	SO_4^{2-}	En ciertos aminoácidos y vitaminas
Silicio	SiO_3^{2-}	En paredes celulares; aumenta resistencia a plagas y enfermedades; importante principalmente en céspedes y juncias
Micronutrientes		
Cloro	Cl^-	Equilibrio iónico; involucrado en fotosíntesis (producción de oxígeno)
Hierro	Fe^{2+}, Fe^{3+}	En enzimas y moléculas de transporte de electrones involucradas en fotosíntesis, respiración y fijación de nitrógeno
Boro	$H_2BO_3^-$	En paredes celulares; involucrado en metabolismo de ácido nucleico y en elongación celular
Manganeso	Mn^{2+}	En enzimas involucradas en respiración y metabolismo de nitrógeno; requerido para fotosíntesis (producción de oxígeno)
Sodio	Na^+	Involucrado en fotosíntesis (en C_4 y plantas CAM); sustituto de potasio en equilibrio osmótico y iónico
Cinc	Zn^{2+}	En enzimas involucradas en respiración y metabolismo de nitrógeno
Cobre	Cu^+, Cu^{2+}	En enzimas involucradas en fotosíntesis
Níquel	Ni^{2+}	En enzimas (ureasa) involucradas en metabolismo de nitrógeno; requerido por las bacterias fijadoras de nitrógeno
Molibdeno	MoO_4^{2-}	En enzimas involucradas en metabolismo de nitrógeno

clave en el mantenimiento de la turgencia de las células porque es osmóticamente activo. La presencia de K^+ en el citoplasma hace que el agua pase a través de la membrana plasmática hacia la célula por ósmosis. El potasio también está involucrado en la apertura de estomas.

El calcio tiene un papel estructural clave como componente de la capa intercelular (la capa de pegamento entre las paredes celulares de células vegetales adyacentes). Los iones calcio (Ca^{2+}) también son importantes en papeles fisiológicos en plantas, como en la alteración de la permeabilidad de membrana y como **segundo mensajero** en varias respuestas de señalización celular (vea el capítulo 6).

El magnesio es crucial para las plantas porque es parte de la molécula de clorofila. El fósforo es un componente de los ácidos nucleicos, fosfolípidos (parte de las membranas celulares) y moléculas de transferencia de energía como el ATP. El azufre es esencial porque se encuentra en ciertos aminoácidos y vitaminas. Muchas plantas acumulan silicio en sus paredes celulares y espacios intercelulares. El silicio mejora el crecimiento y la fertilidad de algunas especies y puede ayudar a reforzar las paredes celulares.

Cloro y sodio son micronutrientes que ayudan a mantener la turgencia celular. Además de este papel osmótico, los iones de cloro (Cl^-) y sodio (Na^+) son esenciales para la fotosíntesis. Seis de los micronutrientes (hierro, manganeso, cinc, cobre, níquel y molibdeno) se asocian con varias enzimas vegetales, con frecuencia como **cofactores**, y están involucrados en ciertas reacciones enzimáticas. El boro, presente en las paredes celulares, también está involucrado en el metabolismo de los ácidos nucleicos y en el crecimiento celular.

¿Cómo los biólogos determinan si un elemento es esencial?

Es imposible realizar experimentos de nutrición mineral al cultivar plantas en el suelo, porque el suelo es muy complejo y contiene demasiados elementos. Por lo tanto, los estudios nutricionales requieren métodos especiales. Una de las técnicas más útiles para poner a prueba si un elemento es esencial es la **hidroponía**, que es el cultivo de plantas en agua aireada a la que se agregan sales minerales (**FIGURA 36-17**). La hidroponía tiene aplicaciones comerciales además de su uso científico. La lechuga es uno de los muchos cultivos que se producen hidropónicamente.

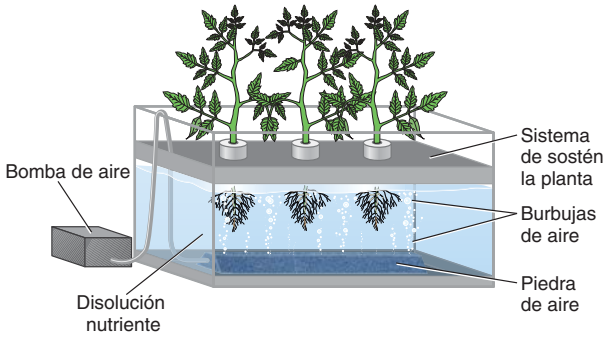
Si los biólogos sospechan que un elemento particular es esencial para el crecimiento vegetal, cultivan plantas en una solución nutriente que contenga todos los elementos esenciales conocidos *excepto* el que está en cuestión. Si las plantas que crecen en ausencia de dicho elemento no pueden desarrollarse con normalidad o completar su ciclo de vida, el elemento puede ser esencial. Para confirmar si un elemento es esencial se usan criterios adicionales. Por ejemplo, debe demostrarse que el elemento tiene un efecto directo sobre el metabolismo de la planta y que el elemento es esencial para una gran variedad de plantas.

El suelo puede dañarse por el mal manejo de los humanos

El suelo es un valioso recurso natural del cual dependen los humanos para su alimentación. Muchas actividades humanas generan o agravan los problemas del suelo, incluidos agotamiento de minerales, erosión del suelo y acumulación de sal.

MÉTODO DE INVESTIGACIÓN

¿Por qué se utiliza? Con hidroponia es posible cultivar plantas en las que sólo el mineral bajo estudio esté ausente de una solución nutriente. (Sería imposible diseñar dicho experimento usando suelo). Las plantas cultivadas hidropónicamente en ausencia de un mineral esencial producen síntomas de deficiencia reconocibles.



¿Cómo se hace esto? Las plantas experimentales y de control se cultivan en dos disoluciones líquidas de nutrientes minerales a través de las cuales se bombea aire para permitir respirar a las raíces. La disolución líquida para las plantas experimentales contiene todos los minerales nutrientes conocidos como esenciales para el crecimiento de la planta, excepto uno. La disolución líquida para las plantas de control contiene todos los elementos esenciales conocidos, incluido el que está bajo estudio.

FIGURA 36-17 Estudios nutricionales vegetales en sistemas de crecimiento hidropónico

En suelos agrícolas puede ocurrir agotamiento de minerales

En un ecosistema natural, los minerales esenciales removidos del suelo por las plantas regresan cuando las plantas o los animales que los consumieron mueren y se descomponen. Un sistema agrícola perturba este patrón de reciclamiento de nutrientes cuando los cultivos se cosechan. El material vegetal que contiene minerales se remueve del ciclo de nutrientes, y los productos cosechados no decaen y liberan sus nutrientes de vuelta al suelo. Con el tiempo, el suelo trabajado inevitablemente pierde su fertilidad, es decir: su capacidad para producir cosechas abundantes. Las personas con frecuencia podan su césped y remueven los recortes, lo que igualmente evita la descomposición y el reciclamiento de minerales que estaban en las láminas de césped.

El material esencial (agua, luz solar o algún elemento esencial) que está bajo en suministro por lo general limita el crecimiento de la planta. Este fenómeno en ocasiones se conoce como el concepto de **recursos limitados**. Los tres elementos que con más frecuencia son recursos limitados para las plantas son nitrógeno, fósforo y potasio. Para sostener la productividad de los suelos agrícolas, los agricultores periódicamente agregan fertilizantes a los suelos agotados para sustituir los minerales que limitan el crecimiento de las plantas.

USDA/Natural Resources Conservation Service

FIGURA 36-18 Erosión del suelo en un campo abierto
La remoción de la cubierta vegetal expone el suelo desnudo a la erosión en lluvias fuertes. La precipitación puede hacer que las torrenteras se agranden rápidamente porque ofrecen canales para el escurrimiento de agua.

La erosión del suelo es la pérdida de suelo de la tierra

Agua, viento, hielo y otros agentes causan **erosión del suelo**, el desgaste o remoción de suelo de la tierra. Agua y viento son particularmente efectivos para mover suelo de un lugar a otro. La lluvia afloja partículas de suelo que entonces pueden ser transportadas por agua en movimiento (**FIGURA 36-18**). El viento afloja el suelo y lo dispersa, de modo particular si el suelo es yermo y seco. La erosión del suelo es un proceso natural que puede acelerarse enormemente por las actividades humanas.

La erosión del suelo es un problema nacional e internacional que no consigue las primeras planas con mucha frecuencia. El Departamento de Agricultura de Estados Unidos estima que aproximadamente 4.2 mil millones de toneladas métricas de capa arable se erosionan cada año en las tierras agrícolas estadounidenses. La erosión causa la pérdida de fertilidad en el suelo porque se remueven minerales esenciales y materia orgánica que son parte del suelo. Como resultado de estas pérdidas, la productividad de los suelos agrícolas erosionados declina, y debe usarse más fertilizante para sustituir los nutrientes perdidos por la erosión.

Con frecuencia los humanos aceleran la erosión del suelo al practicar deficientes técnicas de gestión del suelo. La agricultura no es el único problema, porque la remoción de comunidades vegetales naturales durante el minado de la superficie, prácticas de tala excesiva (como el desmonte de grandes áreas de bosque) y la construcción de caminos y edificios también acelera la erosión.

La erosión del suelo tiene un impacto sobre otros recursos naturales. Los sedimentos que entran a torrentes, ríos y lagos degradan la calidad del agua y los hábitats de peces. Residuos de pesticidas y fertilizantes en los sedimentos pueden añadir contaminantes al agua. Además, cuando los bosques se remueven dentro de la cuenca hidrográfica de una instalación hidroeléctrica, la erosión acelerada del suelo llena el depósito detrás del dique con sedimento mucho más rápido que lo usual. Este proceso reduce la producción de electricidad en dichas instalaciones.

Suficiente cubierta vegetal reduce la cantidad de erosión del suelo: hojas y ramas acolchonan el impacto de la lluvia, y las raíces ayudan a retener el suelo en su lugar. Aunque la erosión del suelo es un proceso natural, una abundante cubierta vegetal lo hace despreciable en muchos ecosistemas naturales.

En el suelo que se irriga de manera inadecuada se acumula sal

Aunque la irrigación mejora la productividad agrícola de las tierras áridas y semiáridas, en ocasiones hace que se acumule la sal en el suelo, un proceso llamado **salinización**. En un escenario natural, como resultado del escurrimiento por precipitación, los ríos se llevan sales disueltas. Sin embargo, el agua de irrigación usualmente inunda el suelo y no escurre la tierra hacia los ríos, de modo que, cuando el agua se evapora, la sal permanece detrás y se acumula en el suelo. El suelo salino resulta en un decline en productividad y, en casos extremos, deja el suelo completamente inadecuado para la producción de cultivos.

La mayoría de las plantas no puede obtener toda el agua que necesitan de un suelo salino porque existe un problema de equilibrio de agua: el agua se mueve por ósmosis *fuera* de las raíces de la planta y hacia el suelo salino. Obviamente, la mayoría de las plantas no pueden sobrevivir bajo estas condiciones (vea la figura 5-14). Las especies vegetales que florecen en suelos salinos tienen adaptaciones especiales que les permiten tolerar la alta cantidad de sal. Los mangles negros, por ejemplo, excretan el exceso de sal a través de sus hojas.

La mayoría de los cultivos, a menos que se seleccionen genéticamente para tolerar alta salinidad, no son productivos en suelo salino. La investigación acerca de los aspectos moleculares de la tolerancia a la sal sugiere que mutaciones en las proteínas de transporte en membranas confiere tolerancia a la sal. Biólogos modificaron genéticamente una variedad tolerante a la sal de *Arabidopsis* para expresar en exceso un solo gen que codifica una proteína de transporte de sodio en la membrana vacuolar. Dichas plantas pueden almacenar grandes cantidades de sodio en sus vacuolas, y en consecuencia toleran suelos salinos.

Repaso

- ¿Cuáles son los cuatro componentes del suelo, y cuál es la importancia de cada uno para las plantas?
- ¿Qué es el intercambio de cationes?
- ¿Cómo los procesos de meteorización convierten roca en suelo?
- ¿Qué son los macronutrientes y los micronutrientes?
- ¿Cómo se pierden minerales del suelo?

RESUMEN: ENFOQUE EN LOS OBJETIVOS DE APRENDIZAJE

36.1 *(página 762)*

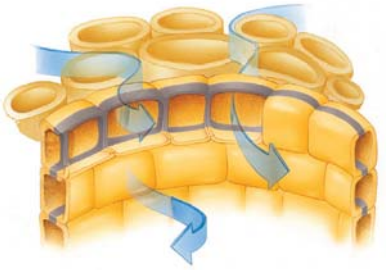
1 Distinguir entre los sistemas de raíz principal y los de raíz fibrosa.

- Un sistema de **raíz principal** tiene una raíz central (formada a partir de la **radícula**) de la que se extienden muchas raíces laterales. Un sistema de **raíz fibrosa** tiene muchas **raíces adventicias** del mismo tamaño que se desarrollan a partir del extremo del tallo. Las raíces laterales se ramifican desde estas raíces adventicias.

CENGAGENOW™ **Aprenda más acerca de los sistemas de raíces al hacer clic sobre la figura en CengageNOW.**

2 Comparar secciones transversales de una raíz primaria eudicotiledónea y una monocotiledónea, y describir las funciones de cada tejido.

- Las raíces primarias tienen epidermis, tejidos fundamentales (corteza y, en ciertas raíces, médula) y tejidos vasculares (xilema y floema). Cada punta de raíz está cubierta por una **caliptra**, una capa protectora que cubre el delicado **meristema apical** radical y puede orientar la raíz de modo que crezca hacia abajo.
- La **epidermis** protege la raíz. Los **pelos radicales**, extensiones de corta vida de células epidérmicas, ayudan en la absorción de agua y minerales disueltos.
- La **corteza** consiste en células parenquimatosas que con frecuencia almacenan almidón. La **endodermis**, la capa más interna de la corteza, regula el movimiento de agua y minerales hacia el xilema de la raíz. Las células de la endodermis tienen una **banda de Caspari** alrededor de sus paredes radiales y transversales que es impermeable al agua y los minerales disueltos.



- Periciclo, xilema y floema colectivamente constituyen la **estela** de la raíz, o **cilindro vascular**. El **periciclo** origina raíces laterales y meristemas laterales. El **xilema** conduce agua y minerales disueltos; el **floema** conduce azúcar disuelto.
- El xilema de una raíz eudicotiledónea herbácea forma un núcleo sólido en el centro de la raíz. El centro de una raíz monocotiledónea con frecuencia consiste en **médula** rodeada por un anillo de haces alternados de xilema y floema.

3 Trazar la ruta del agua y los iones minerales desde el suelo a través de los distintos tejidos radicales y distinguir entre el simplasto y el apoplasto.

- Conforme el agua y los iones minerales disueltos se mueven desde el suelo hacia la raíz, pasan a través de los siguientes tejidos: pelo radical/epidermis ⟶ corteza ⟶ endodermis ⟶ periciclo ⟶ xilema radical.
- Agua y minerales disueltos se mueven a través de la epidermis y la corteza a lo largo de una de dos rutas, el **apoplasto** (a lo largo de las paredes celulares porosas interconectadas) o en **simplasto** (desde el citoplasma de una célula hacia el siguiente a través de **plasmodesmos**).

CENGAGENOW™ **Explore las rutas del agua y los minerales disueltos en la raíz al hacer clic sobre la figura en CengageNOW.**

4 Discutir la estructura de las raíces con crecimiento secundario.

- Las raíces de las gimnospermas y las eudicotiledóneas leñosas desarrollan tejidos secundarios (madera y corteza). La producción de tejidos secundarios es resultado de la actividad de dos meristemas laterales, el cámbium vascular y el cámbium de corcho. El **cámbium vascular** produce xilema secundario (madera) y floema secundario (corteza interior). El **cámbium de corcho** produce **peridermis** (corteza exterior).

5 Describir al menos tres raíces que estén modificadas para realizar funciones poco comunes.

- Las **raíces de soporte** se desarrollan a partir de ramas o desde un tallo vertical y crecen hacia abajo, hacia el suelo, para ayudar a sostener ciertas plantas en una posición erguida. Los **contrafuertes** son bases o refuerzos abultados que sostienen a ciertos árboles de pluviselva que tienen sistemas de raíces poco profundas. Los **neumatóforos** son raíces aéreas "que respiran" y ayudan a las raíces sumergidas a obtener oxígeno.

36.2 *(página 768)*

6 Mencionar y describir dos relaciones mutualistas entre raíces y otros organismos.

- Las **micorrizas**, que son asociaciones mutuamente benéficas entre raíces y hongos de suelo, mejoran el crecimiento de la planta al brindar minerales esenciales como fósforo a las raíces.
- Los **nódulos** radicales son abultamientos que se desarrollan en las raíces de las leguminosas y albergan millones de **rizobios** (bacterias fijadoras de nitrógeno).

36.3 *(página 772)*

7 Describir los papeles de la meteorización, los organismos, el clima y la topografía en la formación del suelo.

- Los factores que influyen en la formación de suelo incluyen material progenitor (tipo de roca), clima, organismos, el paso del tiempo y la topografía. La mayoría de los suelos se forman a partir de material progenitor que se descompone en partículas cada vez más pequeñas mediante **procesos de meteorización**. Clima y organismos trabajan en conjunto en la meteorización de rocas.
- Los organismos del suelo, como plantas, algas, hongos, gusanos, insectos, arañas y bacterias, son importantes no sólo en la formación de suelo, sino también en el reciclamiento de minerales.
- La topografía, las características superficiales de una región, afectan la formación del suelo. Las laderas inclinadas tienen poco o ningún suelo sobre ellas, mientras que las pendientes moderadas con frecuencia tienen suelos profundos.

8 Mencionar los cuatro componentes del suelo y la importancia ecológica de cada uno.

- El suelo está compuesto de minerales inorgánicos, materia orgánica, aire y agua. Los minerales inorgánicos proporcionan anclaje y minerales esenciales para las plantas. La materia orgánica aumenta la capacidad de retención de agua del suelo y, conforme se descompone, libera minerales esenciales al suelo. El aire del suelo proporciona oxígeno para que los organismos del suelo lo utilicen durante la respiración aerobia. El agua del suelo proporciona agua y minerales disueltos a plantas y otros organismos.

9 Describir cómo las raíces absorben iones minerales con carga positiva mediante el proceso de intercambio de cationes.

- Los **cationes**, iones minerales con carga positiva, son atraídos y enlazados de manera reversible a partículas de arcilla, que tienen cargas predominantemente negativas en sus superficies exteriores. En el **intercambio de cationes**, las raíces segregan protones (H^+), que se intercambian por otros iones minerales con carga positiva, y los libera hacia el agua del suelo para ser absorbidos por las raíces.

10 Distinguir entre macronutrientes y micronutrientes.

- Las plantas requieren 19 elementos esenciales para el crecimiento normal. Diez elementos son **macronutrientes**: carbono, hidrógeno, oxígeno, nitrógeno, potasio, calcio, magnesio, fósforo, azufre y silicio. Los macronutrientes se requieren en cantidades bastante grandes.
- Nueve elementos son **micronutrientes**: cloro, hierro, boro, manganeso, sodio, cinc, cobre, níquel y molibdeno. Los micronutrientes son necesarios en cantidades traza.

11 Explicar el impacto del agotamiento mineral y de la erosión del suelo sobre el crecimiento de las plantas.

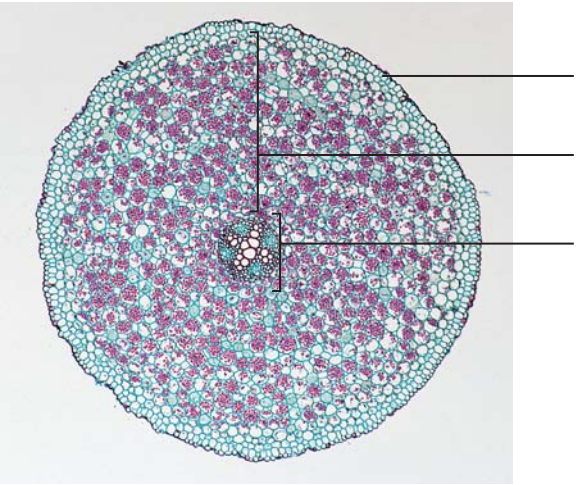
- El agotamiento mineral puede ocurrir en suelos que se cosechan porque el patrón natural de reciclamiento de nutrientes se perturba cuando los cultivos se recolectan (y no se permite su descomposición en el suelo).
- La **erosión del suelo** es la remoción de suelo de la tierra por agentes como agua y viento. La erosión causa una pérdida en la fertilidad del suelo porque se remueven minerales esenciales y materia orgánica que son parte del suelo.

EVALÚE SU COMPRENSIÓN

1. Una raíz principal, formada a partir del alargamiento de la raíz embrionaria, con muchas raíces laterales más pequeñas que se ramifican de ella es un sistema de (a) raíz fibrosa (b) raíz adventicia (c) raíz principal (d) raíz de almacenamiento (e) raíz de soporte
2. Los pelos radicales (a) cubren y protegen el delicado meristema apical radicular (b) aumentan la capacidad absorbente de las raíces (c) segregan una cutícula cerosa (d) orientan la raíz de modo que crece hacia abajo (e) almacena azúcares en exceso producidos en las hojas
3. Ciertas plantas adaptadas a suelo inundado producen raíces aéreas "que respiran" conocidas como (a) raíces fibrosas (b) neumatóforos (c) micorrizas (d) nódulos (e) raíces de soporte
4. La región impermeable alrededor de las paredes radiales y transversales de las células endodérmicas es (a) la banda de Caspari (b) el periciclo (c) el apoplasto (d) el simplasto (e) el neumatóforo
5. El apoplasto es (a) una capa de células que rodean la región vascular en las raíces (b) la capa de células justo adentro de la endodermis (c) un sistema de paredes celulares vegetales interconectadas a través de la cual se mueve el agua (d) el cilindro central de la raíz que comprende los tejidos vasculares (e) un continuo de citoplasma de muchas células, todas conectadas mediante plasmodesmos
6. Las plantas obtienen iones minerales con carga positiva de partículas de arcilla en el suelo mediante el intercambio de cationes, en el que (a) las raíces absorben pasivamente los iones minerales con carga positiva (b) iones minerales fluyen libremente a lo largo de paredes celulares porosas (c) raíces segregan protones, que liberan a otros iones minerales con carga positiva para ser absorbidos por las raíces (d) la banda de Caspari bloquea de manera efectiva el paso de agua y iones minerales a lo largo de la pared celular endodérmica (e) un sistema bien desarrollado de espacios de aire internos en la raíz permite tanto el intercambio de gases como el intercambio de cationes
7. La capa celular de la cual se originan raíces laterales es (a) la epidermis (b) la corteza (c) la endodermis (d) el periciclo (e) el cámbium vascular
8. Las asociaciones mutuamente benéficas entre ciertos hongos de suelo y las raíces de la mayoría de las especies vegetales se llaman (a) micorrizas (b) neumatóforos (c) nódulos (d) rizobios (e) humus
9. ¿Cuál de los siguientes enunciados acerca del suelo es *verdadero*? (a) espacios porosos siempre están llenos con aproximadamente 50% de aire y 50% de agua (b) una sola cucharadita de suelo agrícola fértil puede contener hasta varios cientos de microorganismos vivientes (c) la textura de un suelo se determina por el pH del suelo (d) la materia orgánica de un suelo incluye hojarasca, deyecciones y los restos

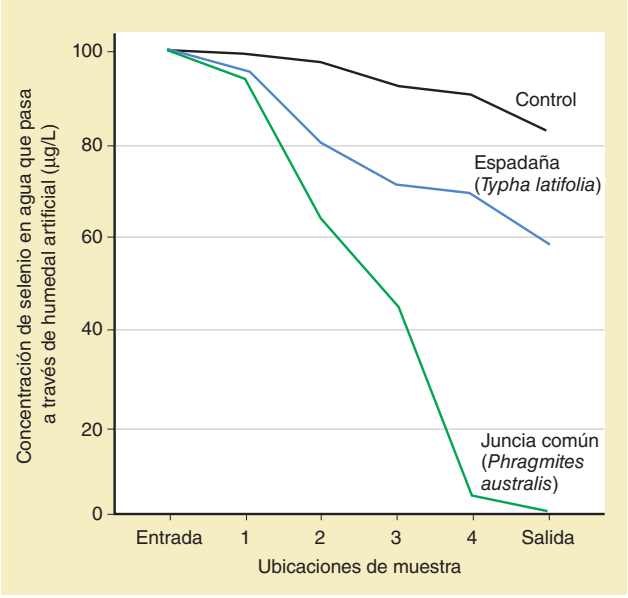
muertos de plantas, animales y microorganismos (e) la formación del suelo no es afectada por el clima o la topografía de una región

10. Carbono, hidrógeno, oxígeno, nitrógeno, potasio, calcio, magnesio, fósforo, azufre y silicio colectivamente se conocen como (a) micronutrientes (b) microvellos (c) micronúcleos (d) macronúcleos (e) macronutrientes
11. Maíz, sorgo y mangle rojo son plantas que tienen (a) raíces de soporte (b) contrafuertes (c) neumatóforos (d) raíces de almacenamiento (e) nódulos radicales
12. Etiquete los diversos tejidos de esta raíz eudicotiledónea herbácea. Use la figura 36-3 para comprobar sus respuestas.



PENSAMIENTO CRÍTICO

1. Se descubre que una raíz de mesquite penetra el tiro de una mina aproximadamente a 46 m bajo la superficie del suelo. ¿Cómo podría determinar *cuándo* creció por primera vez la raíz en el tiro? (*Sugerencia:* El mesquite es una planta leñosa.)
2. ¿Cómo distinguiría entre un pelo radical y una pequeña raíz lateral?
3. Al lector se le proporciona una parte de una planta que se encontró creciendo en el suelo y se le pide determinar si se trata de una raíz o de un tallo subterráneo. ¿Cómo identificaría la estructura sin un microscopio? ¿Con un microscopio?
4. ¿Cómo diseñaría un experimento para determinar si el oro es esencial para el crecimiento de las plantas? ¿Qué usaría para un control experimental?
5. ¿Por qué el exceso de riego con frecuencia mata a una planta?
6. Explique por qué, una vez ocurrido el crecimiento secundario, dicha porción de la raíz ya no está involucrada en absorción. ¿Dónde ocurre la absorción de agua y minerales disueltos en las plantas que tienen raíces con crecimiento secundario?
7. **VÍNCULO CON LA EVOLUCIÓN.** Un cactus barril, que mide 60 cm de alto y 30 cm de diámetro, tiene raíces de más de 3 m de largo. Sin embargo, todas las raíces de la planta se encuentran en el suelo a una profundidad de 5 a 15 cm. ¿Qué posible valor adaptativo confiere dicho sistema de raíces poco profundas a una planta del desierto?
8. **ANÁLISIS DE DATOS.** Cuando el suelo se contamina con materiales peligrosos como los metales pesados, en ocasiones es efectivo en costo construir un pantano artificial alrededor del sitio. El agua se bombea a través del suelo contaminado, recoge los materiales peligrosos y luego el agua se pasa a través del humedal artificial. En un experimento, científicos compararon la efectividad de la raíces de dos diferentes plantas de humedal (espadañas y juncias comunes) en la absorción del metal pesado selenio. ¿Cuáles raíces de planta removieron más selenio? ¿Qué debe hacerse a las plantas después de que absorbieron selenio?



CENGAGENOW™ **Preguntas adicionales están disponibles en CengageNOW en www.cengage.com/login.**

37 Reproducción en plantas con flores

Dr. Jeremy Burgess/Science Photo Library/Photo Researchers, Inc.

Flor de álsine. Esta planta (*Stellaria media*) es una herbácea nativa anual de Europa pero ampliamente distribuida en América del Norte. Cada flor tiene cinco sépalos verdes, cinco pétalos amarillos profundamente mellados, de tres a cinco estambres que portan polen (esta flor tiene tres) y un solo pistilo.

CONCEPTOS CLAVE

37.1 La flor es el sitio de reproducción sexual en las angiospermas. Una flor típica consiste en cuatro verticilos: sépalos, pétalos, estambres y carpelos.

37.2 Los granos de polen se transportan a los estigmas mediante varios agentes, como animales y viento.

37.3 La doble fecundación resulta en una planta embrionaria y endosperma. La semilla es un óvulo maduro y el fruto es un ovario maduro.

37.4 Después de un período de latencia, una semilla germina, o retoña. La plántula se ancla en el suelo y comienza a fotosintetizar.

37.5 Muchos órganos vegetativos (raíces, tallos y hojas) están modificados para la reproducción asexual.

37.6 La reproducción sexual en las flores resulta en variabilidad genética en la descendencia, mientras que la reproducción asexual en las estructuras vegetativas por lo general resulta en individuos que son genéticamente idénticos.

Las plantas con flores, o **angiospermas**, incluyen alrededor de 300,000 especies y son el grupo de plantas más grande y más exitoso. Usted habrá admirado flores por su fragancia o por sus atractivos colores y formas variadas (vea la fotografía). La función biológica de las flores es la reproducción sexual. Sus colores, formas y fragancias aumentan la probabilidad de que los granos de polen, que producen espermatozoides, sean transportados de una planta a otra. La reproducción sexual en las plantas incluye *meiosis* y la fusión de células reproductoras, ovocito y espermatozoide, llamados de manera colectiva **gametos**. La unión de gametos, llamada fecundación, ocurre dentro del ovario de la flor.

La reproducción sexual ofrece la ventaja de nuevas combinaciones genéticas, que no se encuentran en alguno de los progenitores, que pueden hacer que una planta individual esté mejor adaptada a su ambiente. Estas nuevas combinaciones resultan de la cruza y el ordenamiento independiente de cromosomas que ocurren durante la meiosis, antes de la producción de ovocitos y espermatozoides (vea el capítulo 11).

Muchas plantas con flores también se reproducen asexualmente. La reproducción asexual con frecuencia no involucra la formación de flores, semillas y frutos. En vez de ello, la descendencia usualmente se forma cuando un órgano vegetativo (como tallo, raíz u hoja) se expande, crece y luego se separa del resto de la planta, con frecuencia mediante la muerte

de tejidos. Puesto que la reproducción asexual requiere solamente un progenitor y no ocurre meiosis o fusión de gametos, los descendientes de la reproducción asexual virtualmente son genéticamente idénticos entre ellos y la planta progenitora.[1]

Este capítulo examina las reproducciones sexual y asexual en las plantas con flores, incluidas las adaptaciones florales que son importantes en la polinización; la estructura y dispersión de semillas y frutos; la germinación y el crecimiento temprano; y muchos tipos de reproducción asexual. El capítulo concluye con una discusión acerca de las ventajas y desventajas evolutivas de las reproducciones sexual y asexual.

37.1 CICLO DE VIDA DE LAS PLANTAS CON FLORES

OBJETIVOS DE APRENDIZAJE

1 Describir las funciones de cada parte de una flor.
2 Identificar dónde se forman ovocitos y granos de polen dentro de la flor.

En los capítulos 27 y 28 aprendió que las angiospermas y otras plantas experimentan una **alternancia de generaciones** cíclica en la que pasan una porción de su ciclo de vida en una etapa haploide multicelular y una porción en una etapa diploide multicelular. La porción haploide, llamada **generación gametofita**, da lugar a gametos mediante mitosis. Cuando dos gametos se fusionan durante la **fecundación**, comienza la porción diploide del ciclo de vida, llamado **generación esporofita**. La generación esporofita produce esporas haploides mediante meiosis. Cada espora tiene el potencial de producir una planta gametofita, y el ciclo continúa.

En las plantas con flores la generación esporofita diploide es más grande y nutricionalmente independiente. La generación gametofita haploide, que se ubica en la flor, es microscópica y nutricionalmente dependiente de la esporofita. Se hablará más acerca de la alternancia de generaciones en las plantas con flores después del estudio del papel de las flores como estructuras reproductoras. (Puede ser de utilidad la revisión de la figura 28-13, que muestra las principales etapas en el ciclo de vida de las plantas con flores).

Las flores se desarrollan en meristemas apicales

¿Cómo "sabe" una planta que es el momento de comenzar la formación de flores? La temporización correcta en el cambio desde el desarrollo vegetativo hacia el reproductor es crucial para asegurar el éxito reproductivo. Varias claves ambientales, como la temperatura y la duración del día, garantizan la temporización adecuada, y diferentes especies están adaptadas para responder a distintas claves ambientales. Tales señales ambientales interactúan con varias hormonas vegetales y rutas de desarrollo.

En años recientes algunos biólogos se enfocaron en los aspectos moleculares de las rutas de desarrollo que inician el florecimiento en plantas como el organismo modelo *Arabidopsis*. Cuando las condiciones ambientales inducen la floración, muchos genes se activan o desactivan. El gen *Flowering Locus* (*FLC*) codifica un **factor de transcripción** que inhibe la floración. Otro gen, llamado gen *Flowering Locus D* (*FLD*), codifica una proteína que remueve grupos acetilo de histones en la cromatina donde se ubica el gen *FLC*. Cuando ocurre la desacetilación, el gen *FLC* no se transcribe (esto es: el factor de transcripción represivo no se produce), y el meristema apical de brote experimenta una transición del crecimiento vegetativo al crecimiento reproductivo. Es intrigante que la proteína FLD vegetal sea homóloga a una proteína mamífera que también remueve grupos acetilo de cromatina.

Otros genes también están involucrados en el inicio de la floración, y esta área sigue siendo un foco de activo interés en investigación. En el capítulo 38 se estudiará el inicio de la floración con más detalle.

Cada parte de una flor tiene una función específica

Las flores son brotes reproductores, y por lo general consisten de cuatro tipos de órganos (sépalos, pétalos, estambres y carpelos) ordenados en verticilos (círculos) en el extremo del tallo de una flor (**FIGURA 37-1**; vea también la figura 28-11). En las flores con los cuatro órganos, el orden normal de los verticilos desde la periferia de la flor hacia el centro (o desde la base de la flor hacia arriba) es el siguiente:

sépalos ⟶ pétalos ⟶ estambres ⟶ carpelos

La punta del tallo se alarga para formar un **receptáculo** en donde se encuentran alguna o todas las partes de la flor. Las cuatro partes florales son importantes en el proceso de reproducción, pero sólo los estambres (los órganos "masculinos") y los carpelos (los órganos "femeninos") participan directamente en la reproducción sexual; sépalos y pétalos son estériles.

Los **sépalos**, que constituyen el verticilo más externo y más bajo sobre el brote floral, cubren y protegen las partes de la flor cuando la flor es una yema. Los sépalos tienen forma de hoja y con frecuencia son verdes. Algunos sépalos, como los de los lirios, son coloridos y parecen pétalos (**FIGURA 37-2**). El término colectivo para todos los sépalos de una flor es **cáliz**.

El verticilo justo adentro y arriba de los sépalos consiste en **pétalos**, que son amplios, aplanados y delgados (como sépalos y hojas) pero varían enormemente en forma y con frecuencia tienen brillantes colores que atraen a los polinizadores. Los pétalos tienen un importante papel para garantizar que ocurrirá reproducción sexual. En ocasiones los pétalos se fusionan para formar un tubo u otra forma floral. El término colectivo para todos los pétalos de una flor es **corola**.

Justo adentro y arriba de los pétalos están los **estambres**, los órganos reproductores masculinos. Cada estambre tiene un tallo delgado, llamado **filamento**, en cuya parte superior hay una **antera**, una estructura con forma de saco donde se forman **granos de polen**. Para que ocurra la reproducción sexual, los granos de polen deben transferirse desde la antera hasta la estructura reproductora femenina (el carpelo), generalmente de otra flor de la misma especie. Al principio, cada grano de polen consiste en dos células rodeadas por una gruesa pared exterior. Una célula, la **célula generativa**, se divide mitóticamente para formar dos gametos masculinos no flagelados, conocidos como *espermatozoides*. La otra célula, la **célula tubo**, produce un **tubo polínico**, a través del cual viajan los espermatozoides para alcanzar el óvulo.

Uno o más **carpelos**, los órganos reproductores femeninos, se ubican en el centro o parte superior de la mayoría de las flores. Los carpelos tienen **óvulos**, que son estructuras con el potencial para desarrollarse

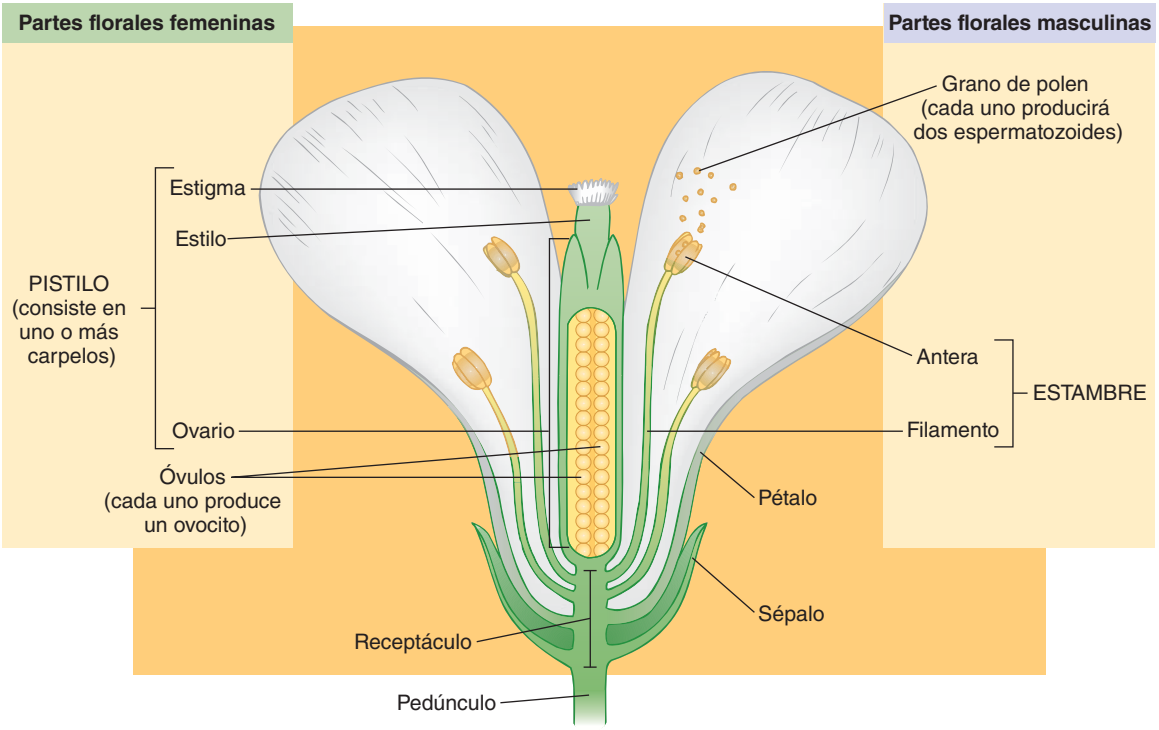
[1]Entre la descendencia derivada asexualmente puede producirse cierta variabilidad mediante mutaciones somáticas.

hasta convertirse en semillas. Los carpelos de una flor pueden estar separados o fusionados en una sola estructura. La parte femenina de la flor, con frecuencia llamada **pistilo**, puede ser un solo carpelo (un *pistilo simple*) o un grupo de carpelos fusionados (un *pistilo compuesto*) (vea la figura 28-12). Cada pistilo tiene tres secciones: un **estigma**, sobre el cual aterrizan los granos de polen; un **estilo**, una estructura con forma de cuello a través del cual crece el tubo polínico; y un **ovario**, una estructura con forma de jarro que contiene uno o más óvulos y puede desarrollarse hasta ser un fruto.

En la estructura de las flores se presenta considerable variación de una especie a otra, pero la estructura floral virtualmente es constante dentro de una especie dada. Por dicha razón, la estructura floral es importante en la identificación de las plantas y, si hay flores presentes, las especies de plantas con flores son fáciles de evaluar en el campo.

Darwin Dale/Photo Researchers, Inc.

(a) Flor de *Arabidopsis thaliana*.



(b) Corte de una flor de *Arabidopsis*. Cada flor tiene cuatro sépalos (*se muestran dos*), cuatro pétalos (*se muestran dos*), seis estambres y un largo pistilo. Cuatro de los estambres son largos y dos son cortos (*se muestran dos largos y dos cortos*). Los granos de polen se desarrollan dentro de sacos en las anteras. En *Arabidopsis*, el pistilo compuesto consiste en dos carpelos que contienen cada uno numerosos óvulos.

FIGURA 37-1 ***Animada*** Estructura floral

Los gametofitos femeninos se producen en el ovario, los gametofitos masculinos en la antera

Antes de continuar, resultará útil relacionar las etapas de la alternancia de generaciones con la estructura floral. Como estudió en los capítulos 27 y 28, las angiospermas y ciertas plantas son heterosporas y producen dos tipos de esporas: megasporas y microsporas (**FIGURA 37-3**).

Cada óvulo joven dentro de un ovario contiene una célula diploide, el *megasporocito*, que experimenta meiosis para producir cuatro **megasporas** haploides. Tres de éstas por lo general se desintegran, y la cuarta, la megaspora funcional, se divide mitóticamente para producir un **gametofito femenino** multicelular, también llamado *saco embrionario*. El gametofito femenino, que está incrustado en el óvulo, usualmente contiene siete células con ocho núcleos haploides. Seis de estas células, incluyendo el ovocito (el gameto femenino), contienen un solo núcleo cada una; una gran célula central tiene dos núcleos, llamados **núcleos polares**. El ovocito y ambos núcleos polares participan directamente en la fecundación.

© dinadesign/Shutterstock

FIGURA 37-2 Flores de lirio
En los lirios (*Lilium*) los tres sépalos y tres pétalos son similares en tamaño y color.

Los sacos de polen dentro de la antera contienen numerosas células diploides llamadas *microsporocitos*, cada uno de los cuales experimenta meiosis para producir cuatro células haploides llamadas **microsporas**. Cada microspora se divide mitóticamente para producir un gametofito masculino inmaduro, también llamado grano de polen, que consiste en dos células, la célula tubo y la célula generativa. El grano de polen madura cuando su célula generativa se divide para formar dos espermatozoides no mótiles.

Repaso

- ¿Cómo difieren los pétalos de los sépalos? ¿En qué se parecen?
- ¿Cómo difieren los estambres de los carpelos? ¿En qué se parecen?
- ¿Qué son los gametofitos femeninos y dónde se forman?
- ¿Qué son los gametofitos masculinos y dónde se forman?

37.2 POLINIZACIÓN

OBJETIVOS DE APRENDIZAJE

3 Comparar las adaptaciones evolutivas que caracterizan las flores polinizadas en diferentes formas (por insectos, aves y murciélagos).

4 Definir la *coevolución* y dar ejemplos de formas en que las plantas y sus animales polinizadores afectaron la evolución unos de otras.

Antes de que pueda ocurrir la fecundación, los granos de polen deben viajar desde la antera (donde se forman) hasta el estigma. La transferencia de granos de polen desde la antera hasta el estigma se conoce como **polinización**. Las plantas se *autopolinizan* si la polinización ocurre dentro de la misma flor o una flor diferente de la misma planta individual. Cuando los granos de polen se transfieren a una flor en otro individuo de la misma especie, la planta tiene *polinización cruzada*. Las plantas con flores logran la polinización en varias formas. Escarabajos, abejas, moscas, mariposas, polillas, avispas y otros insectos polinizan muchas flores. Animales como aves, murciélagos, caracoles y pequeños mamíferos no voladores (roedores, primates y marsupiales) también polinizan plantas. El viento es un agente de polinización de ciertas flores; y el agua, para algunas flores acuáticas.

Muchas plantas tienen mecanismos que evitan la autopolinización

En la reproducción sexual vegetal, los dos gametos que se unen para formar un cigoto pueden provenir del mismo progenitor o de dos progenitores diferentes. La combinación de gametos de dos progenitores distintos aumenta la variación en la descendencia y esta variación puede conferir una ventaja selectiva. Por ejemplo, algunos descendientes pueden sobrevivir los cambios ambientales mejor que cualquiera de los progenitores.

La evolución resultó en varios mecanismos que evitan la autopolinización y en consecuencia evitan la **endogamia**, que es el apareamiento de individuos genéticamente similares. La endogamia puede aumentar la concentración de genes nocivos en la descendencia. Algunas plantas, como el espárrago y el sauce, tienen individuos masculino y femenino separados; las plantas masculinas tienen flores estaminíferas que carecen de carpelos, y las plantas femeninas tienen flores con pistilos que carecen de estambres. Otras especies tienen flores tanto con estambres como con pistilos, pero el polen se desprende de una flor dada o antes o después del momento cuando el estigma de dicha flor está receptiva para el polen. Dichas características promueven la **exogamia**, que es el apareamiento de individuos no similares.

Muchas especies tienen genes para la **autoincompatibilidad**, una condición genética en la que el polen no es efectivo para fecundar la misma flor u otras flores en la misma planta. En otras palabras, una planta individual puede identificar y rechazar su propio polen. Los genes para autoincompatibilidad por lo general inhiben el crecimiento del tubo polínico en el estigma y el estilo, lo que en consecuencia evita la entrega de espermatozoides a los óvulos. La autoincompatibilidad, que es más común en las especies silvestres que en las plantas cultivadas, asegura que la reproducción ocurra sólo si el polen proviene de un individuo genéticamente diferente.

En plantas como la canola, la autoincompatibilidad se basa en un alto grado de variación en un locus particular llamado locus *S*; los muchos alelos en este locus se designan S_1, S_2, S_3, S_4, etcétera. He aquí un ejemplo de cómo el locus *S* bloquea la autofecundación: una planta con el genotipo S_1S_2 produce granos de polen que aterrizan en un estigma de otra planta con el genotipo S_1S_3. En este caso, la presencia del alelo S_1 tanto en el polen como en el estigma dispara una cascada de señalización de autorreconocimiento en células superficiales del estigma. Como resultado, las células de estigma no experimentan cambios que permitan que crezca el tubo polínico a partir del grano de polen. Por lo tanto, no ocurre la fecundación.

La base molecular de la autoincompatibilidad en *Arabidopsis* y plantas relacionadas es un área de activo interés científico. *Arabidopsis* puede autopolinizarse. Los biólogos determinaron que en *Arabidopsis* existen los genes involucrados en la autoincompatibilidad y la exogamia, pero que experimentaron mutaciones de modo que ya no son funcionales. Por lo tanto, parece que la autoincompatibilidad en dichas plantas es la condición ancestral (normal).

Las plantas con flores y sus animales polinizadores coevolucionaron

Los animales polinizadores y las plantas que polinizan han tenido relaciones interdependientes tan cercanas a lo largo del tiempo que afectaron la evolución de ciertas características físicas y ambientales. El término **coevolución** describe tal adaptación recíproca, en la que dos especies interactúan de manera tan cercana que se adaptan cada vez más una a otra conforme cada una experimenta cambios evolutivos por *se-*

PUNTO CLAVE En la alternancia de generaciones de las plantas con flores, los gametofitos femenino y masculino son microscópicos y mutuamente dependientes de la planta esporofita.

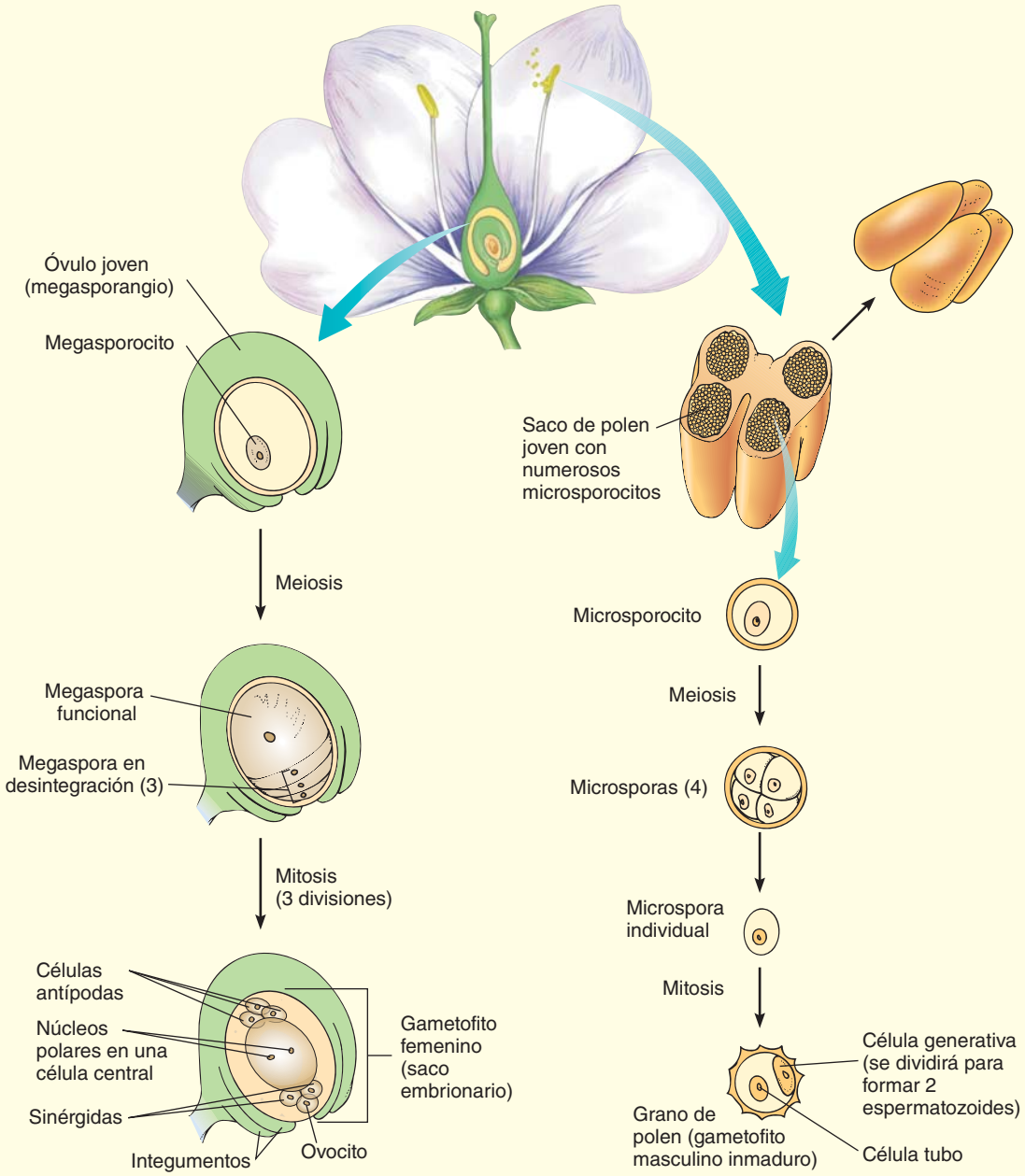


FIGURA 37-3 ***Animada*** **Desarrollo de gametofitos femenino y masculino**
(*Lado izquierdo*) El gametofito femenino, o saco embrionario, se desarrolla dentro del óvulo. (*Lado derecho*) Los gametofitos masculinos inmaduros, o granos de polen, se desarrollan dentro de sacos de polen en las anteras.

lección natural. Ahora se examinará algunas de las características de las flores y sus polinizadores que pudieran ser productos de coevolución.

Las flores polinizadas por animales tienen varias características para atraer a sus polinizadores, incluidos pétalos vistosos (un atractivo visual) y aroma (un atractivo olfatorio) (**FIGURA 37-4** y **TABLA 37-1**). Una recompensa para el polinizador animal es alimento. Los granos de polen son un alimento rico en proteínas para muchos animales. Conforme se mueven de flor a flor en busca de alimento, los polinizadores de manera inadvertida transportan granos de polen sobre partes de sus cuerpos, lo que ayuda a las plantas a reproducirse sexualmente.

Dr. John Brackenbury/Science Photo Library/Photo Researchers, Inc.

(a) Una abeja (*Apis mellifera*) poliniza una flor de retama negra (*Cytisus scoparius*). Cuando la abeja presiona para obtener néctar, los estambres brincan y sueltan granos de polen sobre el cuerpo de la abeja.

Ed Reschke/Peter Arnold, Inc.

(b) Una mariposa tigre del oriente con alas posteriores bifurcadas (*Pterourus glaucas*) obtiene néctar de flores de asclepias (*Asclepias tuberosa*). Fotografiada en Michigan.

© Graphic Science/Alamy

(c) Un escarabajo australiano *Metriorrhynchus rhipidus* obtiene néctar de un árbol de té australiano (*Leptospermum laevigatum*).

Linda R. Berg

(d) La estapelia (*Stapelia sp.*), que tiene pétalos que parecen sangre seca, emite un olor fétido. A esta planta del desierto la polinizan moscas. Fotografiada en el Fairchild Tropical Garden en Miami, Florida.

© Gertjam Hooijer/Shutterstock

Thomas Eisner, Cornell University

(e) Las marcas ultravioletas en la onagra (*Oenothera sp.*) llaman la atención hacia el centro de la flor, donde los insectos encuentran néctar y granos de polen. El ojo humano percibe la flor como amarillo sólido (*izquierda*). La misma flor vista bajo radiación ultravioleta (*derecha*) ofrece pistas acerca de cómo la percibe el ojo del insecto. Las porciones en azul claro de los pétalos pueden parecer morado para una abeja, mientras que las partes internas en azul oscuro pueden parecer amarillas.

© Merlin Tuttle/Bat Conservation International/Photo Researchers, Inc.

(f) Un murciélago hocicudo de Curazao (*Leptonycteris curasoae*) obtiene néctar de la flor de un cardón (*Pachycereus*) y transfiere polen conforme se mueve de flor a flor. Los murciélagos polinizan varios cientos de especies de plantas.

FIGURA 37-4 Flores y sus polinizadores animales

© Malcolm Schuyl/Alamy

(g) Un colibrí de pico ancho obtiene néctar de una flor del desierto, ocotillo (*Fouquieria splendens*), en Arizona. Los granos de polen en las plumas del ave se transportan a la siguiente planta.

Nuridsany et Perrenou/Photo Researchers, Inc.

(h) Una orquídea (*Ophrys scolopax*) que imita abejas hembra atrae abejas macho, y por lo tanto logra la polinización.

FIGURA 37-4 (*continuación*)

TABLA 37-1 Características florales asociadas con varios polinizadores animales

Polinizador animal	Color de flor común	Aroma	Recompensa del polinizador	Tiempo de floración
Abeja	Amarillo, azul, morado	Fuerte, floral	Néctar, polen	Día
Mariposa	Rojo, rosa	Débil, floral	Néctar	Día
Polilla	Blanco	Fuerte, dulce	Néctar	Crepúsculo, noche
Moscardón	Café rojizo, morado	Fuerte, podrido	Sin recompensa	Día, noche
Escarabajo	Verde, blanco	Fuerte, varios aromas	Néctar, polen	Día, noche
Ave	Rojo, rosa	Sin aroma	Néctar	Día
Murciélago	Blanco	Fuerte, almizclado o dulce	Néctar, polen	Noche

Algunas flores producen néctar, una solución azucarada, en glándulas florales especiales llamadas *nectarios*. Los polinizadores usan néctar, que también es rico en aminoácidos, alcaloides y otros químicos florales, como alimento rico en energía. Algunos néctares contienen alcaloides como la nicotina para evitar que los polinizadores animales beban todo el néctar en una sola visita. (La nicotina es tóxica). Por ende, los polinizadores son alentados a visitar múltiples flores, y cada flor tiene múltiples visitantes polinizadores.

Los biólogos estiman que los insectos polinizan aproximadamente 70% de todas las especies de plantas con flores. Las abejas son particularmente importantes polinizadoras de plantas de cultivo. Los cultivos polinizados por abejas proporcionan alrededor del 30% del alimento humano. Las plantas polinizadas por insectos con frecuencia tienen pétalos azules o amarillos. El ojo del insecto no ve el color de la misma forma que los humanos. La mayoría de los insectos ven bien en el rango violeta, azul y amarillo de la luz visible, mas no perciben el rojo como un color distinto. De modo que las flores polinizadas por insectos generalmente no son rojas. Los insectos también ven en el rango ultravioleta, longitudes de onda que son invisibles para el ojo humano. Los insectos ven la radiación ultravioleta como un color llamado *morado de abeja*. Muchas flores tienen sorprendentes marcas UV que pueden o no ser visibles para los humanos, pero que dirigen a los insectos hacia el centro de la flor donde están los granos de polen y el néctar.

Los insectos tienen un sentido bien desarrollado del olfato, y muchas flores polinizadas por insectos tienen un fuerte aroma que puede ser agradable o repulsivo para los humanos. Por ejemplo, la planta cadáver es polinizada por moscas y huele como la carne en descomposición donde las moscas ponen sus huevos. Conforme las moscas se mueven de una flor hedionda a otra en busca de un lugar para poner sus huevos, transfieren granos de polen.

Aves como los colibríes son importantes polinizadores. Las flores polinizadas por aves generalmente son rojas, anaranjadas o amarillas porque las aves ven bien en este rango de luz visible. Dado que la mayoría de las aves no tienen un fuerte sentido del olfato, las flores polinizadas por aves por lo general carecen de aroma.

Los murciélagos, que se alimentan de noche y no ven bien, son importantes polinizadores, particularmente en los trópicos. Las flores polinizadas por murciélagos abren de noche y tienen pétalos blancos opacos y una fuerte emanación de aroma durante la noche que general-

mente huele como fruta fermentada. Los murciélagos que se alimentan de néctar son atraídos hacia las flores por el aroma; lamen el néctar con sus largas lenguas extendibles. Conforme se mueven de flor a flor transfieren granos de polen. Una rara adaptación que alienta la polinización de los murciélagos evolucionó en la enredadera tropical *Mucana holtonii*. Cuando el polen en una flor dada está maduro, un pétalo cóncavo se eleva. El pétalo rebota los llamados de ecolocalización del murciélago de regreso al animal, lo que lo ayuda a encontrar la flor.

Características especializadas como pétalos, aroma y néctar para atraer polinizadores coevolucionaron con adaptaciones de los polinizadores animales. Partes corporales y comportamientos especializados adaptaron a los animales para ayudar a la polinización mientras obtienen néctar y granos de polen como recompensa. Por ejemplo, la coevolución seleccionó los cuerpos peludos de los abejorros, que atrapan y retienen los granos de polen pegajosos para transportarlos desde una flor hacia otra.

La coevolución pudo conducir a los largos picos curvos del ʻiʼiwi, uno de los pinzones hawaianos, que inserta su pico en flores tubulares para obtener néctar (vea las figuras 1-13b y 20-18). La larga corola tubular de las flores que visitan los ʻiʼiwis probablemente también se produjeron por coevolución. Durante el siglo xx, algunas de las especies de flores tubulares (como las lobelias) se volvieron raras, principalmente como resultado del pastoreo de las vacas y cabras silvestres no nativas, y alrededor del 25% de las especies de lobelia se extinguieron. Ahora el ʻiʼiwi se alimenta principalmente de las flores del árbol ʻohiʼa, que carece de pétalos, y el pico del ʻiʼiwi parece adaptarse a este cambio en preferencia alimenticia. La comparación de los picos de especímenes museográficos de ʻiʼiwi recolectados en 1902, con los picos de aves vivas capturadas en la década de 1990, mostraron que los picos de los ʻiʼiwi eran aproximadamente 3% más cortos en la década de 1990 que en 1902.

Las plantas y el comportamiento de sus polinizadores coevolucionaron, en ocasiones en formas extrañas y complejas. Las flores de ciertas orquídeas (*Ophrys*) parecen abejas femeninas en coloración y forma. Las flores no polinizadas segregan un aroma similar al producido por las abejas hembra, y los machos son atraídos irresistiblemente a ellas. El parecido entre las flores *Ophrys* y las abejas hembra es tan fuerte que la abeja macho monta las flores y trata de copular con ellas. Durante esta *pseudocopulación*, generalmente un saco de polen se adhiere al dorso de la abeja. Cuando la abeja frustrada se aleja e intenta copular con otra flor de orquídea, los granos de polen se transfieren a dicha flor. Es interesante que, una vez que una flor fue polinizada, emite un aroma como el liberado por las abejas hembra que ya copularon. Las abejas macho no tienen interés en visitar las flores que fueron polinizadas (tal como pierden interés en las abejas hembra que ya fueron inseminadas).

EXPERIMENTO CLAVE

PREGUNTA: ¿Una sola mutación genética en el color de la flor puede afectar a los polinizadores animales?

HIPÓTESIS: Si el color de la flor cambia por mutación, pueden cambiar las preferencias del polinizador para la flor resultante.

EXPERIMENTO: *Mimulus lewisii* tiene flores violeta-rosa y es polinizada por abejorros; la cercanamente emparentada *M. cardinalis* tiene flores anaranjado-rojo y es polinizada por colibríes. Alelos en el mismo locus en ambas especies afectan el color de la flor.

Investigadores transfirieron el alelo para flores anaranjado-rojo de *M. cardinalis* a *M. lewisii*, que entonces produjo pétalos amarillo-anaranjados. También transfirieron el alelo para flores rosa de *M. lewisii* a *M. cardinalis*, que entonces produjo pétalos rosa oscuro.

M. lewisii tipo silvestre | *M. cardinalis* tipo silvestre | *M. lewisii* alterada | *M. cardinalis* alterada

RESULTADOS Y CONCLUSIÓN: Las flores de *M. lewisii* modificadas tenían color amarillo-anaranjado y tuvieron 68 veces más visitas de colibríes que las flores de *M. lewissi* no alterada. Las flores de *M. cardinalis* modificada tenían pétalos rosa oscuro y fueron visitadas 74 veces más por abejorros que las flores de *M. cardinalis* no alteradas. Por ende, una sola mutación en un gen para el color de flor resultó en un cambio en los polinizadores animales.

FIGURA 37-5 Estudio de cómo pudieron evolucionar las preferencias del polinizador
Biólogos de la Universidad de Washington y de la Michigan State University usaron flores mono para determinar si una sola mutación genética tendría algún efecto sobre polinizadores animales.

Una sola mutación en un gen para el color de flor puede resultar en un cambio en los polinizadores animales

Biólogos usaron dos especies de flores mono, ambas nativas del occidente de América del Norte, para determinar si una sola mutación genética tendría algún efecto sobre los polinizadores animales. La *Mimulus lewisii* del tipo silvestre tiene flores violeta-rosa y es polinizada por abejorros, mientras que la cercanamente emparentada *M. cardinalis* tiene flores anaranjado-rojo y es polinizada por colibríes. Alelos en el mismo locus en ambas especies afectan el color de flor.

Cuando los investigadores transfirieron el alelo para flores anaranjado-rojo de *M. cardinalis* a *M. lewisii*, las flores resultantes de *M. lewisii* fueron amarillo-anaranjadas en lugar de rosas. Dichas flores fueron visitadas por 68 veces más colibríes que las flores de *M. lewisii* silvestre (**FIGURA 37-5**). Un cambio en polinizadores también ocurrió cuando plantas de *M. cardinalis* recibieron el alelo para flores rosa de *M. lewisii*. Dichas flores de *M. cardinalis* tuvieron un color rosa oscuro y 74 veces más visitas de abejorros que las flores de *M. cardinalis* del tipo silvestre.

Los biólogos creen que las flores polinizadas por colibríes surgieron a partir de flores polinizadas por insectos muchas veces durante el curso de la evolución de las plantas con flores. Estos datos sugieren que una sola mutación genética que afecta el color de pétalo podría ser en parte responsable del cambio de polinizador que resultó en la evolución de dos especies, *M. lewisii* y *M. cardinalis*, a partir de su ancestro común polinizado por insectos.

Algunas plantas con flores dependen del viento para dispersar polen

Algunas plantas con flores, como céspedes, ambrosías, arces y robles, son polinizadas con el viento. Las plantas polinizadas por el viento producen muchas flores pequeñas no visibles (**FIGURA 37-6**). No producen grandes pétalos coloridos, aroma o néctar. Algunas tienen grandes estigmas plumosos, presumiblemente para atrapar los granos de polen transportados por el viento. Puesto que la polinización por el viento es cuestión de puntería, la probabilidad de que un grano de polen particular aterrice sobre un estigma de la misma especie de flor es pequeña. Las plantas polinizadas por el viento producen grandes cantidades de granos de polen, lo que aumenta la posibilidad de que algunos granos de polen aterrizarán sobre el estigma adecuado.

Dr. Jeremy Burgess/Science Photo Library/Photo Researchers, Inc.

FIGURA 37-6 Polinización por el viento

Cada grupo de flores de arce macho (*Quercus*) se balancea de la rama de un árbol y desprende una lluvia de polen cuando sopla el viento. Estas flores carecen de pétalos.

Repaso

- Una flor tiene pétalos amarillos, un aroma agradable y néctar azucarado. ¿Cómo es probable que se polinice?
- Una flor tiene pequeñas flores poco visibles, sin pétalos, aroma o néctar. ¿Cómo es probable que se polinice?
- ¿Qué es coevolución?

37.3 FECUNDACIÓN Y DESARROLLO DE SEMILLA/FRUTO

OBJETIVOS DE APRENDIZAJE

5 Distinguir entre polinización y fecundación.
6 Trazar las etapas del desarrollo embrionario en las plantas con flores, y mencionar y definir las principales partes de las semillas.
7 Explicar las relaciones entre los siguientes: óvulos, ovarios, semillas y frutos.
8 Distinguir entre frutos simples, agregados, múltiples y accesorios.

Después de que los granos de polen se transfieren de la antera al estigma, la célula tubo, una de las dos células en el grano de polen, produce un delgado tubo polínico a través del estilo y hacia el óvulo en el ovario. ¿Cómo "sabe" el tubo polínico dónde crecer? Los científicos descubrieron que las señales moleculares de la gametofita femenina guía el tubo polínico en crecimiento hacia el óvulo. En 2001, las células sinérgidas ubicadas adyacentes al ovocito fueron identificados como la fuente de dichas señales moleculares. La naturaleza química de estos atrayentes del tubo polínico era desconocida hasta 2009, cuando dos señales de atracción (llamadas LURE), ambos pequeños polipéptidos, fueron identificadas en torenia (*Torenia fournieri*) y reportadas en la revista *Science*.

Una vez que el tubo polínico penetra el óvulo, las señales atrayentes ya no se producen. Como resultado, sólo un tubo polínico entra a cada gametofito femenino. La segunda célula dentro del grano de polen se divide para formar dos gametos masculinos (los espermatozoides), que se mueven por el tubo polínico y entran al óvulo (**FIGURA 37-7**).

En las plantas con flores ocurre un proceso único de doble fecundación

El ovocito dentro del óvulo se une con uno de los espermatozoides y forma un cigoto (ovocito fecundado) que se desarrolla hasta ser una planta embrionaria contenida en la futura semilla. Los dos núcleos polares en la célula central del óvulo se fusionan con el segundo espermatozoide para formar la primera célula del **endosperma** triploide ($3n$), el tejido con funciones nutritivas y hormonas que rodea a la planta embrionaria en desarrollo dentro de la semilla. Este proceso, en el que ocurren dos fusiones celulares separadas, se llama **doble fecundación**. Con algunas excepciones, es única de las plantas con flores. (Un tipo de doble fecundación se reportó en dos especies de gimnospermas, *Ephedra nevadensis* y *Gnetum gnemon*).

Después de la doble fecundación, el óvulo crece hasta ser una *semilla* y el ovario circundante se desarrolla hasta ser un *fruto* (vea la discusión en el capítulo 28).

El desarrollo embrionario en las semillas es ordenado y predecible

Las plantas con flores contienen una planta embrionaria joven, completa con nutrientes almacenadas, en una **semilla** compacta, que se desarrolla a partir del óvulo después de la fecundación. Los nutrientes en las semillas no sólo los usan los embriones de las plantas que germinan, sino que también son comidos por animales, incluidos los humanos. El desarrollo del embrión y el endospermo después de la fecundación es posible debido al flujo constante de nutrientes hacia la semilla en crecimiento desde la planta progenitora.

Las divisiones celulares del ovocito fecundado para formar un embrión multicelular proceden en varias formas en las plantas con flores. Se describirá el desarrollo embrionario eudicotiledóneo; el desarrollo embrionario monocotiledóneo es similar en las primeras etapas.

Las dos células (célula basal y apical) que se forman como resultado de la primera división del ovocito fecundado establecen *polaridad*, o dirección, en el embrión. La gran **célula basal** (ubicada hacia el exterior del óvulo) usualmente se desarrolla en un **suspensor**, un tejido embrionario que ancla al embrión en desarrollo y ayuda en la ingesta de nutrientes desde el endospermo. La **célula apical** (hacia el interior del óvulo) se desarrolla hasta ser la planta embrionaria. Científicos actualmente estudian las diferencias moleculares entre la célula apical y la célula basal para determinar las señales moleculares iniciales que están involucradas en el establecimiento de polaridad.

Inicialmente, la célula apical se divide para formar un pequeño cúmulo de células, llamado *proembrión* (**FIGURA 37-8**). Conforme continúa la división celular, se desarrolla una esfera de células, con frecuencia llamada *embrión globular*. Las células comienzan a convertirse en tejidos especializados durante esta etapa. Cuando el embrión eudicotiledóneo comienza a desarrollar sus dos cotiledones (hojas de semilla), tiene dos lóbulos y parece un corazón; con frecuencia a ésta se le llama *etapa corazón*. Durante la *etapa torpedo*, el embrión sigue creciendo conforme se alargan los cotiledones. A medida que el embrión se alarga, con frecuencia se curva hacia atrás sobre sí mismo y rompe el suspensor.

La semilla madura contiene una planta embrionaria y almacena materiales

Una semilla madura contiene una planta embrionaria y alimento (almacenados en los cotiledones o endospermo), rodeados por un grueso **tegumento** protector derivado de los **integumentos**, que son las capas más externas de un óvulo. La semilla, a su vez, está encerrada dentro de un fruto.

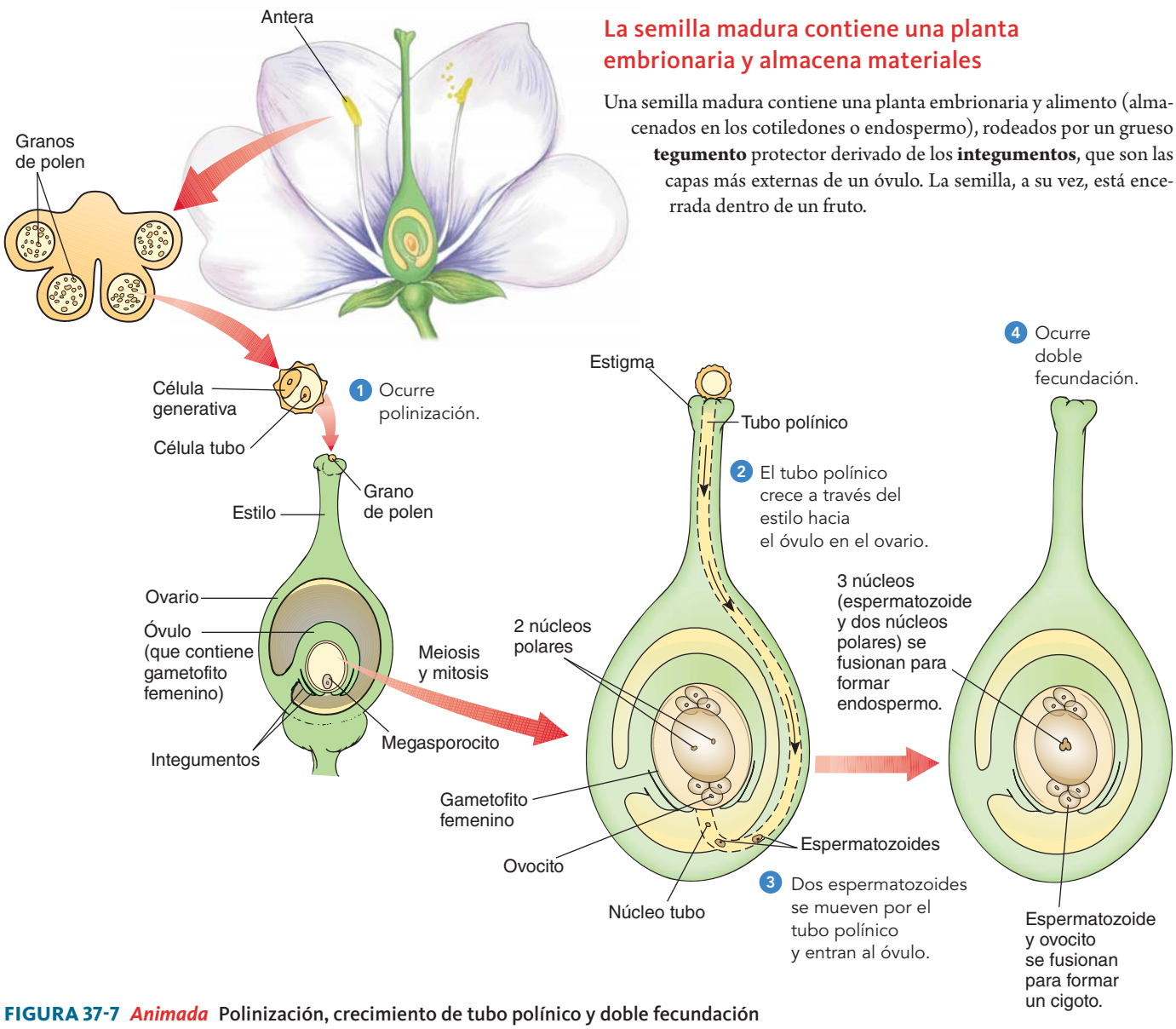
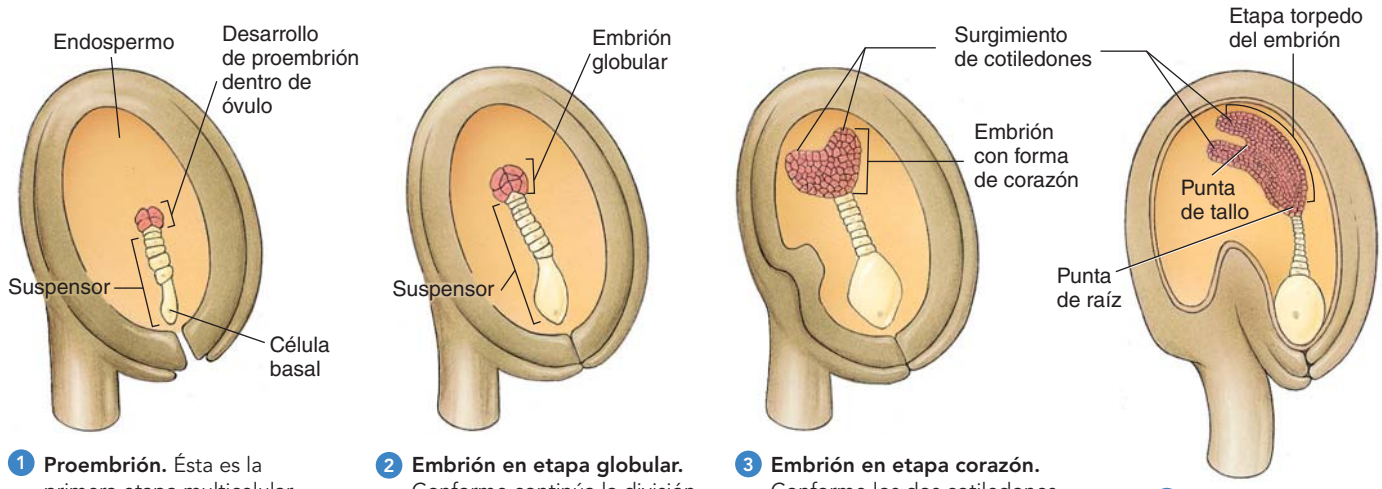


FIGURA 37-7 ***Animada*** **Polinización, crecimiento de tubo polínico y doble fecundación**

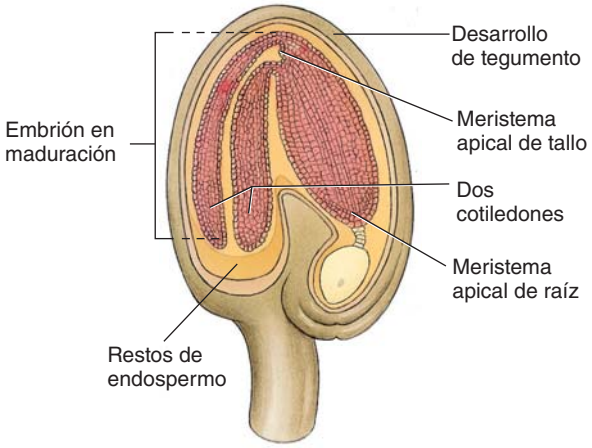


1 **Proembrión.** Ésta es la primera etapa multicelular del embrión.

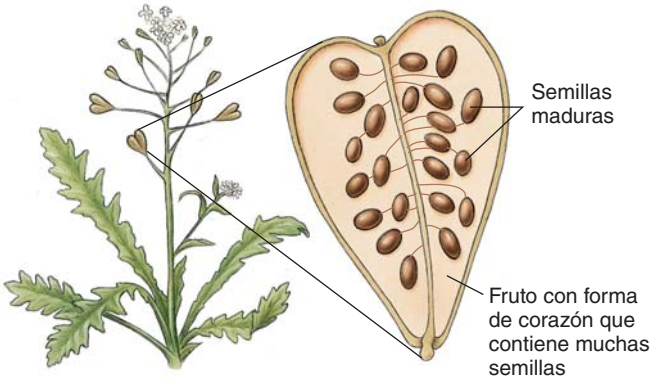
2 **Embrión en etapa globular.** Conforme continúa la división celular, el embrión se convierte en una bola de células.

3 **Embrión en etapa corazón.** Conforme los dos cotiledones comienzan a surgir, el embrión adquiere forma de corazón.

4 **Embrión en etapa torpedo.** Los cotiledones siguen alargándose y forman la etapa torpedo.



5 **Maduración del embrión dentro de la semilla.** El alimento originalmente almacenado en el endospermo casi se agota por completo durante el crecimiento y desarrollo embrionarios y la mayor parte del alimento para la planta embrionaria ahora se almacena en los cotiledones.



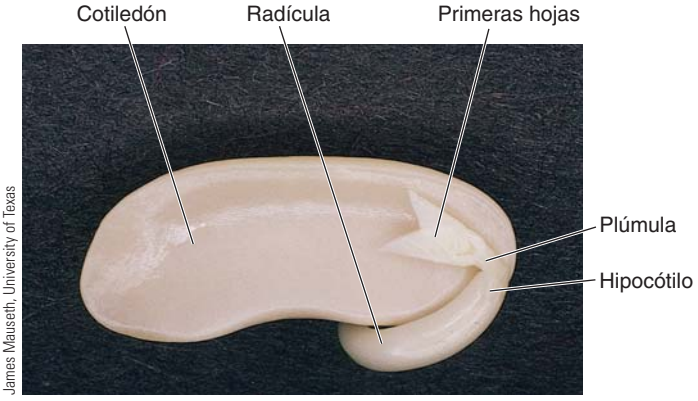
6 **Fruto.** Sección longitudinal a través de un fruto de bolsa de pastor que revela numerosas semillas pequeñas, cada una de las cuales contiene un embrión maduro. Cada semilla se desarrolló a partir de un óvulo.

FIGURA 37-8 Desarrollo embrionario en bolsa de pastor (*Capsella bursa-pastoris*)

El óvulo se muestra separado del ovario en las partes de la 1 a la 5.

El embrión maduro dentro de la semilla consiste en una corta raíz embrionaria, o **radícula**; un brote embrionario; y una o dos hojas de semilla, o **cotiledones** (**FIGURA 37-9**). Las monocotiledóneas tienen un solo cotiledón, mientras que las eudicotiledóneas poseen dos. La porción corta del brote embrionario que conecta la radícula con uno o dos cotiledones es el **hipocótilo**. El ápice del brote, o yema terminal, ubicado arriba del punto de unión de los cotiledones, es la **plúmula**. Después de la formación de radícula, hipocótilo, cotiledones y plúmula, el desarrollo de la planta joven se detiene, generalmente por desecación (secamiento) o **latencia** (también conocida como dormancia; un estado temporal de actividad fisiológica suspendida). Cuando las condiciones son adecuadas para continuar el programa de desarrollo, la semilla **germina**, y el embrión reanuda su crecimiento.

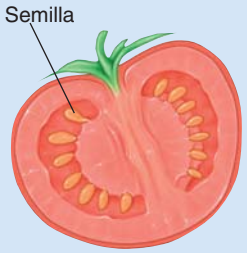
Se sabe que muchas semillas permanecen latentes durante décadas, pero sólo se han documentado científicamente pocos ejemplos de ger-



James Mauseth, University of Texas

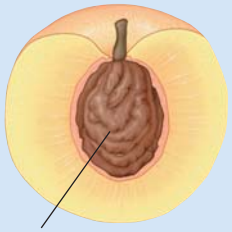
FIGURA 37-9 Estructura de una semilla

Una semilla de frijol disecada (se removieron su tegumento y uno de sus dos cotiledones) para mostrar la radícula, el hipocótilo, el cotiledón restante y la plúmula con sus primeras hojas en el ápice de brote. Esta semilla particular comenzó a germinar, de modo que su radícula es más grande que en una semilla sin germinar.



Baya (fruto simple)
Fruto simple carnoso en el que la pared frutal es blanda en toda su extensión.

Tomate (*Lycopersicon lycopersicum*)

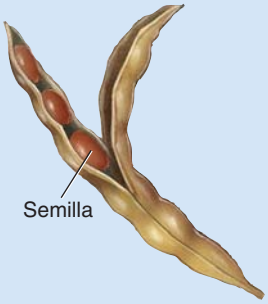


Drupa (fruto simple)
Fruto simple carnoso en el que la pared interior del fruto es un duro hueso.

Durazno (*Prunus persica*)

Folículo (fruto simple)
Fruto simple seco que se abre a lo largo de una sutura para liberar sus semillas; el fruto se forma a partir de un ovario que consiste en un solo carpelo.

Algodón egipcio (*Asclepias syriaca*)

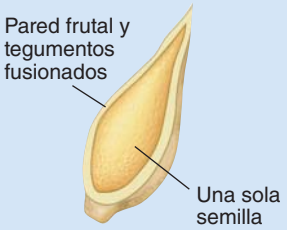


Legumbre (fruto simple)
Fruto simple seco que se divide a lo largo de dos suturas para liberar sus semillas; el fruto se forma a partir de un ovario que consiste en un solo carpelo.

Frijol verde (*Phaseolus vulgaris*)

Cápsula (fruto simple)
Fruto simple seco que se abre a lo largo de dos o más suturas o poros para liberar sus semillas; el fruto se forma a partir de un ovario que consiste en dos o más carpelos.

Lirio (*Iris*)

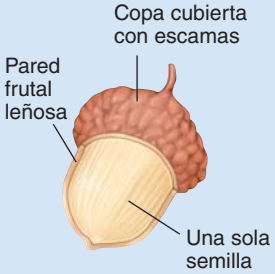


Cariópside (fruto simple)
Fruto simple seco en el que la pared frutal está fusionada al tegumento.

Trigo (*Triticum*)

Aquenio (fruto simple)
Fruto simple seco en el que la pared frutal está separada del tegumento.

Girasol (*Helianthus annuus*)



Nuez (fruto simple)
Fruto simple seco que tiene una pared pétrea, generalmente grande y no se abre en la madurez.

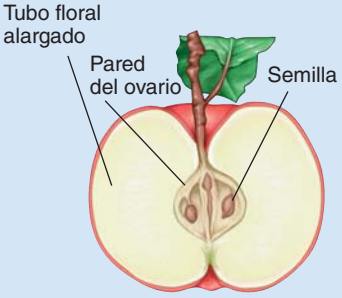
Roble (*Quercus*)

Fruto agregado
Fruto desarrollado a partir de una sola flor con varios pistilos (es decir: carpelos no fusionados en un solo pistilo).

Zarzamora (*Rubus*)

Fruto múltiple
Fruto desarrollado a partir de los ovarios de un grupo de flores.

Mora (*Morus*)



Fruto accesorio
Fruto compuesto principalmente de tejido no ovárico (como el receptáculo o tubo floral).

Manzana (*Malus sylvestris*)

FIGURA 37-10 Tipos de frutos

Los frutos se clasifican botánicamente en cuatro grupos (simple, agregado, múltiple y accesorio) con base en su estructura y mecanismo de dispersión de semillas.

minación después de cientos de años de latencia. En 2008, un equipo de biólogos de Israel y Suiza germinaron exitosamente una semilla de dátil (*Phoenix dactylifera*) cuya edad se dató con radiocarbono en 2000 años. Antes de este reporte, el ejemplo de germinación documentado más antiguo fue una semilla de loto (*Nelumbo nucifera*) de 1200 años de edad.

Puesto que la planta embrionaria no es fotosintética, debe nutrirse durante la germinación hasta que se vuelva fotosintética y por lo tanto autosuficiente. Los cotiledones de muchas plantas funcionan como órganos de almacenamiento y se vuelven grandes, gruesos y carnosos conforme absorben las reservas alimenticias (almidones, aceites y proteínas) inicialmente producidas como endospermo. Las semillas que almacenan nutrientes en los cotiledones tienen poco o ningún endospermo en la madurez. Ejemplos de dichas semillas son guisantes, frijoles, calabazas, girasoles y cacahuates. Otras plantas (por ejemplo, trigo y maíz) tienen cotiledones delgados que funcionan principalmente para auxiliar a la planta joven a digerir y absorber el alimento almacenado en el endospermo.

Los frutos son ovarios maduros

Después de que la doble fecundación tiene lugar dentro del óvulo, éste crece hasta convertirse en semilla, y el ovario que lo rodea se desarrolla hasta ser un **fruto**. Por ejemplo, una vaina de guisante es un fruto, y los guisantes en su interior son semillas. Un fruto puede contener una o más semillas; ¡algunos frutos de orquídea contienen de varios miles a millones de semillas! Los frutos brindan protección a las semillas encerradas y en ocasiones ayudan en su dispersión.

Existen varios tipos de frutos; sus diferencias resultan a partir de variaciones en la estructura u orden de las flores donde se formaron. Los cuatro tipos básicos de frutos (simple, agregado, múltiple y accesorio) se resumen en la **FIGURA 37-10**.

La mayoría de los frutos son frutos simples. Un **fruto simple** se desarrolla a partir de un solo ovario, que puede consistir en un solo carpelo o varios carpelos fusionados. En la madurez, los frutos simples pueden ser carnosos o secos. Dos ejemplos de frutos simples carnosos son bayas y drupas. Una **baya** es un fruto carnoso que tiene tejidos blandos en toda su extensión y contiene pocas semillas; una mora azul es una baya, así como las uvas, los arándanos, los plátanos y los tomates. Muchas de las llamadas "bayas" no encajan con la definición botánica. Fresas, frambuesas y moras, por ejemplo, no son bayas; estos tres frutos se estudian más adelante.

Una **drupa** es un fruto simple carnoso o fibroso que contiene un hueso duro que rodea una sola semilla. Los ejemplos de drupas incluyen duraznos, melocotones, aceitunas y almendras. La cáscara de la almendra es en realidad el hueso, que permanece después de remover el resto del fruto.

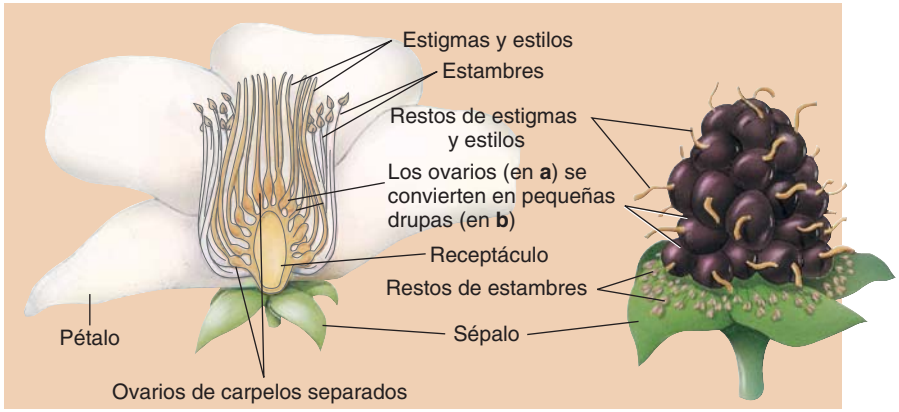
Muchos frutos simples son secos en la madurez; algunos de éstos se abren, por lo general a lo largo de juntas, llamadas *suturas*, para liberar sus semillas. Una vaina de algodón egipcio es un ejemplo de **folículo**, un fruto simple seco que se desarrolla a partir de un solo carpelo y se abre a lo largo de una sutura para liberar sus semillas. Una **legumbre** es un fruto simple seco que se desarrolla a partir de un solo carpelo y se abre a lo largo de dos suturas. Las vainas de guisante son legumbres, así como los frijoles verdes, aunque ambos por lo general se cosechan antes de que el fruto se seque y abra. Las semillas de guisante generalmente se remueven del fruto y se consumen, mientras que de los frijoles verdes se comen todo el fruto y las semillas. Una **cápsula** es un fruto simple seco que se desarrolla a partir de dos o más carpelos fusionados y se abre a lo largo de dos o más suturas o poros. Los frutos de lirios, amapolas y algodón son cápsulas.

Otros frutos simples secos como los **cariópsides**, o **granos**, no se abren en la madurez. Cada cariópside contiene una sola semilla. Puesto que el tegumento se fusiona con la pared frutal, un cariópside parece una semilla más que un fruto. Los núcleos de maíz y trigo son frutos de este tipo.

Un **aquenio** es similar a un cariópside en que es simple y seco, no se abre en la madurez y contiene una sola semilla. Sin embargo, el tegumento de un aquenio no está fusionado con la pared frutal. En vez de ello, la única semilla está unida a la pared frutal sólo en un punto, lo que permite a un aquenio separarse de su semilla. El fruto del girasol es un ejemplo de aquenio. Uno puede pelar la pared frutal (la cáscara) para revelar la semilla de girasol en su interior.

Las **nueces** son frutos simples secos que tienen una pared pétrea y no se abren en la madurez. A diferencia de los aquenios, las nueces generalmente son grandes y con una sola semilla, y con frecuencia derivan a partir de un ovario compuesto. Los ejemplos de nueces incluyen castaños, bellotas y avellanas. Muchas de las llamadas "nueces" no encajan en la definición botánica. Los cacahuates y las nueces de Brasil, por ejemplo, son semillas, no nueces.

Los frutos agregados son un segundo tipo principal de fruto. Un **fruto agregado** se forma a partir de una sola flor que contiene muchos carpelos separados (libres) (**FIGURA 37-11**). Después de la fecundación, cada ovario de cada carpelo individual se alarga. Conforme se alargan,



Cengage

(a) (b) (c)

FIGURA 37-11 Un fruto agregado

(a) Corte de una flor de zarzamora (*Rubus*) que muestra los muchos carpelos separados en el centro de la flor. **(b)** El fruto en desarrollo de una zarzamora es un agregado de pequeñas drupas. Los pequeños "pelos" de la zarzamora son restos de estigmas y estilos. **(c)** Frutos de zarzamora en desarrollo en varias etapas de madurez.

los ovarios pueden fusionarse para formar un solo fruto. Los frutos de frambuesa, zarzamora y magnolia son ejemplos de frutos agregados.

Un tercer tipo es el **fruto múltiple**, que se forma a partir de los ovarios de muchas flores que crecen en proximidad sobre un tallo floral común. El ovario de cada flor se fusiona con los ovarios cercanos conforme se desarrolla y alarga después de la fecundación. Piñas, higos y moras son frutos múltiples.

Los **frutos accesorios** son el cuarto tipo. Difieren de otros frutos en que otros tejidos de la planta, además del tejido ovárico, constituyen el fruto. Por ejemplo, la parte comestible de una fresa es el receptáculo carnoso rojo. Manzanas y peras también son frutos accesorios; la parte exterior de cada uno de estos frutos es un *tubo floral* agrandado, que consiste en tejido de receptáculo junto con porciones de cáliz, que rodea al ovario (**FIGURA 37-12**).

La dispersión de semillas es sumamente variada

Viento, animales, agua y dehiscencia explosiva dispersan las varias semillas y frutos de las plantas con flores (**FIGURA 37-13**). Los efectivos métodos de dispersión de semillas han posibilitado que ciertas plantas expandan su rango geográfico. En algunos casos la semilla es el agente real de dispersión, mientras que en otros el fruto realiza este papel. En las estepicursoras, como el cardo ruso, toda la planta es el agente de dispersión porque se suelta y el viento la arrastra por el suelo, y dispersa sus semillas mientras rebota. Las estepicursoras son ligeras y en ocasiones el viento las arrastra durante muchos kilómetros.

El viento es responsable de la dispersión de semillas en muchas plantas. Las plantas como los árboles de arce tienen frutos alados adaptados para la dispersión por el viento. Ligeros penachos emplumados permiten a otras semillas o frutos ser transportados por el viento, con frecuencia distancias considerables. Tanto los frutos del diente de león como las semillas del algodón egipcio tienen este tipo de adaptación.

Algunas plantas tienen estructuras especiales que les ayudan en la dispersión de sus semillas y frutos por parte de animales. Las espinas y barbas de los cadillos de bardana y frutos similares se adhieren al pelambre del animal y se desprenden conforme el animal se mueve.

Los frutos carnosos comestibles también están adaptados para la dispersión por animales. Aves, murciélagos, primates, rumiantes que pacen y hormigas son agentes de dispersión comunes. Estos animales son atraídos hacia el fruto por su color, ubicación, olor y sabor. Conforme el animal come estos frutos, o desecha o traga las semillas. Muchas semillas tragadas tienen tegumentos gruesos y no se digieren; en vez de ello, pasan a través del tubo digestivo y se depositan en las heces del animal a cierta distancia de la planta progenitora. De hecho, algunas semillas no germinan a menos que hayan pasado a través del tubo digestivo de un animal; probablemente los jugos digestivos del animal colaboran en la germinación al ayudar a descomponer el tegumento. Algunos frutos comestibles aparentemente contienen químicos que funcionan como laxantes para acelerar el paso de las semillas a través del tubo digestivo de un animal; mientras menos tiempo pasen estas semillas en los intestinos, más probabilidad tiene de germinar.

Animales como ardillas y muchas especies de aves también ayudan a dispersar bellotas y otros frutos y semillas al enterrarlos para su uso en invierno. Muchas semillas enterradas nunca las usan los animales y germinan la primavera siguiente. Las hormigas recolectan las semillas de muchas plantas y las llevan bajo tierra hacia sus nidos. Las hormigas dispersan y entierran semillas de cientos de especies de plantas casi en todo ambiente terrestre, desde los bosques de coníferas del norte a pluviselvas y desiertos.

Tanto hormigas como plantas con flores se benefician de su asociación. Las hormigas aseguran el éxito reproductivo de las plantas cuyas semillas entierran, y las plantas proporcionan alimento a las hormigas. Una semilla recolectada y llevada bajo tierra por las hormigas con frecuencia contiene una estructura especial llamada *eleosoma*, o *cuerpo aceitoso*, que sobresale de la semilla. Los eleosomas son un alimento nutricio

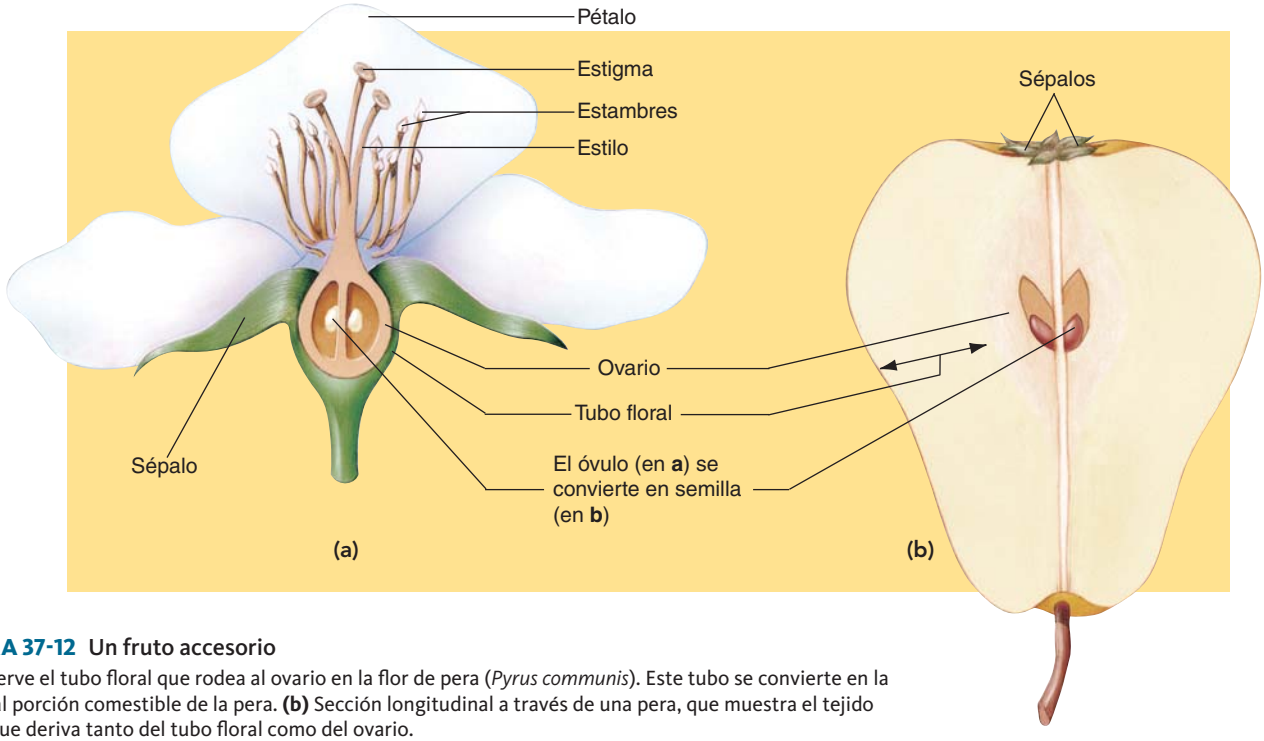


FIGURA 37-12 Un fruto accesorio

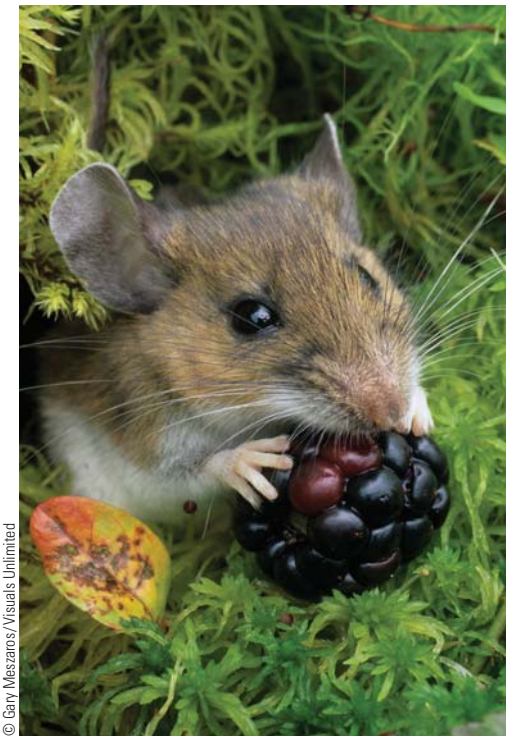
(a) Observe el tubo floral que rodea al ovario en la flor de pera (*Pyrus communis*). Este tubo se convierte en la principal porción comestible de la pera. **(b)** Sección longitudinal a través de una pera, que muestra el tejido frutal, que deriva tanto del tubo floral como del ovario.

© W digital productions/Dreamstime

(a) Los penachos emplumados de las semillas del algodón egipcio (*Asclepias syriaca*) les permiten flotar para su dispersión mediante el viento.

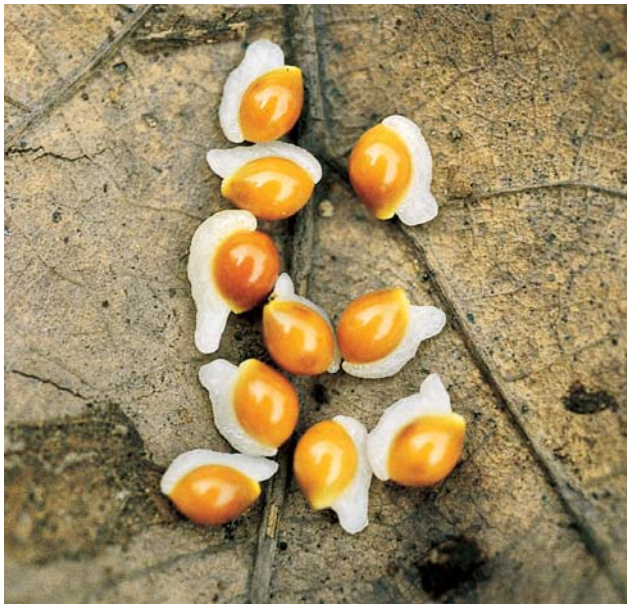
DPA/Dembinsky Photo Associates

(b) Cadillos (los frutos con ganchos) de bardana (*Arctium minus*) se transportan lejos de la planta progenitora después de adherirse a plumas de aves, pelaje de mamífero o ropa humana.



© Gary Meszaros/Visuals Unlimited

(c) Los frutos carnosos, como la zarzamora (*Rubus*), son comidos por animales como este ratón de patas blancas. Las semillas frecuentemente se tragan completas y pasan sin daño a través del tubo digestivo del animal.



Marion Lobstein

(d) Dispersión de semillas por hormigas. La parte café de cada semilla de sanguinaria de Canadá (*Sanguinaria canadensis*) es la semilla en sí, y la parte blanca es el eleosoma o cuerpo aceitoso. Las semillas se colocaron a lo largo de la nervadura central de una hoja de roble para indicar escala.

(e) (*Izquierda*) Un fruto intacto de mastuerzo de prado (*Cardamine pratensis*), antes de abrir. (*Derecha*) El fruto se abre con fuerza explosiva y envía las semillas a cierta distancia de la planta.

FIGURA 37-13 Dispersión de semillas (y frutos)

para las hormigas, que llevan las semillas bajo tierra antes de remover el eleosoma. Una vez removido el eleosoma de la semilla, las hormigas desechan la semilla sin daño en una pila de desechos subterráneos que resulta ser rica en material orgánico (como excrementos de hormiga y hormigas muertas) y minerales (nutrientes inorgánicos) requeridos por las plántulas jóvenes. En consecuencia, las hormigas no sólo entierran las semillas lejos de los animales que pudieran comerlas, sino que también las colocan en suelo rico que es ideal para su germinación y el crecimiento de las plántulas.

El coco es un ejemplo de fruto adaptado para dispersión por agua. El coco tiene espacios de aire que le permiten flotar y ser transportado por las corrientes marinas durante miles de kilómetros. Cuando llega a una playa, la semilla puede germinar y crecer para convertirse en un cocotero.

Algunas semillas no las dispersan el viento, los animales o el agua. Tales semillas se encuentran en frutos que usan *dehiscencia explosiva*, en la que el fruto estalla de manera súbita, y frecuentemente con mucha violencia, y de este modo descarga sus semillas con fuerza. Dichos frutos explotan debido a la presión causada por las diferencias en *turgencia* (presión hidrostática) conforme las células del fruto se secan. Los frutos de las plantas como las "nometoques" y el mastuerzo de prado se abren de manera tan explosiva que las semillas se dispersan un metro o más.

Repaso

- ¿Cuál es la diferencia entre polinización y fecundación? ¿Cuál proceso ocurre primero?
- ¿Cuáles son las principales etapas del desarrollo embrionario eudicotiledóneo?
- ¿Qué es un fruto?
- ¿Cómo se distinguen los siguientes frutos: simple, agregado, múltiple y accesorio?
- ¿Cuáles son algunas características de las semillas y los frutos dispersados por los animales?

37.4 GERMINACIÓN Y CRECIMIENTO TEMPRANO

OBJETIVO DE APRENDIZAJE

9 Resumir la influencia de factores internos y ambientales sobre la germinación de semillas.

En las plantas con flores, polinización y fecundación son seguidas por el desarrollo de semillas y frutos. Cada semilla se desarrolla a partir de un óvulo y contiene una planta embrionaria y alimento para brindar nutrición al embrión durante la germinación. La **germinación**, el proceso de retoñar de una semilla, y el crecimiento de las plántulas hasta ser plantas son aspectos del crecimiento y el desarrollo. Dentro de una especie dada, los requisitos precisos para la germinación de semillas representan adaptaciones evolutivas que protegen a las plántulas de condiciones ambientales adversas. Las claves ambientales, como la presencia de agua y oxígeno, temperatura adecuada y en ocasiones la presencia de luz que penetra la superficie del suelo, influyen en si una semilla germina o no.

Ninguna semilla germina a menos que absorba agua. El embrión en una semilla madura está deshidratado, y es necesario un ambiente acuoso para el metabolismo activo. Cuando una semilla germina, su maquinaria metabólica se enciende y numerosos materiales se sintetizan y otros se degradan. Por lo tanto, el agua es un requisito absoluto para la germinación. La absorción de agua por una semilla seca es **imbibición**. Conforme una semilla embebe agua, con frecuencia se hincha a varias veces su tamaño original seco (**FIGURA 37-14**). Las células embeben agua mediante adhesión de agua encima de y hacia dentro de materiales como celulosa, pectina y almidones dentro de la semilla.

La germinación y posterior crecimiento requieren gran cantidad de energía. Puesto que las plantas jóvenes obtienen esta energía al convertir en ATP, durante la respiración aeróbica, la energía de las moléculas alimenticias almacenadas en el endospermo o los cotiledones de la semilla, generalmente se necesita mucho oxígeno durante la germinación. (Algunas plantas, como el arroz, crecen en suelo anegado donde el oxígeno está ausente y realizan *fermentación alcohólica* durante las primeras etapas de germinación y de crecimiento de las plántulas).

La temperatura es otro factor ambiental que afecta la germinación. Cada especie tiene una temperatura óptima, o ideal, al que el porcentaje de germinación es más alto. Para la mayoría de las plantas, la temperatura de germinación óptima está entre 25°C y 30°C. Algunas semillas, como las de manzana, requieren exposición prolongada a bajas temperaturas antes de que sus semillas rompan la latencia y germinen. Algunos de los factores ambientales necesarios para la germinación ayudan a garantizar la supervivencia de la planta joven. El requisito de un período prolongado de baja temperatura asegura que las semillas adaptadas a climas templados germinen en la primavera en lugar de en otoño.

Algunas plantas, en especial las que tienen semillas pequeñas, como la lechuga, requieren luz para germinar. Un requisito de luz garantiza que una semilla pequeña germine sólo si está cerca de la superficie del suelo. Si tal semilla tuviera que germinar a varios centímetros por abajo de la superficie del suelo, podría no tener suficientes reservas alimenticias para crecer hacia la superficie. Pero si esta semilla dependiente de luz permanece latente hasta que el suelo se perturba y se lleva a la superficie, tiene mucha mayor probabilidad de supervivencia.

Algunas semillas no germinan de inmediato

Con frecuencia, una semilla está latente y puede no germinar de inmediato incluso si las condiciones de crecimiento son ideales. En ciertas semillas, factores internos, que están bajo control genético, evitan la germinación incluso cuando todas las condiciones externas son favorables.

Marion Lobstein

FIGURA 37-14 Imbibición

Semillas de frijol pinto (*Phaseolus vulgaris*) antes (*izquierda*) y después (*derecha*) de la imbibición. Las semillas secas embeben agua antes de germinar.

Muchas semillas están latentes porque ciertos químicos están presentes o ausentes o porque el tegumento restringe la germinación. Por ejemplo, las semillas de muchas plantas del desierto contienen altas concentraciones de ácido *abscísico* (que se estudia en el capítulo 38), que inhibe la germinación bajo condiciones desfavorables. El ácido abscísico sólo se remueve cuando la lluvia es suficiente para soportar el crecimiento de la planta después que germina la semilla.

Algunas semillas, como ciertas legumbres, tienen tegumentos extremadamente duros y gruesos que evitan la entrada de agua y oxígeno, lo que induce la latencia. La *escarificación*, el proceso de rasgar o marcar con cicatrices el tegumento (físicamente con un cuchillo o químicamente con un ácido) antes de empaparlo, induce la germinación en estas plantas. La escarificación en la naturaleza ocurre, por ejemplo, cuando estas semillas pasan a través de los sistemas digestivos de los animales o cuando las bacterias del suelo digieren parcialmente los tegumentos.

Eudicotiledóneas y monocotiledóneas muestran patrones característicos de crecimiento temprano

Una vez que las condiciones son adecuadas para la germinación, la primera parte de la planta en emerger de la semilla es la radícula, o raíz embrionaria. Conforme la raíz crece y pasa a base de fuerza a través del suelo, encuentra considerable fricción de partículas del suelo. Una caliptra protege al delicado meristema apical de la punta de la raíz.

El brote (el tallo con sus hojas y estructuras reproductivas) es el siguiente en salir de la semilla. Las puntas del tallo no están protegidas por una estructura comparable a una caliptra, pero las plantas tienen mecanismos para proteger la delicada punta del tallo conforme crece a través del suelo hacia la superficie. El tallo de una plántula de frijol (una eudicotiledónea), por ejemplo, se curva para formar un gancho de modo que la punta del tallo y los cotiledones en realidad sean *jalados* a través del suelo (**FIGURA 37-15a**). El maíz y otros céspedes (monocotiledóneas) tienen una vaina especial de células llamada **coleóptilo** que rodea y protege el brote joven (**FIGURA 37-15b**). Primero, el coleóptilo empuja a través del suelo, y luego las hojas y el tallo crecen hacia la punta del coleóptilo.

Repaso

- ¿Qué factores influyen en la germinación de las semillas?
- ¿Por qué el crecimiento y el desarrollo de una planta son tan sensibles a pistas ambientales?

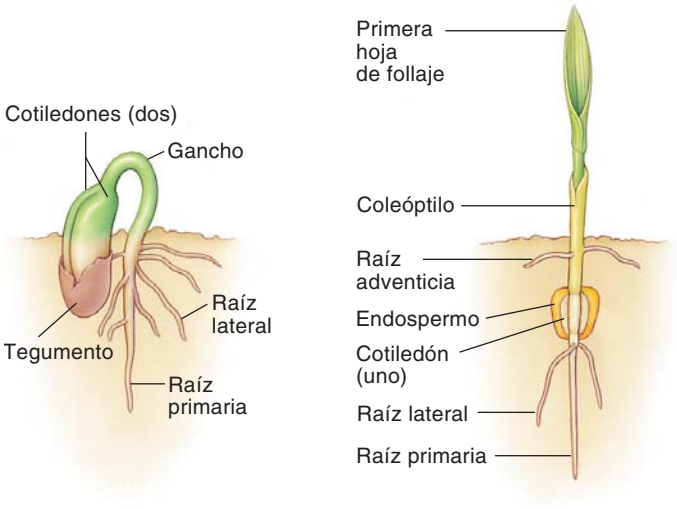
37.5 REPRODUCCIÓN ASEXUAL EN PLANTAS CON FLORES

OBJETIVOS DE APRENDIZAJE

10 Explicar cómo pueden usarse las siguientes estructuras para propagar las plantas asexualmente: rizomas, tubérculos, bulbos, cormos, estolones, plántulas y chupones.

11 Definir *apomixis*.

Las plantas con flores tienen muchos tipos de reproducción asexual, muchas de las cuales involucran tallos modificados: rizomas, tubérculos, bulbos, cormos y estolones. Un **rizoma** es un tallo horizontal subterráneo que puede o no ser carnoso. La carnosidad indica que el rizoma se usa para almacenar materiales alimenticios, como el almidón (**FIGURA 37-16a**). Aunque los rizomas parecen raíces, en realidad son tallos, como se indica por la presencia de hojas parecidas a escamas, yemas,



(a) Frijol común, una eudicotiledónea. El gancho en el tallo protege la delicada punta del tallo conforme crece a través del suelo. Una vez que el brote sale del suelo, el gancho se endereza.

(b) Maíz, una monocotiledónea. El coleóptilo, una vaina de células, surge primero del suelo. El brote y las hojas crecen por el medio del coleóptilo.

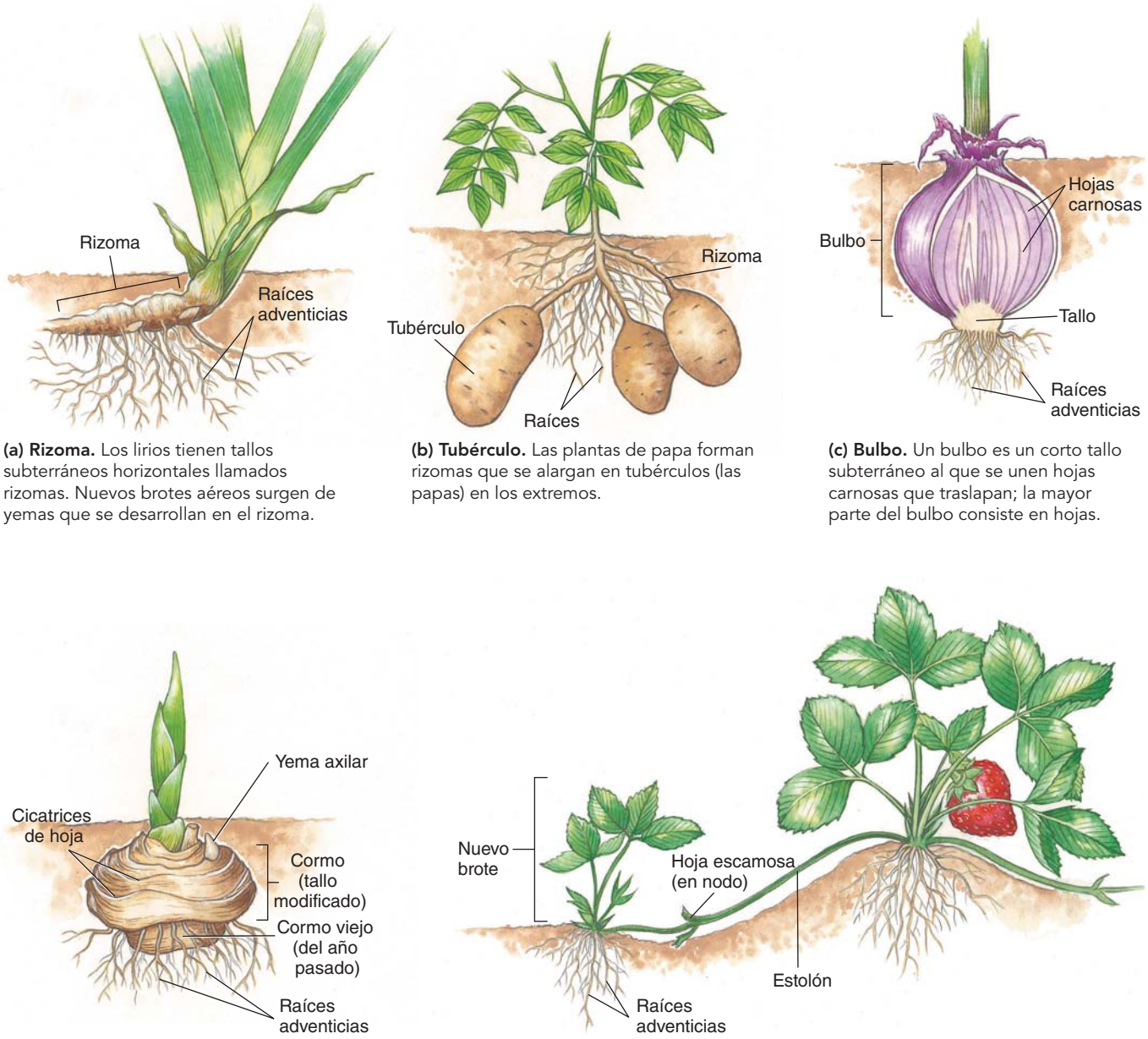
FIGURA 37-15 ***Animada*** **Germinación y crecimiento de plántula**

nodos e internodos. (Las raíces no tienen ninguna de estas características). Con frecuencia, los rizomas se ramifican en diferentes direcciones. Con el tiempo, la porción antigua del rizoma muere, y las dos ramas finalmente se separan para convertirse en plantas distintas. Lirios, bambúes, jengibre y muchos céspedes son ejemplos de plantas que se reproducen asexualmente mediante la formación de rizomas.

Algunos rizomas producen extremos enormemente engrosados llamados **tubérculos**, que son tallos subterráneos carnosos alargados para el almacenamiento de alimento. Cuando se rompe la unión entre un tubérculo y su planta progenitora, usualmente como resultado de la muerte de la planta progenitora, el tubérculo crece para convertirse en una planta separada. Las papas y la oreja de elefante (*Caladium*) son ejemplos de plantas que producen tubérculos (**FIGURA 37-16b**). Los "ojos" de una papa son yemas axilares, evidencia de que el tubérculo es un tallo subterráneo en lugar de una raíz de almacenamiento como una papa dulce o zanahoria.

Un **bulbo** es una yema subterránea modificada en la que hojas de almacenamiento carnosas se adhieren a un tallo corto (**FIGURA 37-16c**). Un bulbo es globoso (redondo) y cubierto con escamas bulbosas parecidas a papel, que son hojas modificadas. Frecuentemente forman yemas axilares que se desarrollan hasta ser bulbos hijos (bulbillos). Estos nuevos bulbos inicialmente están unidos al bulbo progenitor, pero cuando el bulbo progenitor muere y se pudre, cada bulbo hijo puede establecerse como unas plantas separadas. Azucenas, tulipanes, cebollas y narcisos son algunas plantas que forman bulbos.

Un **cormo** es un corto tallo subterráneo erecto que superficialmente parece un bulbo (**FIGURA 37-16d**). A diferencia del bulbo, cuyo alimento se almacena en hojas subterráneas, el órgano de almacenamiento del cormo es un tallo subterráneo engrosado cubierto por escamas como papel (hojas modificadas). Las yemas axilares frecuentemente originan nuevos cormos; la muerte del cormo progenitor separa estos cormos hijos, que entonces se establecen como plantas separadas. Entre las familiares plantas de jardín que producen cormos se incluyen azafrán, gladiolo y ciclamen.



(a) Rizoma. Los lirios tienen tallos subterráneos horizontales llamados rizomas. Nuevos brotes aéreos surgen de yemas que se desarrollan en el rizoma.

(b) Tubérculo. Las plantas de papa forman rizomas que se alargan en tubérculos (las papas) en los extremos.

(c) Bulbo. Un bulbo es un corto tallo subterráneo al que se unen hojas carnosas que traslapan; la mayor parte del bulbo consiste en hojas.

(d) Cormo. Un cormo es un tallo subterráneo que casi por completo es tejido de tallo rodeado por algunas escamas como papel.

(e) Estolón. Las fresas se reproducen asexualmente mediante la formación de estolones. Nuevas plantas (brotes y raíces) se producen en cada nodo.

FIGURA 37-16 Tallos modificados

Los **estolones** son tallos horizontales sobre tierra que crecen a lo largo de la superficie y tienen largos internodos (**FIGURA 37-16e**). Las yemas se desarrollan a lo largo del estolón, y cada yema da lugar a un nuevo brote que enraiza en el suelo. Cuando el estolón muere, las plantas hijas viven separadamente. La planta de fresa produce estolones.

Algunas plantas forman **plántulas** (plantas pequeñas) desprendibles en muescas a lo largo del margen de sus hojas. *Kalanchoe*, cuyo nombre común es "madre de miles", tiene tejido meristemático que da lugar a una plántula individual en cada muesca de la hoja (**FIGURA 37-17**). Cuando dichas plántulas alcanzan cierto tamaño, caen al suelo, enraizan y crecen.

Algunas plantas se reproducen asexualmente mediante la producción de **chupones**, brotes sobre tierra que se desarrollan a partir de yemas adventicias sobre las raíces (**FIGURA 37-18**). Cada chupón produce raíces adicionales y se convierte en una planta independiente cuando la planta progenitora muere. Entre los ejemplos de plantas que forman chupones se incluyen robinia negra, pera, manzana, cereza, zarzamora y álamo. Una colonia de álamos temblones (*Populus tremuloides*) en las montañas Wasatch de Utah contiene al menos 47,000 troncos de árbol formados a partir de chupones que pueden rastrearse hasta un solo individuo; este "organismo" enorme ocupa casi 43 hectáreas. Algunas hierbas, como la correhuela, producen muchos chupones. Estas

Jerome Wexler/Photo Researchers, Inc.

FIGURA 37-17 Plántulas
La "madre de miles" (*Kalanchoe*) produce plántulas desprendibles a lo largo de los márgenes de sus hojas. Las plántulas jóvenes caen y enraizan en el suelo.

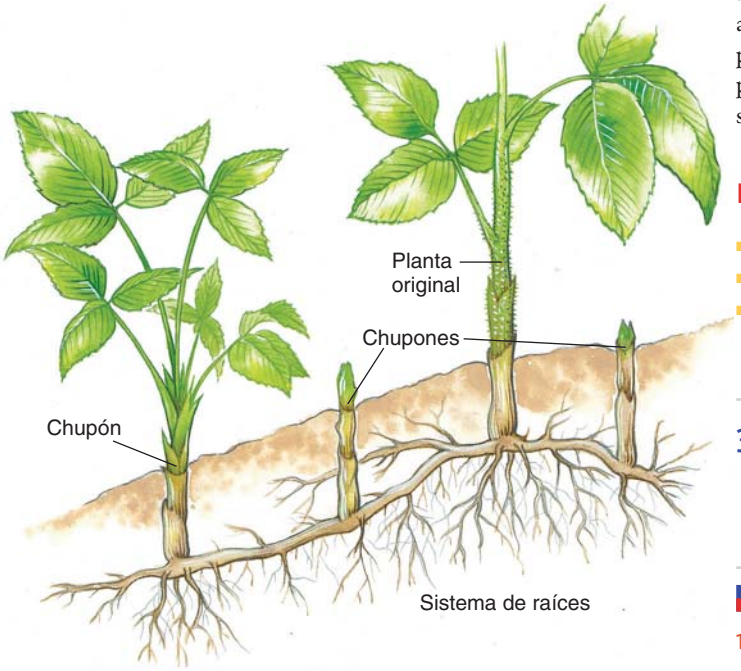


FIGURA 37-18 Chupones en varias etapas de desarrollo
Todos los chupones están conectados unos a otros a través del sistema de raíces.

plantas son difíciles de controlar porque sacar la planta del suelo rara vez remueve todas las raíces, que pueden crecer hasta una profundidad de 3 m. De hecho, en respuesta a las lesiones, las raíces producen chupones adicionales, que pueden ser una considerable molestia para los humanos.

La apomixis es la producción de semillas sin el proceso sexual

Algunas plantas con flores producen embriones en semillas sin meiosis y la fusión de gametos. La producción de semillas por **apomixis** es una forma de reproducción sexual en la que los descendientes son clones maternos. Por ejemplo, un embrión puede desarrollarse a partir de una célula diploide en el óvulo en lugar de a partir de un cigoto diploide que se forme por la unión de dos gametos haploides. Puesto que no hay fusión de gametos, el embrión casi es genéticamente idéntico al genotipo materno. Sin embargo, la ventaja de la apomixis sobre otros métodos de reproducción asexual es que las semillas y frutos producidos por apomixis pueden dispersarse mediante métodos asociados con la reproducción sexual.

La apomixis, que ocurre en varias especies de más de 40 familias de angiospermas, con frecuencia se encuentra en plantas que son poliploides con grados variables de esterilidad. La apomixis permite a estas plantas estériles reproducirse y en consecuencia sobrevivir. Ejemplos de plantas que pueden reproducirse por apomixis son dientes de león, árboles cítricos, mango, zarzamora, ajo y ciertos céspedes.

Los biólogos de plantas están activamente comprometidos en la identificación de los genes involucrados en la reproducción asexual por apomixis. En 2008, científicos en la India reportaron en la revista *Nature* que habían identificado una mutación de un solo gen en *Arabidopsis* que resultó en gametos femeninos diploides, un primer paso hacia la apomixis. Si los investigadores pueden transferir éste o genes similares a plantas de cultivo que posean rasgos superiores como alta producción, podrán desarrollar plantas de cultivo apomícticas cuyos rasgos no se pierdan o diluyan durante la combinación genética de la reproducción sexual.

Repaso

- ¿Cómo se involucran rizomas y tubérculos en la reproducción asexual?
- ¿En qué se parecen cormos y bulbos? ¿En qué son diferentes?
- ¿Qué es apomixis? ¿En qué forma es ventajosa la capacidad para reproducirse mediante apomixis?

37.6 COMPARACIÓN DE LAS REPRODUCCIONES SEXUAL Y ASEXUAL

OBJETIVO DE APRENDIZAJE

12 Enunciar las diferencias entre reproducción sexual y reproducción asexual, y discutir las ventajas y desventajas evolutivas de cada una.

La reproducción sexual y la reproducción asexual son adecuadas para diferentes circunstancias ambientales. Como usted sabe, la reproducción sexual resulta en descendencia que es genéticamente diferente de los progenitores; esto es: los genotipos paternos no se preservan en la descendencia. Esta diversidad genética de la descendencia puede ser ventajosa selectivamente, en particular en un ambiente inestable o cambiante. (*Ambiente* se define en un sentido amplio para incluir todas las condiciones externas, tanto vivientes como no vivientes, que afectan a un organismo). Por ejemplo, si una especie de planta que se reproduce sexualmente (y por lo tanto es genéticamente diversa) se expone a crecientes temperaturas anuales como resultado del calentamiento global, algunos de sus individuos podrían ser más aptos que los progenitores u otros descendientes. La diversidad genética a partir de la reproducción sexual también permite a los individuos de una especie explotar nuevos ambientes, y en consecuencia expandir su rango.

Usted vio que la reproducción asexual resulta en descendencia que es genéticamente idéntica al progenitor; esto es: el genotipo paterno se preserva. Si supone que el progenitor está bien adaptado a su ambiente (esto es: el progenitor tiene una combinación favorable de alelos), esta semejanza genética puede ser ventajosa selectivamente si el ambiente permanece estable (invariable) durante varias generaciones. Ninguno de los descendientes de la reproducción asexual es más apto que el progenitor, pero ninguno es menos apto.

A pesar de las aparentes ventajas de la reproducción asexual, la mayoría de las especies de plantas cuya reproducción es principalmente asexual de vez en cuando se reproducen sexualmente. Incluso en lo que parece ser un ambiente estable, las plantas se exponen a presiones selectivas cambiantes, como cambios en el número y tipo de herbívoros y parásitos, la disponibilidad de alimento, competencia de otras especies, y clima. La reproducción sexual permite que las especies cuya reproducción es principalmente asexual aumente su variabilidad genética de modo que al menos algunos individuos estén adaptados a las presiones selectivas cambiantes en un ambiente estable.

La reproducción sexual tiene algunas desventajas

Aunque la diversidad genética producida por la reproducción sexual es ventajosa para la supervivencia a largo plazo de una especie, la reproducción sexual es una forma de reproducción costosa. La reproducción sexual requiere gametos tanto masculinos como femeninos, que deben reunirse para que ocurra la reproducción. Las muchas adaptaciones de las flores para diferentes modos de polinización representan un costo de la reproducción sexual.

La reproducción sexual produce algunos individuos con genotipos que están bien adaptados al ambiente, pero también produce algunos individuos que están menos bien adaptados. Por lo tanto, la reproducción sexual generalmente está acompañada por altas tasas de mortalidad entre la descendencia, en particular cuando las presiones selectivas son fuertes. (Sin embargo, como se estudió en el capítulo 18, este aspecto de la reproducción sexual es una parte importante de la evolución mediante selección natural).

Todo proceso biológico involucra negociaciones, y la reproducción sexual no es la excepción. Aunque la reproducción sexual tiene sus costos, también tiene ventajas adaptativas sobre la reproducción asexual.

Repaso

- En las plantas, ¿cómo difiere la reproducción sexual de la reproducción asexual?
- ¿Cuál es una ventaja adaptativa de la reproducción sexual? ¿Por qué la reproducción sexual se considera costosa?

RESUMEN: ENFOQUE EN LOS OBJETIVOS DE APRENDIZAJE

37.1 *(página 782)*

1 Describir las funciones de cada parte de una flor.

- Los **sépalos** cubren y protegen las partes florales cuando la flor es una yema. Los **pétalos** tienen un importante papel para atraer animales polinizadores hacia la flor.
- Los **estambres** producen granos de polen. Cada estambre consiste en un tallo delgado (el **filamento**) unido a una estructura con forma de saco (la **antera**).
- El **carpelo** es la unidad reproductiva femenina. Un **pistilo** puede consistir en un solo carpelo o un grupo de carpelos fusionados. Cada pistilo tiene tres secciones: un **estigma**, sobre el cual aterrizan los granos de polen; un **estilo**, a través del cual crece el tubo polínico; y un **ovario** que contiene uno o más óvulos.

CENGAGENOW™ **Aprenda más acerca de la estructura de las flores al hacer clic sobre la figura en CengageNOW.**

2 Identificar dónde se forman ovocitos y granos de polen dentro de la flor.

- Los **granos de polen** se forman dentro de sacos de polen en la antera.
- Un ovocito y dos **núcleos polares**, junto con muchos otros núcleos, se forman en el óvulo. Tanto el ovocito como los núcleos polares participan directamente en la fecundación.

CENGAGENOW™ **Observe el despliegue de la reproducción de una planta al hacer clic sobre la figura en CengageNOW.**

37.2 *(página 784)*

3 Comparar las adaptaciones evolutivas que caracterizan las flores polinizadas en diferentes formas (por insectos, aves y murciélagos).

- Las flores polinizadas por insectos con frecuencia son amarillas o azules y tienen un aroma. Las flores polinizadas por aves con frecuencia son amarillas, anaranjadas o rojas y no tienen un aroma fuerte. Las flores polinizadas por murciélagos con frecuencia tienen pétalos blancos y no poseen aroma.

4 Definir la *coevolución* y dar ejemplos de formas en que las plantas y sus animales polinizadores afectaron la evolución unos de otras.

- La **coevolución** es la adaptación recíproca causada por dos diferentes especies (como las plantas con flores y sus polinizadores animales) y forman una relación interdependiente que afecta el curso de la evolución de cada uno. Por ejemplo, las flores con grandes pétalos vistosos y aroma evolucionaron en algunas plantas, mientras que los cuerpos peludos que capturan y retienen granos de polen pegajosos evolucionaron en las abejas.

37.3 *(página 789)*

5 Distinguir entre polinización y fecundación.

- La **polinización** es la transferencia de granos de polen de la antera al estigma. Después de la polinización, ocurre la **fecundación**, la fusión de los gametos.
- Las plantas con flores experimentan **doble fecundación**. El ovocito se fusiona con un espermatozoide y forma un cigoto (ovocito fecundado) que a la larga se desarrolla hasta ser un embrión multicelular en la **semilla**. Los dos núcleos polares se fusionan con el segundo espermatozoide y forman un nutritivo tejido triploide llamado **endospermo.**

CENGAGENOW™ **Aprenda más acerca de la doble fecundación al hacer clic sobre las figuras en CengageNOW.**

6 Trazar las etapas del desarrollo embrionario en las plantas con flores, y mencionar y definir las principales partes de las semillas.

- Un embrión eudicotiledóneo se desarrolla en la semilla en forma ordenada, desde proembrión a embrión globular a la etapa corazón hasta la etapa torpedo.
- Una semilla madura contiene tanto un embrión de planta joven como tejido nutritivo, almacenado en el endospermo o en los **cotiledones** (hojas de semilla), para usar durante la germinación. Un grueso **tegumento** protector rodea la semilla.

CENGAGENOW™ **Observe el desarrollo embrionario en las plantas con flores al hacer clic sobre la figura en CengageNOW.**

7 Explicar las relaciones entre los siguientes: óvulos, ovarios, semillas y frutos.

- Los óvulos son estructuras con el potencial para desarrollarse hasta convertirse en semillas, mientras que los ovarios son estructuras con el potencial para desarrollarse hasta ser frutos. Las semillas están encerradas dentro de **frutos**, que son ovarios maduros.

8 Distinguir entre frutos simples, agregados, múltiples y accesorios.

- Los **frutos simples** se desarrollan a partir de un solo ovario que consiste en un carpelo o varios carpelos fusionados. Los **frutos agregados** se desarrollan a partir de una sola flor con muchos ovarios separados. Los **frutos múltiples** se desarrollan a partir de los ovarios de muchas flores que crecen en cercana proximidad sobre un eje común. En los **frutos accesorios**, la mayor parte del fruto consiste en tejido distinto al tejido ovárico.

37.4 *(página 796)*

9 Resumir la influencia de factores internos y ambientales sobre la germinación de semillas.

- La **germinación** es el proceso de retoño de la semilla. Factores internos que afectan si una semilla germina incluyen la madurez del embrión; la presencia o ausencia de inhibidores químicos; y la presencia o ausencia de tegumentos gruesos y duros.
- Los factores ambientales externos que pueden afectar la germinación incluyen requisitos de oxígeno, agua, temperatura y luz.

CENGAGENOW™ **Aprenda más acerca de la germinación y el crecimiento de plántulas al hacer clic sobre la figura en CengageNOW.**

37.5 *(página 797)*

10 Explicar cómo pueden usarse las siguientes estructuras para propagar las plantas asexualmente: rizomas, tubérculos, bulbos, cormos, estolones, plántulas y chupones.

- Un **rizoma** es un tallo subterráneo horizontal. Un **tubérculo** es un tallo subterráneo carnoso alargado para almacenamiento de alimento. Un **bulbo** es una yema subterránea modificada con hojas de almacenamiento carnosas unidas a un tallo corto. Un **cormo** es un corto tallo subterráneo erecto cubierto con escalas como de papel. Un **estolón** es un tallo sobre tierra horizontal con largos internodos.
- Algunas hojas tienen tejido meristemático a lo largo de sus márgenes y pueden originar **plántulas** desprendibles.
- Las raíces pueden desarrollar yemas adventicias que crecen hasta ser **chupones**. Los chupones producen raíces adicionales y pueden originar nuevas plantas.

11 Definir *apomixis*.

- **Apomixis** es la producción de semillas y frutos sin reproducción sexual.

37.6 *(página 799)*

12 Enunciar las diferencias entre reproducción sexual y reproducción asexual, y discutir las ventajas y desventajas evolutivas de cada una.

- La reproducción sexual involucra la unión de dos gametos; la descendencia producida por reproducción sexual es genéticamente variable. La reproducción asexual involucra la formación de descendencia sin la fusión de gametos; la descendencia casi es genéticamente idéntica al progenitor.
- La diversidad genética entre la descendencia producida mediante reproducción sexual puede permitir que ciertos individuos sobrevivan en un ambiente cambiante o explotar nuevos ambientes. La reproducción sexual es costosa porque deben producirse los gametos tanto masculino como femenino y deben encontrarse.
- La semejanza genética entre la descendencia producida mediante reproducción asexual puede ser ventajosa si el ambiente es estable. La mayoría de las especies de plantas cuya reproducción es sobre todo asexual en ocasiones se reproducen sexualmente, y por lo tanto aumentan su variabilidad genética.

EVALÚE SU COMPRENSIÓN

1. El orden normal de verticilos desde la periferia de la flor hasta el centro es (a) sépalos, pétalos, carpelos, estambres (b) estambres, carpelos, sépalos, pétalos (c) sépalos, pétalos, estambres, carpelos (d) pétalos, carpelos, estambres, sépalos (e) carpelos, estambres, pétalos, sépalos
2. Un pistilo consiste en (a) estigma, estilo y estambre (b) antera y filamento (c) sépalo y pétalo (d) estigma, estilo y ovario (e) radícula, hipocótilo y plúmula
3. La transferencia de granos de polen desde la antera hasta el estigma es (a) fecundación (b) doble fecundación (c) polinización (d) germinación (e) apomixis
4. La observación de que los insectos con piezas bucales largas polinizan largas flores tubulares y los insectos con piezas bucales cortas polinizan flores con corolas cortas se explica mediante (a) coevolución (b) germinación (c) doble fecundación (d) apomixis (e) dehiscencia explosiva
5. El proceso de _____ en las plantas con flores involucra un espermatozoide que se fusiona con un ovocito y un espermatozoide que se fusiona con dos núcleos polares. (a) coevolución (b) germinación (c) doble fecundación (d) apomixis (e) polinización
6. El tejido nutritivo en las semillas de las plantas con flores que se forma a partir de la unión de un espermatozoide y dos núcleos polares se llama (a) plúmula (b) endospermo (c) cotiledón (d) hipocótilo (e) radícula
7. Después de la fecundación, el óvulo se desarrolla hasta ser un _____ y el ovario crece hasta convertirse en un _____. (a) fruto; semilla (b) semilla; fruto (c) cáliz; corola (d) corola; cáliz (e) folículo; legumbre
8. En las plantas que carecen de endospermo en sus semillas maduras, los cotiledones funcionan para (a) encerrar y proteger la semilla (b) ayudar en la dispersión de semillas (c) servir como una raíz embrionaria absorbente (d) almacenar reservas alimenticias (e) unirse al embrión dentro del óvulo

9. Los frutos _____ se desarrollan a partir de muchos ovarios de una sola flor, mientras que los frutos _____ se desarrollan a partir de los ovarios de muchas flores separadas. (a) múltiples; accesorios (b) simples; accesorios (c) agregados; múltiples (d) accesorios; agregados (e) simples; múltiples

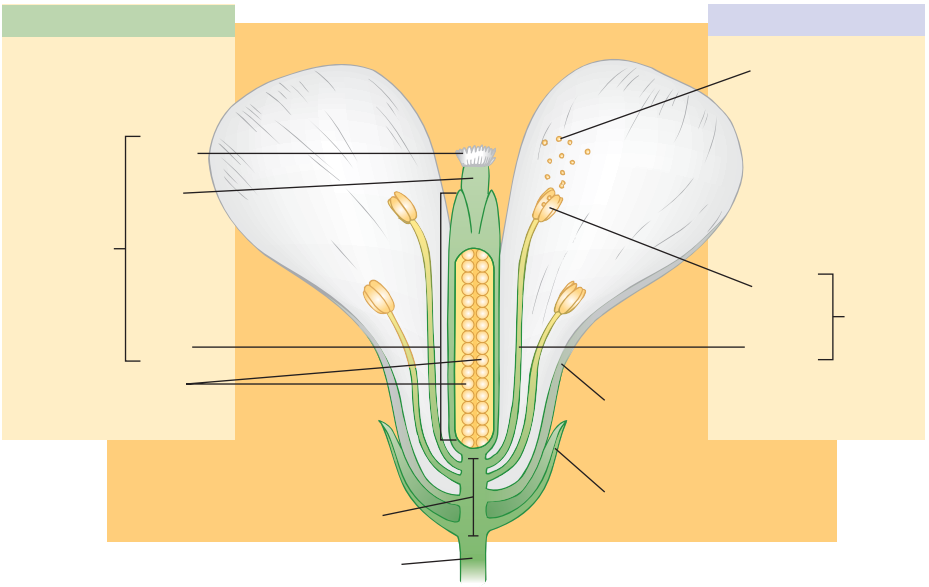
10. Un tallo subterráneo horizontal que puede o no ser carnoso y que con frecuencia está especializado para la reproducción asexual se llama (a) estolón (b) bulbo (c) cormo (d) rizoma (e) tubérculo

11. Coloque los siguientes eventos en el orden correcto.

    1. tubo polínico crece hacia el interior del óvulo 2. insecto aterriza sobre la flor para beber néctar 3. el embrión se desarrolla dentro de la semilla 4. ocurre la fecundación 5. polen transportado por insecto entra en contacto con estigma

    (a) 2, 5, 1, 4, 3 (b) 1, 4, 2, 5, 3 (c) 3, 2, 5, 1, 4 (d) 5, 1, 3, 4, 2 (e) 2, 5, 4, 3, 1

12. Etiquete el siguiente diagrama e indique la función de cada parte. (Consulte la figura 37-1b para comprobar sus respuestas).



PENSAMIENTO CRÍTICO

1. Bosqueje los tipos de flores que forman frutos simples, agregados, múltiples y accesorios.
2. Con lo aprendido en este capítulo, especule acerca de si es más probable que la descendencia de la reproducción asexual se desarrolle en cercana proximidad con o ampliamente dispersa de la planta progenitora. Explique su razonamiento. ¿Cómo podría diseñar un experimento para poner a prueba su hipótesis?
3. ¿Cuál tipo de reproducción, sexual o asexual, puede ser más benéfica en las siguientes circunstancias y por qué: (a) una perenne (planta que vive más de dos años) en un ambiente estable; (b) una anual (planta que vive un año) en un ambiente rápidamente cambiante; y (c) una planta adaptada a un rango climático extremadamente estrecho?
4. Con lo aprendido en este capítulo, ofrezca una explicación de por qué los postes y cables telefónicos colocados en los campos de césped o planicies con frecuencia tienen plántulas de árbol creciendo bajo ellos.
5. **VÍNCULO CON LA EVOLUCIÓN.** ¿La dispersión de semillas por las hormigas es un ejemplo de coevolución? ¿Por qué sí o por qué no?
6. **CIENCIA, TECNOLOGÍA Y SOCIEDAD.** ¿Cuál es el valor para la sociedad de la investigación acerca de los genes que controlan la floración?

CENGAGENOW™ **Preguntas adicionales están disponibles en CengageNOW en www.cengage.com/login.**

38 Respuestas de desarrollo en plantas a señales externas e internas

© Scamp/Dreamstime

Margarita gloriosa (*Rudbeckia hirta*). Esta planta produce flores en respuesta a las noches más cortas de primavera y principios del verano.

CONCEPTOS CLAVE

38.1 Una planta puede responder a un estímulo externo, como la luz, la gravedad o el tacto, por medio de una respuesta de crecimiento direccional o tropismo. El estudio de los tropismos ha sido de utilidad para que los biólogos aclaren los nexos entre el entorno exterior y señales internas como las hormonas.

38.2 Las hormonas son señales químicas responsables de coordinar y regular muchos aspectos del crecimiento de la planta. Aunque hay muchas hormonas vegetales, seis de ellas han sido bien caracterizadas: las auxinas, las giberelinas, las citoquininas, el etileno, el ácido abscísico y los brasinosteroides.

38.3 Las plantas poseen diversos receptores que detectan varios colores de luz. El fitocromo detecta luz roja y luz roja lejana, que afectan varios aspectos del desarrollo, incluyendo el tiempo de floración.

38.4 La exposición de una planta a un herbívoro o patógeno provoca una respuesta hipersensible localizada que sella la zona afectada. La planta también envía señales desde el sitio de la infección localizada, lo cual lleva a resistencia sistémica adquirida: defensas mejoradas de larga duración en toda la planta.

El último control de crecimiento y desarrollo de una planta, que incluye todos los cambios que ocurren durante la vida completa de un individuo, es de origen genético. Si no están presentes los genes necesarios para el desarrollo de un rasgo particular, como la forma de una hoja, el color de una flor o el tipo de sistema radicular, esa característica no se desarrolla. Cuando un gen particular está presente, su expresión; es decir, la manera en que se exhibe a sí mismo como una característica observable de un organismo, está determinada por varios factores, incluyendo señales de otros genes y del medio ambiente. La localización de una célula en el cuerpo de la planta joven también tiene un profundo efecto sobre la expresión génica durante el desarrollo. Señales químicas de células adyacentes ayudan a una célula a "percibir" su ubicación dentro del cuerpo de la planta. El entorno espacial de cada célula le ayuda a determinar en qué se convertirá en última instancia.

El crecimiento y el desarrollo, incluyendo las respuestas de una planta a diversos cambios en su entorno, son controlados por *hormonas* vegetales, moléculas orgánicas que están presentes en muy bajas concentraciones en los tejidos vegetales y que actúan como señales químicas entre las células. Indicios del medio ambiente, como el cambio en la duración del día y variaciones en la precipitación y la temperatura, ejercen una influencia importante en la expresión génica y la producción de hormonas, como lo hacen sobre todos los aspectos del crecimiento y desarrollo de las plantas.

Por ejemplo, el inicio de la reproducción sexual a menudo ocurre por control ambiental, en particular a latitudes templadas, y las plantas cam-

bian de crecimiento vegetativo a crecimiento reproductivo después de recibir las señales idóneas del medio ambiente. Muchas plantas con flores son sensibles a cambios en las cantidades relativas de luz diurna y oscuridad que acompañan a los cambios de estación, y las plantas florecen en respuesta a dichos cambios (vea la fotografía). En este capítulo se verá que las plantas utilizan la luz como una señal externa para ayudar a regular muchos aspectos del crecimiento y desarrollo, como tropismos (crecimiento direccional), tiempo de floración, el síndrome de evitación de la sombra y los ritmos circadianos.

Otras plantas tienen requerimientos de temperatura que inducen la reproducción sexual. Así, las plantas perciben de manera continua información del medio ambiente y la usan para ayudar a regular el crecimiento y el desarrollo normales. En este capítulo se consideran estos diversos aspectos de crecimiento y desarrollo.

© Martin Shields/Alamy

FIGURA 38-1 Fototropismo

Una plántula de frijol (*Phaseolus vulgaris*) crece en la dirección de la luz y por tanto exhibe fototropismo positivo. La flexión es causada por una mayor elongación en el lado sombreado del tallo que en el lado iluminado.

38.1 TROPISMOS

OBJETIVO DE APRENDIZAJE

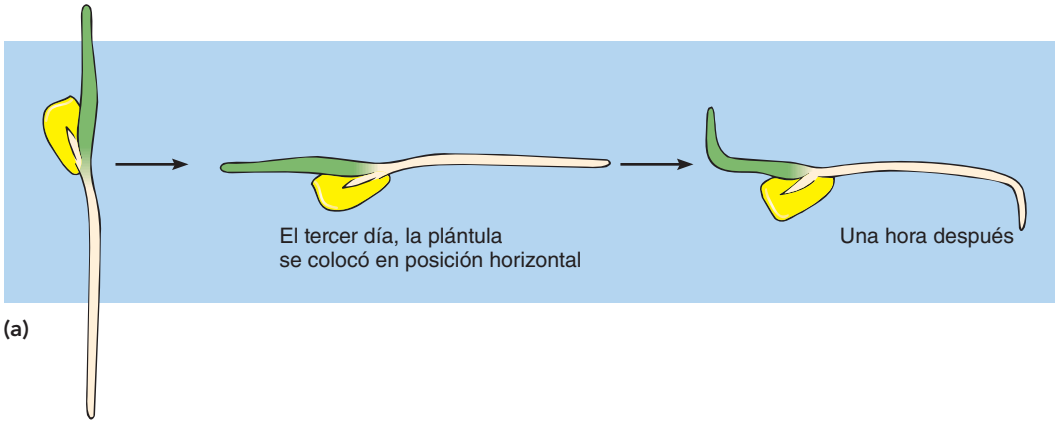
1 Describir el fototropismo, el gravitropismo y el tigmotropismo.

Las plantas presentan movimientos en respuesta a estímulos del medio ambiente como la luz, la gravedad y el tacto. Una planta puede responder a estos estímulos direccionales por medio de crecimiento direccional; es decir, la dirección de crecimiento depende de la dirección del estímulo. Esta respuesta de crecimiento direccional, denominada **tropismo**, resulta en un cambio en la posición de una parte de la planta. Los tropismos son irreversibles y pueden ser positivos o negativos, dependiendo de si la planta crece hacia el estímulo (tropismo positivo) o se aleja de éste (tropismo negativo). Los tropismos están controlados por hormonas, lo cual se analizará después en el capítulo.

El **fototropismo** es el crecimiento direccional de una planta ocasionado por la luz (**FIGURA 38-1**). La mayoría de las puntas de los brotes en crecimiento presentan fototropismo positivo al flexionarse o doblarse (al crecer) hacia la luz, algo que quizá usted ya ha observado si ha colocado plantas caseras cerca de una ventana soleada. Esta respuesta de crecimiento aumenta la probabilidad de que los tallos y las hojas reciban luz adecuada para la fotosíntesis. La respuesta de flexión del fototropismo es activada por luz azul con longitudes de onda menores a 500 nm. (Recuerde del capítulo 34 que la luz azul también induce la apertura de los estomas).

Para que una planta o cualquier organismo presente una respuesta biológica a la luz, debe contener una sustancia sensible a ella, denominada *fotorreceptor*, para absorber la luz. El fotorreceptor que absorbe la luz azul y desencadena la respuesta fototrópica y otras respuestas a la misma luz (como la apertura de los estomas) es una familia de pigmentos amarillos denominados **fototropinas**. Las fototropinas son **quinasas** activadas por la luz, enzimas que transfieren grupos fosfato. Hay evidencia de que las fototropinas se fosforilan; es decir, incorporan un grupo fosfato, en respuesta a la luz azul. Así, la fosforilación es una primera etapa en la vía de señalización de la luz azul.

El crecimiento en respuesta a la dirección de la gravedad se denomina **gravitropismo**. La mayoría de las puntas de los tallos muestran gravitropismo negativo al alejarse del centro de la Tierra, mientras la mayoría de las puntas de las raíces presentan gravitropismo positivo (**FIGURA 38-2**). La cofia es el sitio de la percepción de la gravedad en las raíces; cuando se quita la cofia, la raíz continúa creciendo, aunque pierde toda



Cengage

(b)

FIGURA 38-2 *Animada* Gravitropismo

(a) Una plántula de maíz (*Zea mays*) se colocó en posición horizontal tres días después de haber germinado. En 1 hora, la raíz y las puntas de los brotes se habían curvado. **(b)** En 24 horas (*plántula a la derecha*), el crecimiento de la nueva raíz fue hacia abajo (gravitropismo positivo) y el crecimiento del nuevo brote fue hacia arriba (gravitropismo negativo). A la izquierda se muestra una plántula de control que germinó al mismo tiempo.

capacidad para percibir la gravedad. Células especiales en la cofia poseen **amiloplastos** que se acumulan en la parte inferior de las células en respuesta a la gravedad y pueden iniciar por lo menos algo de la respuesta gravitrópica. Si la raíz se coloca en una situación diferente, como cuando una planta en maceta se coloca en posición horizontal, los amiloplastos asumen otra posición, siempre señalando en la dirección de la gravedad. La respuesta gravitrópica (flexión) ocurre poco después a partir de entonces e implica a la hormona *auxina* (que se analizará después en el capítulo).

A pesar del movimiento de los amiloplastos en respuesta a la gravedad, los investigadores cuestionan su papel en el gravitropismo. Una planta mutante de la especie *Arabidopsis thaliana* que carece de amiloplastos en las células de la cofia sigue respondiendo en forma gravitrópica cuando se le coloca en posición horizontal, lo cual indica que las raíces no necesariamente requieren de amiloplastos para responder a la gravedad. Investigaciones en curso podrían aclarar la forma en que las raíces perciben la gravedad.

El **tigmotropismo** es crecimiento en respuesta a un estímulo mecánico, como el contacto con un objeto. El crecimiento por entrelazamiento o rizado de los zarcillos o tallos, que ayuda a unir una planta trepadora como la vid a algún tipo de soporte, es un ejemplo de tigmotropismo (vea la figura 34-14b).

Repaso

- ¿Qué es el fototropismo? ¿De qué manera la luz azul acciona la respuesta fototrópica?
- ¿Cuál es la diferencia entre fototropismo y gravitropismo?

38.2 HORMONAS VEGETALES Y DESARROLLO

OBJETIVOS DE APRENDIZAJE

2 Describir un mecanismo de acción general para las hormonas vegetales, usando la auxina como ejemplo.

3 Describir experimentos tempranos con auxina que implican fototropismo.

4 Enumerar varias formas en que cada una de estas hormonas afecta el crecimiento y el desarrollo de las plantas: auxinas, giberelinas, citoquininas, etileno, ácido abscísico y brasinosteroides.

Una **hormona** vegetal es un compuesto orgánico que actúa como una señal química que provoca una variedad de respuestas que regulan el crecimiento y el desarrollo. El estudio de las hormonas vegetales constituye un desafío porque son eficaces en concentraciones extremadamente pequeñas (menos de 10^{-6} mol/L). Además, los efectos de diferentes hormonas vegetales se superponen y es difícil determinar cuál hormona, en caso de haber alguna, es la causa principal de una respuesta particular. Las hormonas vegetales también pueden estimular una respuesta a una concentración e inhibir esa misma respuesta a concentraciones diferentes.

Durante muchos años, los biólogos estudiaron cinco clases fundamentales de hormonas vegetales: auxinas, giberelinas, citoquininas, etileno y ácido abscísico. Recientemente, los investigadores han descubierto evidencia convincente de que los brasinosteroides constituyen una sexta hormona vegetal. Es probable que en el futuro sean caracterizadas otras hormonas vegetales. (En la **TABLA 38-1** se resumen las seis hormonas vegetales).

Las hormonas vegetales actúan por transducción de señales

Los investigadores han usado técnicas de genética molecular para comprender mejor la biología de las hormonas vegetales. Las plantas mutantes del género *Arabidopsis* han sido particularmente útiles en estas investigaciones. Por ejemplo, mutantes diferentes tienen defectos en síntesis y transporte de hormonas, y recepción o transducción de señales (**FIGURA 38-3**). En la **transducción de señales**, un receptor convierte una señal extracelular en una señal intracelular que origina una o más respuestas celulares.

Tales mutantes permiten que los biólogos vegetales identifiquen y clonen genes implicados en estos aspectos de la biología hormonal. El estudio de los fenotipos mutantes ayuda a que los biólogos vegetales establezcan conexiones entre los genes mutantes y las actividades fisiológicas específicas presentes en el crecimiento y desarrollo. Al usar esta investigación, los biólogos están aclarando los mecanismos generales de la acción de las hormonas vegetales, una meta importante de la biología de sistemas.

Parece que muchas hormonas vegetales se unen a **receptores asociados a enzimas**; la hormona se une al receptor, donde desencadena una reacción enzimática de algún tipo. Considere un ejemplo específico que implica a la hormona vegetal *auxina*, la que se sabe es causante de cambios rápidos en expresiones génicas. Un receptor de la auxina se localiza en el citosol o en el núcleo, y tiene una forma tridimensional que se une con la molécula auxina. La unión de la auxina con su receptor (denominado *receptor TIR1*) cataliza la unión de la molécula *ubiquitina*

TABLA 38-1 Hormonas vegetales

Hormona	Sitio de producción	Acciones principales
Auxinas (por ejemplo, AIA)	Meristemo apical de los brotes, hojas jóvenes, semillas	Elongación del tallo, dominancia apical, iniciación de la raíz, desarrollo de frutos
Giberelinas (por ejemplo, GA_3)	Hojas jóvenes y meristemos apicales de los brotes, embrión en la semilla	Germinación de la semilla, elongación del tallo, floración, desarrollo de frutos
Citoquininas (por ejemplo, zeatina)	Varios sitios en las plantas	División celular, retraso de la senescencia de la hoja, inhibición de dominancia apical, desarrollo de flores, desarrollo del embrión, germinación de la semilla
Etileno	Nodos del tallo, fruto en maduración, tejido dañado o envejecido	Maduración de frutos, respuestas a factores ambientales de estrés, mantenimiento de gancho apical en plántulas, iniciación de la raíz, senescencia y abscisión en hojas y flores
Ácido abscísico	Casi todas las células que contienen plástidos (hojas, tallos, raíces)	Latencia en semillas, respuestas a estrés hídrico
Brasinosteroides (por ejemplo, brasinolida)	Brotes (hojas y capullos de flores), semillas, frutos	Expresión génica mediada por la luz, división celular, elongación celular, germinación de la semilla, desarrollo vascular

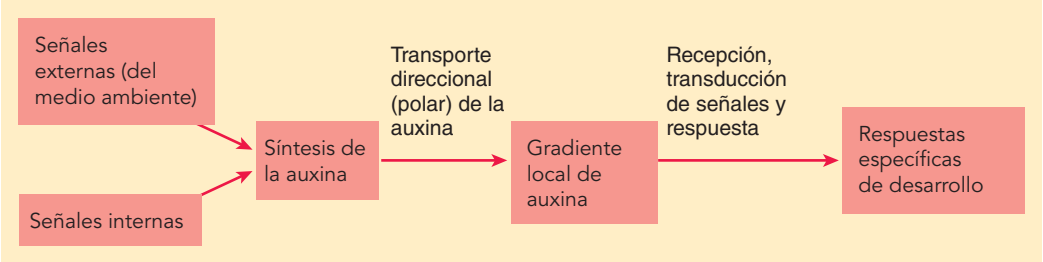
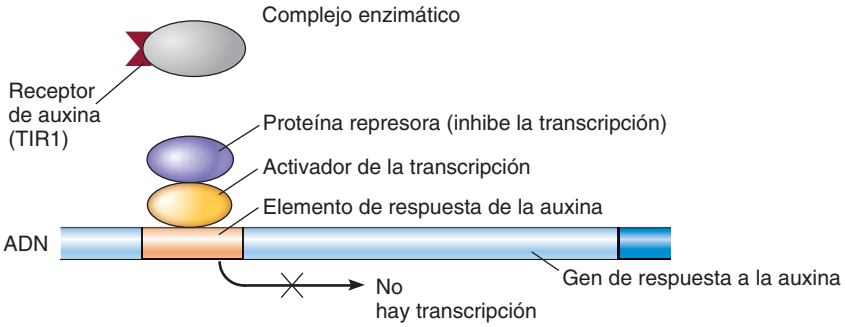
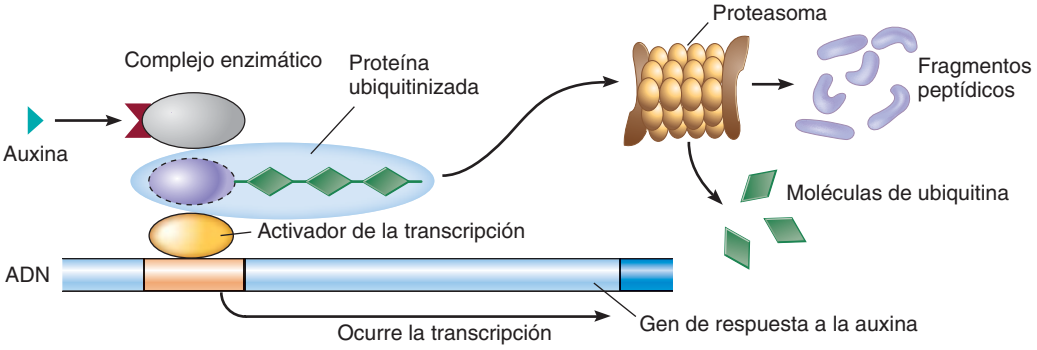


FIGURA 38-3 Mecanismo general de acción de la hormona auxina

Varias señales externas, internas o ambas activan la síntesis de la auxina. Una vez sintetizada, la auxina es transportada de manera direccional, provocando la formación de gradientes locales de auxina en la planta. A su vez, estos gradientes accionan respuestas específicas de desarrollo en ciertas células por recepción, transducción de señales y respuesta (lo cual se abordará en breve). Se han identificado *Arabidopsis* mutantes con defectos que implican síntesis de la auxina, transporte de la auxina u otros pasos en el proceso.



(a) Auxina ausente. Una proteína represora se une a un activador de transcripción, inhibiendo la transcripción del gen de respuesta de la auxina.



(b) Auxina presente. La auxina se une al receptor TIR1, que es parte de un complejo enzimático que une la ubiquitina con la proteína represora. Luego, la proteína represora ubiquitinizada es degradada en fragmentos peptídicos en un proteasoma. Una vez que la proteína represora ya no está unida con el activador de la transcripción, ocurre la transcripción del gen de respuesta de la auxina.

FIGURA 38-4 Modelo de una vía de transducción de señales para la auxina

con proteínas represoras que inhiben la transcripción de ciertos genes, denominados *genes de respuesta a la auxina* (**FIGURA 38-4**).

En consecuencia, la proteína represora ubiquitinizada está destinada a su degradación en fragmentos peptídicos en un **proteasoma**. (Vea la figura 14-15, que muestra la degradación ubiquitina-proteasoma de las proteínas). Como resultado, ocurre la transcripción del gen de respuesta de la auxina, resultando en cambios en el crecimiento y desarrollo de la célula.

La identificación del receptor *TIR1* para las auxinas fue reportada en 2005 por dos grupos que trabajaban de manera independiente. Este receptor es una **proteína con caja F**. La *caja F* es una breve secuencia de aminoácidos presentes en moléculas que catalizan la adición de etique-

tas de ubiquitina a proteínas destinadas a su destrucción. De manera interesante, todos los animales, las plantas y los hongos examinados hasta la fecha usan ubiquitina para destinar las proteínas a su destrucción, pero las bacterias no lo hacen. Esto sugiere que el uso de etiquetas de ubiquitina creció pronto en la evolución eucariota y fue conservado a medida que los diversos grupos eucariotas se diversificaban. Las plantas cuentan con alrededor de 700 proteínas con caja F. Aunque no se sabe mucho respecto a la mayoría de éstas, es importante que los investigadores han identificado otras hormonas vegetales y moléculas de señalización que usan proteínas con caja F como receptores. Éstas incluyen giberelinas, etileno y ácido abscísico.

Las auxinas promueven la elongación celular

Charles Darwin, el naturalista inglés mejor conocido por desarrollar la teoría de la selección natural para explicar la evolución, también aportó la primera evidencia de la existencia de las auxinas. Los experimentos que Charles y su hijo Francis efectuaron en la década de 1870 implicaron fototropismo positivo, el crecimiento direccional de las plantas hacia la luz. Las plantas que utilizaron fueron plántulas recién germinadas de alpiste. Como ocurre con todas las hierbas, la primera parte de una plántula de alpiste que emerge del suelo es el coleóptilo, una funda protectora que rodea al tallo. Cuando los coleóptilos son expuestos a luz proveniente de una sola dirección, se flexionan hacia la luz. La flexión ocurre abajo de la punta del coleóptilo.

Los Darwin intentaron influir en esta flexión de varias maneras (**FIGURA 38-5**). Por ejemplo, cubrieron la punta del coleóptilo en cuanto surgía del suelo. Cuando cubrieron esa parte del coleóptilo por arriba del sitio donde era de esperar que ocurriese la flexión, las plantas no se flexionaron. En otras plantas retiraron la punta del coleóptilo y encontraron que no ocurría flexión. Cuando la parte inferior del coleóptilo donde debía ocurrir la curvatura se protegía de la luz, el coleóptilo se flexionaba hacia la luz. A partir de estos experimentos, los Darwin concluyeron que "alguna influencia es transmitida desde la parte superior hacia la parte inferior, provocando la flexión".

En la década de 1920, Frits Went, un joven científico holandés, aisló la hormona fototrópica de coleóptilos de avena. Retiró las puntas de los coleóptilos y las colocó en bloques delgados de agar por algún tiempo. Cuando colocó uno de estos bloques de agar en ángulo recto sobre un coleóptilo decapitado, se reanudó el crecimiento normal. Cuando colocó uno de estos bloques de agar a un lado de la punta de un coleóptilo decapitado en la oscuridad, ocurrió la flexión (**FIGURA 38-6**). Los resultados indicaron que la sustancia se había difundido desde la punta del coleóptilo hacia el agar y, después, del agar hacia el coleóptilo decapitado. Went denominó **auxina** (del griego *aux*, "agrandar" o "aumentar") a esta sustancia.

La auxina es un grupo de varias hormonas vegetales naturales (y artificiales); la auxina más común y fisiológicamente importante es el **ácido indoleacético (AIA)**. La purificación y elucidación de la estructura química de la auxina primaria fueron logradas a mediados de la década de 1930 por un equipo de investigación dirigido por Kenneth Thimann en el Instituto Tecnológico de California.

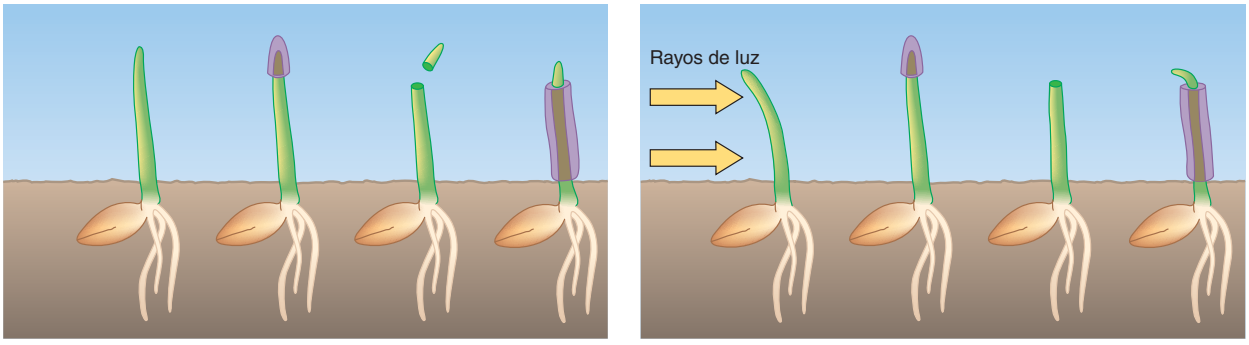
Se dice que el movimiento de la auxina en la planta es *polar* o unidireccional. La auxina se mueve hacia abajo a lo largo del eje raíz-brote desde su sitio de producción, que suele ser el meristemo apical del brote. (Las hojas y semillas jóvenes son también sitios de producción de auxina). Este transporte direccional de célula a célula resulta en un *gradiente de auxina* (una diferencia espacial en la concentración de auxina) que activa respuestas específicas. Proteínas especiales de transporte de auxina en las membranas plasmáticas de las células vegetales controlan el movimiento de la auxina fuera de las células; este proceso es responsable del movimiento direccional de la auxina. Mutaciones en las proteínas de transporte de auxina

EXPERIMENTO CLAVE

PREGUNTA: ¿Qué parte del coleóptilo de hierba depende de la luz para el crecimiento fototrópico?

HIPÓTESIS: La punta del coleóptilo es necesaria para el crecimiento (flexión) del eje del coleóptilo que acompaña la exposición a luz proveniente de una dirección.

EXPERIMENTO: Algunos coleóptilos de alpiste estaban descubiertos, algunos estaban cubiertos sólo en la punta, algunos no tenían punta y algunos estaban cubiertos en todas partes excepto en la punta (*izquierda*). Las cubiertas eran impermeables a la luz.



RESULTADOS Y CONCLUSIÓN: Después de ser expuestas a luz proveniente de una dirección, las plantas sin cubiertas y las plantas con las puntas descubiertas crecieron hacia la luz (*derecha*). Las plantas con las puntas cubiertas o que no tenían puntas no se flexionaron hacia la luz. Los Darwin concluyeron que se había producido alguna sustancia en la punta y se había transmitido hacia la parte inferior, provocando la flexión.

Fuentes: Darwin, C. R. *The Power of Movement in Plants*. John Murray, Londres, 1880; Boysen-Jensen, P. "Concerning the performance of phototropic stimuli on the *Avena* coleoptile". *Berichte der Deutschen Botanischen Gesellschaft* (Reportes de la Sociedad Botánica Alemana), vol. 31, pp. 559-566, 1913.

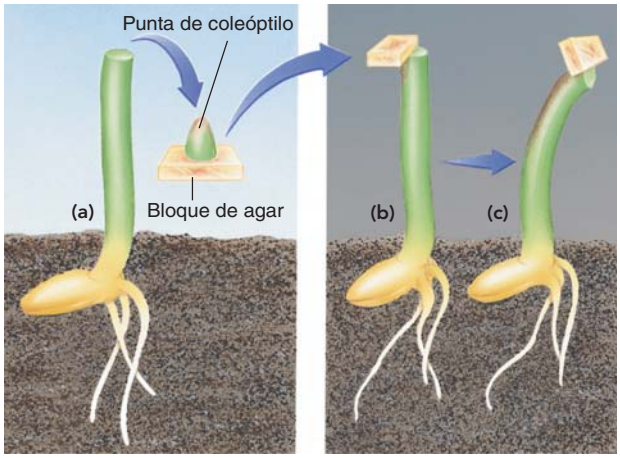
FIGURA 38-5 Los experimentos de fototropismo realizados por los Darwin

EXPERIMENTO CLAVE

PREGUNTA: ¿Hay alguna sustancia química responsable de la elongación de los coleóptilos y es posible aislarla?

HIPÓTESIS: El factor responsable del crecimiento del coleóptilo es un producto químico difusible que puede ser aislado de las puntas de coleóptilo.

EXPERIMENTO: Las puntas de coleóptilo se colocaron en bloques de agar durante un tiempo **(a)**. Los bloques de agar fueron transferidos a un coleóptilo decapitado. El bloque de agar fue colocado fuera del centro y el coleóptilo se dejó en la oscuridad **(b)**.



RESULTADOS Y CONCLUSIÓN: El coleóptilo se flexionó **(c)**, indicando que un producto químico se desplazó desde la punta original del coleóptilo hasta el bloque de agar y de ahí hasta el mismo lado del coleóptilo decapitado, provocando la elongación de ese lado.

Fuente: Went, F., "A growth substance and growth". *Recueils Travaux Botaniques Néerlandais* (Colecciones de Trabajos Botánicos Holandeses), vol. 25, pp. 1-116, 1928.

FIGURA 38-6 ***Animada*** **Aislamiento de la auxina de los coleóptilos**

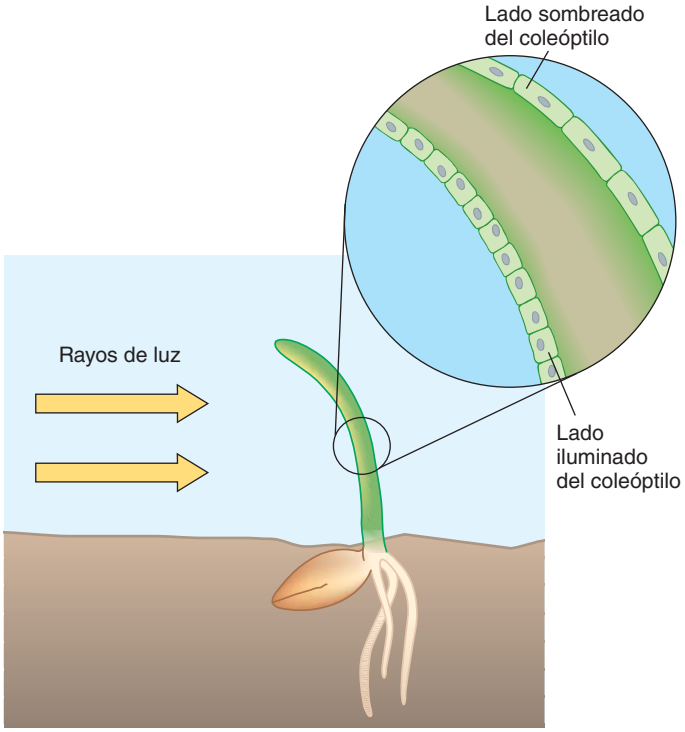


FIGURA 38-7 ***Animada*** **Fototropismo y la distribución desigual de la auxina**

La auxina se desplaza hacia abajo a lo largo del tallo o coleóptilo *alejándose* de la luz, provocando que las células en el lado oscuro se elonguen. En consecuencia, el tallo o coleóptilo se flexiona hacia la luz.

inhiben la transmisión de la hormona, que suele desplazarse aproximadamente a 1 cm por hora.

La acción más característica de la auxina es la promoción de la elongación de la célula en tallos y coleóptilos. Este efecto, ejercido aparentemente por la acidificación de las paredes celulares, incrementa su plasticidad, permitiendo así su expansión por efecto de la fuerza de la presión de turgencia interna de la célula. El efecto de la auxina sobre la elongación de la célula también proporciona una explicación para el fototropismo. Cuando una planta se expone a luz que proviene de una sola dirección, algo de la auxina migra lateralmente hacia el lado sombreado del tallo antes de desplazarse hacia abajo por el tallo mediante transporte polar. Debido a la mayor concentración de auxina en el lado sombreado del tallo, las células se elongan ahí más que las células en al lado iluminado y el tallo se flexiona hacia la luz (**FIGURA 38-7**). La auxina también participa en el gravitropismo y en el tigmotropismo.

La auxina tiene otros efectos en las plantas. Por ejemplo, algunas plantas tienden a ramificarse muy poco cuando crecen. El crecimiento en estas plantas ocurre casi exclusivamente por el meristemo apical, más que por las yemas axilares, que no se desarrollan sino hasta que está presente la yema terminal. Se dice que tales plantas exhiben **dominancia apical**, la inhibición del crecimiento de la yema axilar por el meristemo apical. En plantas con fuerte dominancia apical, la auxina producida en el meristemo apical inhibe en las cercanías el desarrollo de yemas axilares en brotes que crezcan de manera activa. Cuando se quita el meristemo apical, la fuente de auxina se retira y las yemas axilares crecen para formar ramas. Sin embargo, la dominancia apical a menudo se restablece con rapidez a medida que una rama comienza a inhibir el crecimiento de otras. Otras hormonas (etileno y citoquinina, que se analizarán después) también están implicadas en la dominancia apical. Así como ocurre con muchas actividades fisiológicas, las tasas de cambio de estas hormonas pueden ser el factor responsable de la dominancia apical.

La auxina producida por semillas en desarrollo estimula el desarrollo de los frutos. Cuando la auxina se aplica a ciertas flores en las que no ha ocurrido la fertilización (y, por tanto, donde las semillas no se están desarrollando), el ovario se agranda y se desarrolla en un fruto sin semillas. Así es como se producen los tomates sin semilla.[1] Sin embargo, la auxina no es la única hormona implicada en el desarrollo de los frutos.

Algunas auxinas manufacturadas, o sintéticas, poseen estructuras semejantes a la del AIA. La auxina sintética ácido acético naftaleno estimula el desarrollo de la raíz en tallos recortados y se utiliza para la propagación asexual, en particular de plantas leñosas con importancia hortícola (**FIGURA 38-8**). Las auxinas sintéticas 2,4-D y 2,4,5-T han sido usadas como herbicidas selectivos. Estos compuestos matan plantas con ramas anchas pero, por razones que no se comprenden por completo, no matan hierbas.

[1]No todos los frutos sin semilla son producidos por tratamiento con auxina. En las uvas sin semilla Thompson ocurren las fertilizaciones pero los embriones abortan y por tanto no se desarrollan las semillas. Las uvas sin semilla Thompson son rociadas con la hormona giberelina para aumentar el tamaño de la baya.

Joe Eakes, Color Advantage/Visuals Unlimited

FIGURA 38-8 Auxinas y desarrollo de raíces en tallos recortados
Muchas raíces adventicias se desarrollaron en un tallo recortado de madreselva (*Lonicera fragrantissima*) colocado en una solución con una alta concentración de auxina sintética (*izquierda*). Menos raíces se desarrollaron en una menor concentración de auxina (*en medio*). El tallo colocado en agua (sin auxina) sirvió como control y no formó raíces en el mismo período (*derecha*).

Ambos herbicidas son semejantes en estructura al AIA y perturban los procesos de crecimiento normales de las plantas. Debido a que muchos de los cultivos más importantes del mundo son hierbas (como trigo, maíz y arroz), las auxinas 2,4-D y 2,4,5-T pueden matar plantas con ramas anchas que compiten con estos cultivos. Sin embargo, el uso de la auxina 2,4,5-T ya no está permitido en Estados Unidos debido a su asociación con las dioxinas, un grupo de compuestos cuya toxicidad varía de ligera a muy alta y que se forman como subproductos cuando se fabrica la auxina 2,4,5-T.

Las giberelinas promueven la elongación del tallo

En las décadas de 1920 y 1930, un biólogo japonés estudiaba una enfermedad del arroz en que las plántulas de arroz joven crecían excesivamente altas y delgadas, caían y morían. La causa de la enfermedad era un hongo (*Gibberella fujikuroi*) que produce una sustancia química denominada **giberelina (GA)**. No fue sino hasta después de la Segunda Guerra Mundial que los científicos en Europa y Norteamérica se enteraron del trabajo realizado por los científicos japoneses. Durante las décadas de 1950 y 1960, estudios en Estados Unidos y Gran Bretaña demostraron que las giberelinas son producidas por plantas saludables, así como por el hongo.

Las giberelinas son hormonas que participan en muchas funciones normales de las plantas. Los síntomas de la enfermedad de las plántulas son ocasionados por una concentración anormalmente alta de GA en el tejido vegetal (debido a que tanto la planta como el hongo producen giberelina). En la actualidad se conocen docenas de giberelinas que existen de manera natural, aunque sólo alrededor de cuatro funcionan como hormonas vegetales; el resto son precursores inactivos. No hay giberelinas sintéticas.

Las giberelinas promueven la elongación del tallo de muchas plantas. Cuando se aplica GA a una planta, en particular a ciertas variedades enanas, esta elongación puede ser espectacular. Algunas plantas de maíz y de guisantes que son enanas como resultado de una o más mutaciones crecen hasta una altura normal cuando son tratadas con GA. Variedades de trigo de tallo corto y alto rendimiento deben sus tallos cortos a una respuesta reducida a la GA. Estas variedades ponen menos de sus recursos en la altura del tallo y más en la producción de granos. Las giberelinas también están implicadas en el **espigado**, la rápida elongación de un tallo floral que ocurre de manera natural en muchas plantas cuando inician la floración (**FIGURA 38-9**).

Las giberelinas provocan la elongación del tallo al estimular la división y la elongación celular. Sin embargo, el verdadero mecanismo de

© Yuri Kravchenko/Shutterstock

FIGURA 38-9 La giberelina y la elongación del tallo
Como muchas bienales, la manta india (*Gaillardia pulchella*) crece como una roseta, que es un racimo circular de hojas cerca del suelo, durante su primer año. A continuación, se espiga cuando inicia la floración en el segundo año. La planta en flor crece hasta 0.6 m.

elongación celular difiere del provocado por la auxina. Recuerde que la elongación celular inducida por AIA implica la acidificación de la pared celular. En la elongación celular inducida por GA no ocurre la acidificación de la pared celular; los biólogos aún no conocen la manera en que las giberelinas modifican las propiedades de la pared celular para ocasionar la elongación celular.

Las giberelinas afectan varios procesos reproductivos en las plantas. Estimulan la floración, en particular de plantas de día largo (que se analizarán después en el capítulo). Además, las giberelinas sustituyen a la baja temperatura que requieren las bienales antes de empezar a florecer. Si a las bienales se les aplican giberelinas durante su primer año de crecimiento, la floración ocurre sin exposición a un período de baja temperatura. Las giberelinas, como la auxina, afectan el desarrollo de los frutos. Los agricultores aplican giberelinas a diversas variedades de uvas para producir frutos más grandes.

Las giberelinas también están involucradas en la germinación de la semilla de ciertas plantas. En un experimento clásico que implica la germinación de semillas de cebada, los investigadores demostraron que la liberación de giberelina por el embrión activa la síntesis de α-amilasa, una enzima que digiere el almidón en el endospermo. Como resultado, la glucosa queda disponible para ser absorbida por el embrión. Aunque las enzimas movilizan las reservas de almidón en muchos tipos de semillas, el control mediante giberelina de las enzimas de semillas parece restringido a cereales y otras hierbas. Además de movilizar las reservas de alimentos en semillas de hierbas recién germinadas, la aplicación de giberelinas sustituye los requerimientos de baja temperatura o luz para la germinación de semillas de plantas como lechuga, avena y tabaco.

Los científicos están conduciendo de manera activa investigaciones en la señalización de la giberelina y han identificado diversos receptores de GA en el núcleo, proteínas represoras denominadas *proteínas DELLA*, así como una proteína con caja F. Cuando la giberelina no está vinculada al receptor, una proteína DELLA inhibe la transcripción de

los *genes de respuesta* GA. Cuando la GA está presente, se une al receptor, que acciona una enzima que adhiere ubiquitina a la proteína DELLA. Esta proteína está destinada a degradación en fragmentos peptídicos en un proteasoma. Una vez que la proteína DELLA no está presente, ocurre la transcripción del gen de respuesta de la GA. Este proceso de señalización puede parecer conocido: el proceso de transducción de señales GA comparte semejanzas con la vía de transducción de señales de auxina descrito antes en el capítulo.

Las citoquininas promueven la división celular

Durante las décadas de 1940 y 1950, los investigadores intentaban descubrir sustancias que pudiesen inducir la división celular en **cultivo de tejido**, una técnica en la cual las células se aíslan de las plantas y se hacen crecer en un medio nutriente. (El cultivo de tejidos vegetales se analiza en el capítulo 33). Descubrieron que las células no se dividen sin una sustancia que se encuentra en la leche de coco. Debido a que la leche de coco tiene una composición química complicada, durante algún tiempo los investigadores no identificaron la naturaleza química de la sustancia inductora de la división. Finalmente, los investigadores aislaron una sustancia activa de una fuente diferente, ADN envejecido de esperma de arenque. La denominaron **citoquinina** o citocinina porque induce la citoquinesis o división citoplasmática (también llamada "citocinesis"). En 1963, los investigadores identificaron la primera citoquinina vegetal, la zeatina, en el maíz. Desde entonces, se han identificado moléculas semejantes en otras plantas. Los biólogos también han sintetizado varias citoquininas.

Las citoquininas son estructuralmente semejantes a la adenina, una base de purina que forma parte de las moléculas de ADN y ARN. Los biólogos están empezando a descubrir la vía de transducción de señales de la citoquinina, que es más complicada que las de la auxina y la giberelina. La vía de la citoquinina tiene pasos múltiples, cada uno controlado por un número de genes. La presencia de bucles y ligas de retroalimentación con otras vías de señalización agrega otro nivel de complejidad a la regulación de la actividad de la citoquinina.

Las citoquininas promueven la división celular y la diferenciación de células jóvenes relativamente no especializadas en células maduras más especializadas en plantas intactas. Constituyen un ingrediente necesario en cualquier medio de cultivo de tejidos vegetales y deben estar presentes para que las células se dividan. En el cultivo de tejidos, las citoquininas interactúan con la auxina durante la formación de órganos de plantas como raíces y tallos (**FIGURA 38-10**). Por ejemplo, en el cultivo de tejidos de tabaco una alta proporción de auxina a citoquinina induce la formación de raíces, mientras que una baja proporción de auxina a citoquinina induce la formación de brotes.

Las citoquininas y la auxina también interactúan en el control de la dominancia apical. Aquí su relación es antagónica: la auxina inhibe el crecimiento de yemas axilares y la citoquinina promueve su crecimiento.

Un efecto de las citoquininas en las células vegetales consiste en retrasar el proceso de envejecimiento. Las células vegetales, como todas las células vivas, pasan por un proceso de envejecimiento natural denominado **senescencia**. La senescencia se acelera en células de partes de la planta que se cortan, como los tallos de flores. Los botánicos creen que las plantas deben contar con un suministro continuo de citoquininas desde las raíces. Los tallos cortados pierden, por supuesto, su fuente de citoquininas y por ello envejecen con rapidez. Cuando se rocían citoquininas sobre las hojas del tallo cortado de muchas especies, permanecen verdes, mientras que las hojas sin rociar se vuelven amarillas y mueren.

A pesar de su participación en la regulación de muchos aspectos del crecimiento y desarrollo de las plantas, en la actualidad las citoquininas tienen pocas aplicaciones comerciales distintas al cultivo de tejidos vegetales. Sin embargo, en 1995, biólogos moleculares en la Universidad de Wisconsin combinaron un promotor de un gen activado durante senescencia normal con un gen que codifica una enzima implicada en la síntesis de la citoquinina. (Recuerde del capítulo 13 que el **promotor** es la secuencia de nucleótidos en el ADN a la cual la polimerasa ARN se adhiere para comenzar la transcripción). Las hojas de plantas de tabaco transgénicas que contenían este ADN recombinante producían más citoquinina y por tanto vivían más y continuaban realizando la fotosíntesis (**FIGURA 38-11**). Esta tecnología molecular podría tener el potencial de incrementar la longevidad y la productividad de ciertos cultivos.

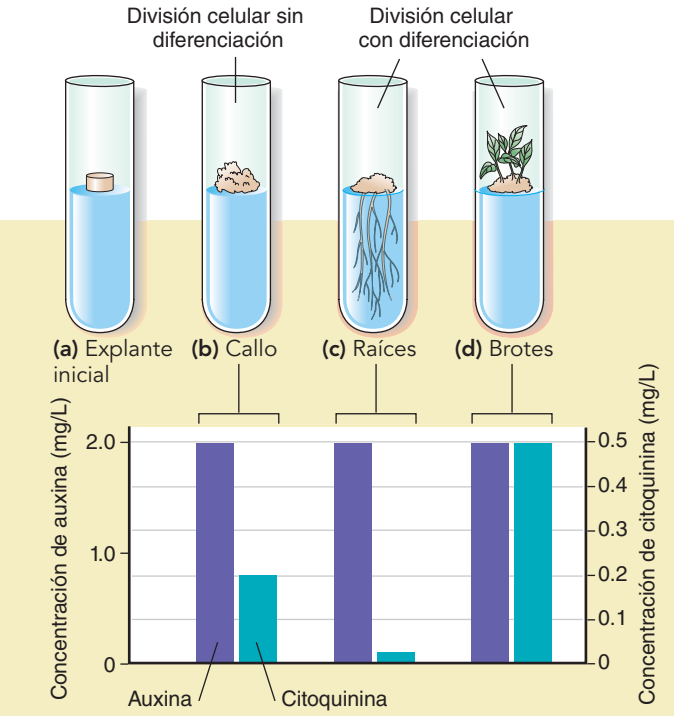


FIGURA 38-10 Interacciones auxina-citoquinina en el cultivo de tejidos

La variación de las cantidades de auxina y citoquinina en los medios de cultivo produce respuestas de crecimiento diferentes. **(a)** El explante inicial es una pieza pequeña de tejido estéril de la médula de un tallo de tabaco que se coloca sobre agar nutritivo. **(b)** Agar nutritivo que contiene 2.0 mg/L de auxina y 0.2 mg/L de citoquinina hace que las células se dividan y formen un grupo de tejido no diferenciado denominado callo. **(c)** Agar con 2.0 mg/L de auxina y 0.02 mg/L de citoquinina (alta proporción de auxina a citoquinina) estimula el crecimiento de la raíz. **(d)** Agar con 2.0 mg/L de auxina y 0.5 mg/L de citoquinina (baja proporción de auxina a citoquinina) estimula el crecimiento de los brotes.

El etileno promueve la abscisión y la maduración del fruto

A principios del siglo XX, los científicos observaron que el gas **etileno** (C_2H_4) afectaba de varias formas el crecimiento de las plantas, aunque no fue sino hasta 1934 que demostraron que las plantas producen etileno. Esta hormona natural influencia muchos procesos de las plantas. El etileno inhibe la elongación celular, promueve la germinación de la semilla, promueve la dominancia apical y participa en respuestas de las plantas a las heridas o a la invasión de microorganismos que causan enfermedades.

El etileno también desempeña un papel fundamental en muchos aspectos de la senescencia, incluyendo la maduración del fruto. A medida

© PROJEKTOGRAF/Shutterstock

FIGURA 38-11 Síntesis de la citoquinina y retraso de la senescencia

Las plantas de tabaco (*Nicotiana tabacum*) son modificadas genéticamente para producir citoquinina adicional a medida que envejecen. Dependiendo de la variedad, el tabaco alcanza de 0.9 a 3 m de alto.

que el fruto madura, produce etileno, que acciona una aceleración del proceso de maduración. Esto induce que el fruto produzca más etileno, que acelera aún más la maduración. El dicho "una manzana podrida echa a perder a las demás" es cierto. Una manzana podrida ha madurado demasiado y produce grandes cantidades de etileno, que se difunde y activa el proceso de maduración en manzanas próximas. Los humanos usan comercialmente el etileno para madurar de manera uniforme plátanos y tomates. Estos frutos se cosechan cuando están verdes y se embarcan a su destino, donde son expuestos a etileno antes de ser entregados en tiendas de comestibles (**FIGURA 38-12**).

Las plantas que crecen en un entorno natural encuentran lluvia, granizo, viento y contacto con animales que pasan. Todos estos factores mecánicos de estrés modifican su crecimiento y desarrollo, haciéndolas más cortas y rechonchas que las plantas que crecen en un invernadero. El etileno regula tales respuestas de desarrollo a estímulos mecánicos, conocidos como **tigmomorfogénesis**. Las plantas que son perturbadas mecánicamente producen etileno adicional, que a su vez inhibe la elongación del tallo y mejora el espesor de la pared celular para soportar células (colénquima y esclerénquima). Estos cambios son adaptativos porque tallos más cortos y gruesos tienen menos probabilidad de ser dañados por factores de estrés mecánicos.

El etileno participa en la abscisión de la hoja, que en realidad es afectada por dos hormonas antagónicas: el etileno y la auxina. A medida que una hoja envejece (cuando se aproxima el otoño, para árboles caducos en climas templados), el nivel de auxina en la hoja disminuye. Al mismo tiempo, las células en la capa de abscisión en la base del pecíolo (donde la hoja se desprende del tallo) empiezan a producir etileno.

Los investigadores que estudian la señalización de etileno han identificado un mecanismo semejante al que ya se ha descrito para la auxina y la giberelina. Cuando hay etileno presente, se une a un receptor. Esta unión activa una enzima que adhiere ubiquitina a una proteína destinada para degradarse en fragmentos peptídicos en un proteasoma. Por lo menos dos proteínas con caja F participan en la degradación de la proteína que ocurre en la transducción de señales de etileno.

El ácido abscísico promueve la latencia de semillas

En 1963, dos equipos de investigación diferentes descubrieron el **ácido abscísico** (**ABA** por sus siglas en inglés). A pesar de su nombre, este ácido no induce la abscisión en la mayoría de las plantas. En vez de ello, el ABA participa en una respuesta de la planta al estrés y en la **latencia** de semillas, un estado temporal de actividad fisiológica detenida. Así como una hormona del estrés ambiental, el ABA promueve en particular cambios en tejidos vegetales que están estresados por déficit hídrico. (Recuerde que el etileno también afecta las respuestas de las plantas a ciertos factores de estrés, como el estrés mecánico y las heridas).

Los botánicos comprenden mejor el efecto del ácido abscísico en plantas que sufren estrés hídrico. El nivel de ABA aumenta de manera drástica en las hojas de plantas expuestas a condiciones de sequía severas. El alto nivel de ABA en las hojas activa un proceso de transducción de señales que conduce al cierre de los estomas, con lo cual la planta ahorra el agua que normalmente pierde por transpiración, aumentando así su probabilidad de supervivencia. A medida que aumenta el conocimiento de la señalización del ABA en células guardianas, los botánicos

Illustration Services

FIGURA 38-12 Etileno y maduración del fruto

Los tomates de ambas cajas fueron cosechados al mismo tiempo, mientras estaban verdes. Los tomates en la caja de la derecha fueron expuestos durante tres días a una atmósfera que contenía 100 ppm de etileno.

Cortesía de M. G. Neuffer

FIGURA 38-13 **La ausencia de ácido abscísico provoca germinación precoz**

En un maíz mutante (*Zea mays*) que no produce ácido abscísico, algunos granos han germinado mientras están en la mazorca, produciendo raíces (*flechas*).

esperan usar esta información para modificar cultivos y plantas hortícolas que son resistentes a la sequía.

La llegada del invierno también es un tipo de estrés sobre las plantas. Una adaptación invernal que implica ácido abscísico es la latencia en semillas. Muchas semillas poseen altos niveles de ABA en sus tejidos y no germinan sino hasta que el ABA se elimina. En un maíz mutante incapaz de sintetizar ABA, las semillas germinan en cuanto maduran los embriones, incluso mientras están sujetas a la mazorca (**FIGURA 38-13**).

El ácido abscísico no es la única hormona implicada en la latencia de semillas. Por ejemplo, la adición de giberelina invierte los efectos de latencia. En las semillas, el nivel de ABA disminuye durante el invierno y el nivel de GA aumenta. Las citoquininas también participan en el rompimiento de la latencia. De nuevo, se observa que una simple actividad fisiológica como la latencia en semillas puede ser controlada en las plantas mediante la interacción de varias hormonas. La verdadera respuesta de la planta puede ser resultado de proporciones cambiantes de hormonas, más que del efecto de cada hormona por separado.

Los brasinosteroides son hormonas esteroides vegetales

Aunque desde hace mucho se sabe que las hormonas esteroides desempeñan papeles cruciales en los animales, las funciones de las hormonas esteroides en vegetales no fueron bien caracterizadas sino hasta mediados de la década de 1990. Los **brasinosteroides (BR)** son un grupo de esteroides que funcionan como hormonas vegetales. Los BR participan en varios aspectos del crecimiento y desarrollo. Las *Arabidopsis* mutantes que no pueden sintetizar BR son plantas enanas con pequeñas hojas rizadas y fertilidad reducida; los investigadores pueden invertir este defecto mediante la aplicación exógena de BR a la planta. Los estudios de estas mutantes sugieren que los brasinosteroides participan en múltiples procesos de desarrollo, como división y elongación celular, diferenciación inducida por la luz, desarrollo vascular y germinación de las semillas (**FIGURA 38-14**).

Se han caracterizado muchos pasos de las vías de señalización de los BR. Los BR se unen a un receptor quinasa en la membrana plasmática de la planta (a diferencia de las hormonas esteroides en los animales, que penetran en la célula y se unen a los receptores en el citoplasma o núcleo). Cuando el BR se une a su receptor, el receptor fosforila moléculas en el citosol, lo cual a su vez provoca una cascada de señalización que finalmente modifica la expresión del gen en la célula. Parte del proceso de transducción de señales implica fijar ubiquitina a proteínas nucleares destinadas a degradación en un proteasoma. Como resultado, la expresión de genes objetivo BR se ajusta.

La identificación de una señal universal de promoción de flores sigue siendo difícil

Experimentos en los cuales especies diferentes de tabaco son injertadas en conjunto indican que pueden existir sustancias no identificadas promotoras e inhibidoras de flores. La *Nicotiana silvestris* es una planta de tabaco de *día largo* (requiere una noche corta para florecer); una varie-

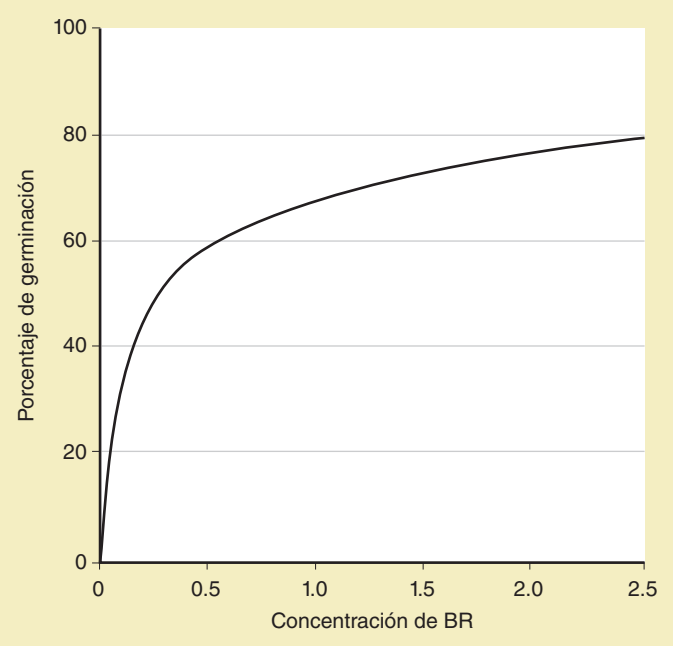


FIGURA 38-14 **Brasinosteroides y germinación de semillas en *Arabidopsis***

Los investigadores utilizaron una *Arabidopsis* mutante insensible a GA que producía semillas que no germinaban. (Recuerde que la GA promueve la germinación de semillas, de modo que se requiere una planta que no responde a GA endógena). Los científicos superaron la incapacidad de las semillas mutantes para germinar al tratarlas con un brasinosteroide (BR). Observe cómo aumenta el porcentaje de germinación a medida que crece la concentración de BR a que fueron expuestas las semillas.

Fuente original: Steber, C. M. y P. McCourt, "A role for brassinosteroids in germination in *Arabidopsis*". *Plant Physiology*, vol. 125, pp. 287-297, 2001.

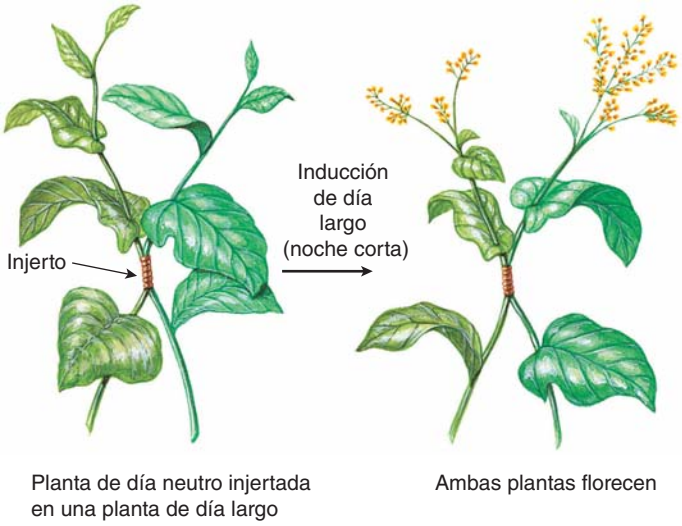


FIGURA 38-15 Evidencia de la existencia de una sustancia promotora de flores

Cuando una planta de tabaco de día largo (*Nicotiana silvestris*) se injerta a una planta de tabaco de día neutro (*N. tabacum*) y las dos plantas se exponen a un régimen día largo-noche corta, ambas florecen. La planta de día neutro florece más pronto que lo normal, presumiblemente porque una sustancia promotora de flores pasa de la planta de día largo hacia la planta de día neutro a través del injerto

dad de *N. tabacum* es una planta de tabaco de *día neutro* (los cambios estacionales no afectan cuándo florece). Cuando una planta de tabaco de día largo se injerta a una planta de tabaco de día neutro y se expone a noches cortas, ambas plantas florecen (**FIGURA 38-15**). La planta de tabaco de día neutro florece más pronto que lo normal.

Los biólogos sostienen la hipótesis de que una sustancia promotora de flores, **florígeno**, puede ser inducida en la planta de día largo y transportada a la planta de día neutro a través de la unión del injerto, provocando que la planta de día neutro florezca antes de lo esperado. Una planta intacta puede producir florígeno en las hojas y transportarlo en el floema al meristemo apical del tallo. Allí, induce una transición del desarrollo vegetativo al reproductivo; es decir, a un meristemo que produce flores.

Cuando un botánico injerta una planta de tabaco de día largo a una planta de tabaco de día neutro y las expone a noches largas, ninguna planta florece. En tanto continúen estas condiciones, las plantas de día neutro no florecen, inclusive cuando normalmente lo harían. En este caso, la planta de tabaco de día largo podría producir una sustancia inhibidora de flores que es transportada a la planta de tabaco de día neutro a través de la unión del injerto. Esta sustancia evita la floración de la planta de tabaco de día neutro.

Repaso

- ¿De qué manera la recepción de señales, la transducción de señales y la actividad celular alterada forman parte del mecanismo general de acción para la auxina?
- ¿Cuál es la participación de la auxina en el fototropismo?
- ¿Cuáles hormonas están presentes en cada uno de los siguientes procesos fisiológicos: (1) germinación de semillas, (2) elongación del tallo, (3) maduración de frutos, (4) abscisión de la hoja y (5) latencia de semillas?

38.3 SEÑALES LUMINOSAS Y DESARROLLO DE LAS PLANTAS

OBJETIVOS DE APRENDIZAJE

5 Explicar cómo la variación de cantidades de luz y oscuridad induce la floración.

6 Describir el papel del fitocromo en la floración, incluyendo un breve análisis de la transducción de señales del fitocromo.

7 Definir *ritmo circadiano* y proporcionar un ejemplo.

8 Distinguir entre fitocromo y criptocromo.

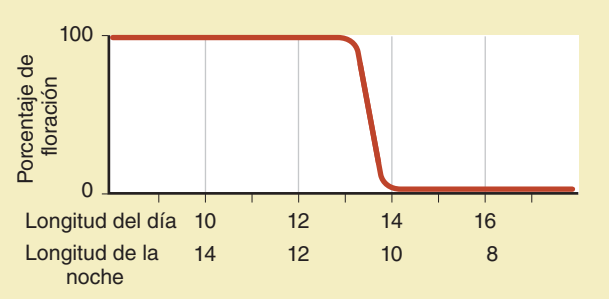
El **fotoperiodismo** es cualquier respuesta de una planta a las longitudes relativas de la luz diurna y la oscuridad. El inicio de la floración en el meristemo apical del tallo es una de varias actividades fisiológicas que son fotoperiódicas en muchas plantas. Las plantas se clasifican en cuatro grupos principales: de día corto, de día largo, de día intermedio y de día neutro, con base en la manera en que el fotoperiodismo afecta su transición del crecimiento vegetativo a la floración.

Las **plantas de día corto** (también denominadas **plantas de noche larga**) florecen cuando la longitud de la noche es igual o mayor que algún período crítico (**FIGURA 38-16a**). Así, las plantas de día corto detectan el alargamiento de las noches a fines de verano o en otoño. Hay dos tipos de plantas de día corto: cualitativas y cuantitativas. En las *plantas cualitativas de día corto*, la floración ocurre sólo en días cortos; en las *plantas cuantitativas de día corto*, la floración es acelerada por los días cortos. El inicio de la floración en las plantas de día corto no se debe al período más corto de luz diurna sino al largo período ininterrumpido de oscuridad. La mínima longitud crítica de la noche varía considerablemente de una especie vegetal a otra, aunque para muchas se ubica entre 12 y 14 horas. Ejemplos de plantas de día corto son el crisantemo de florista, la bardana (cadillo) y la poinsettia (flor de nochebuena), que suelen florecer a finales del verano o en otoño. Las poinsettias, por ejemplo, suelen exhibir yemas florales a principios de octubre en el hemisferio norte y florecen aproximadamente de 8 a 10 semanas después; de ahí su asociación tradicional con la Navidad.

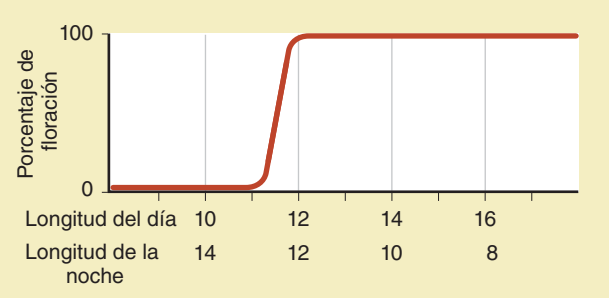
Las **plantas de día largo** (también denominadas **plantas de noche corta**) florecen cuando la longitud de la noche es igual o menor que algún período crítico (**FIGURA 38-16b**). En las *plantas cualitativas de día largo*, la floración ocurre sólo en días largos; en las *plantas cuantitativas de día largo*, los días largos aceleran la floración. Las plantas de día largo, como la espinaca, la margarita gloriosa (vea la fotografía en la introducción del capítulo) y la planta modelo de investigación *Arabidopsis*, florecen cuando detectan el acortamiento de las noches de primavera y principio del verano.

Las **plantas de día intermedio** no florecen cuando la longitud de la noche es demasiado larga o demasiado corta (**FIGURA 38-16c**). La caña de azúcar y el coleo son plantas de día intermedio. Estas plantas florecen cuando son expuestas a días y noches de longitud intermedia.

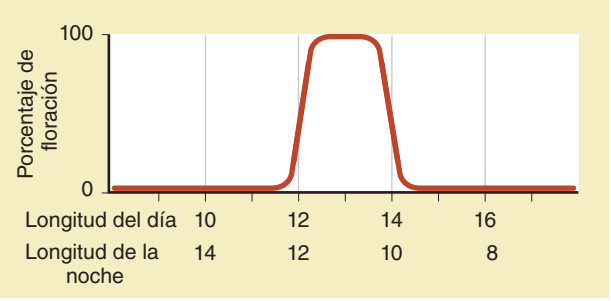
Algunas plantas, denominadas **plantas de día neutro**, no inician la floración en respuesta a cambios estacionales en el período de luz diurna y oscuridad sino que responden a algún otro tipo de estímulo, externo o interno. El pepino, el girasol, el maíz y la cebolla son ejemplos de plantas de día neutro. Muchas de estas plantas se originaron en los trópicos, donde la longitud del día no varía en forma apreciable durante el año. En contraste, las plantas de día corto, de día largo y de día intermedio son templadas o subtropicales (especies de latitudes medias).



(a) Las plantas de día corto florecen cuando la longitud de la noche es igual o mayor que cierta longitud crítica en un período de 24 horas.



(b) Las plantas de día largo florecen cuando la longitud de la noche es igual o menor que cierta longitud crítica en un período de 24 horas. La longitud crítica varía entre especies diferentes; las plantas de día corto pueden requerir una longitud de noche más corta que las plantas de día largo, como se muestra.



(c) Las plantas de día intermedio presentan un estrecho requerimiento de longitud de la noche.

FIGURA 38-16 Respuestas fotoperiódicas generalizadas en plantas de día corto, día largo y día intermedio

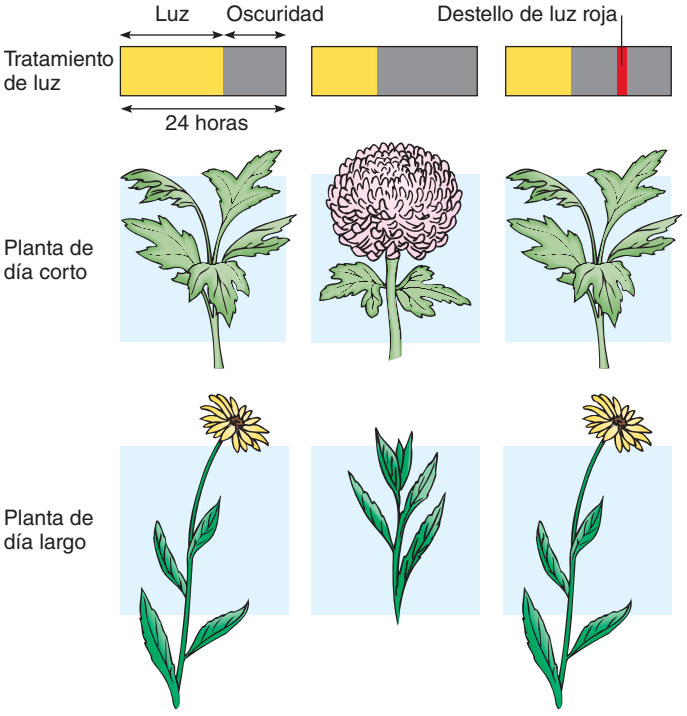


FIGURA 38-17 ***Animada*** **Respuestas fotoperiódicas de plantas de día corto y día largo**

Una planta de día corto florece cuando crece en condiciones de noche larga (*arriba en medio*), pero no florece cuando es expuesta a una noche larga interrumpida por un breve destello de luz roja (*arriba derecha*). Una planta de día largo no florece cuando crece en condiciones de noche larga (*abajo en medio*) a menos que la noche larga sea interrumpida por un breve destello de luz roja (*abajo derecha*).

Los biólogos vegetales han experimentado con los efectos de varios regímenes de luz sobre la floración. La **FIGURA 38-17** muestra cómo la floración en plantas de día largo y día corto se ve afectada por diferentes tratamientos de luz, incluyendo un régimen día corto-noche larga con un *descanso nocturno*, una corta ráfaga de luz a mitad de la noche.

El fitocromo detecta la longitud del día

El fotorreceptor más importante del fotoperiodismo y muchas otras respuestas de las plantas iniciadas por la luz (como la germinación y el establecimiento de plántulas) es el **fitocromo**, una familia de aproximadamente cinco proteínas de pigmento azul y verde, cada una de las cuales es codificada por un gen diferente. Una mezcla de proteínas del fitocromo está presente en las células de todas las plantas vasculares examinadas hasta la fecha. Por ejemplo, cinco miembros de la familia fitocromo, identificados como phyA, phyB, phyC, phyD y phyE, están presentes en la *Arabidopsis*. El fitocromo es también un fotorreceptor en ciertas bacterias, hongos y mohos del cieno.

Mucho del conocimiento actual del fitocromo en la *Arabidopsis* está basado en varias plantas mutantes que no expresan un gen específico de fitocromo, como el gen que codifica el phyA. Al estudiar la respuesta fisiológica de plantas que no producen un fitocromo individual, los biólogos han concluido que las formas individuales de fitocromo poseen funciones que son únicas y a la vez se superponen. Parece que el phyB ejerce su influencia en todas las etapas del ciclo de vida de la planta, mientras las otras formas de fitocromo tienen funciones más reducidas en etapas específicas en el ciclo de vida.

El phyA y el phyB pueden presentar efectos antagónicos (opuestos) en la floración. En plantas de día largo, el phyB puede inhibir la floración y el phyA puede inducirla. La floración ocurre más rápido en plantas de día largo con mutaciones en el gen que codifica el phyB; estas mutaciones reducen o eliminan la producción de phyB. En contraste, la floración es retrasada o impedida en plantas de día largo con mutaciones en el gen que codifica el phyA.

Cada miembro de la familia fitocromo existe en dos formas y fácilmente se convierte de una forma en otra luego de absorber luz de longitudes de onda específicas. Una forma, denominada **Pr** (del inglés *red-absorbing phytochrome*), absorbe de manera vigorosa luz con longitud de onda roja relativamente corta (660 nm). En el proceso, la forma de la molécula cambia a la segunda forma del fitocromo, **Pfr**, así denominada

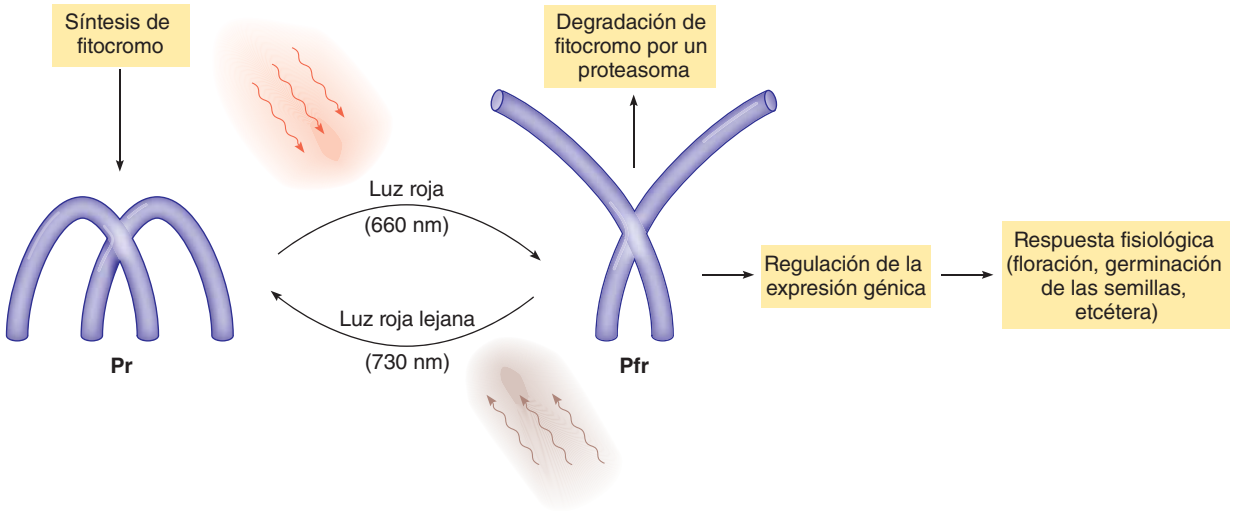


FIGURA 38-18 ***Animada*** **Fitocromo**

Cada miembro de la familia fitocromo existe en dos formas, denominadas Pr y Pfr, y se convierte fácilmente de una forma en la otra. La luz roja (660 nm) convierte el Pr en Pfr y la luz roja lejana (730 nm) convierte el Pfr en Pr.

porque absorbe luz roja lejana (*far-red light*) cuya longitud de onda roja es relativamente larga (730 nm; **FIGURA 38-18**). Cuando el Pfr absorbe luz roja lejana, regresa a la forma original, Pr. El Pfr es la forma activa del fitocromo, que activa o inhibe respuestas fisiológicas como la floración.

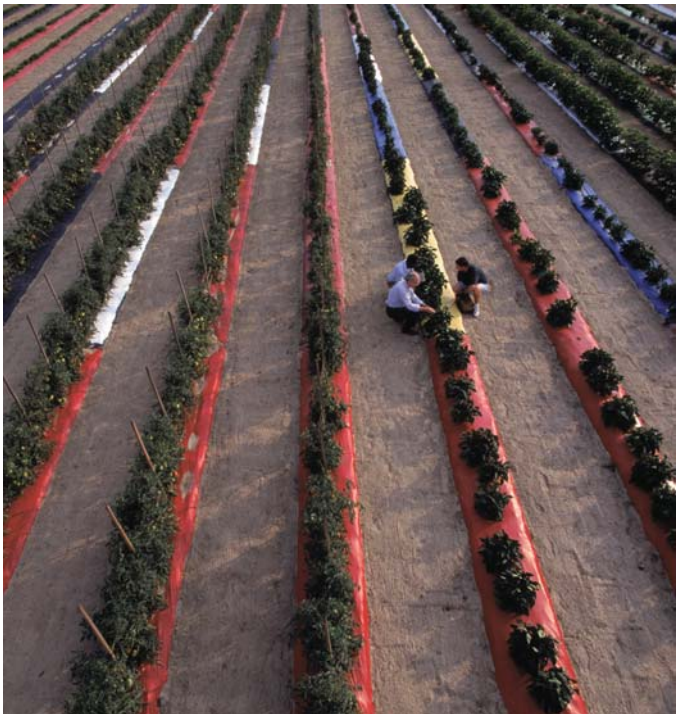
¿Qué tiene que ver un pigmento que absorbe luz roja y luz roja lejana con la luz del día y la oscuridad? La luz solar consta de varias cantidades de todo el espectro de luz visible, además de radiación ultravioleta e infrarroja. Sin embargo, debido a que la luz solar contiene más luz roja que luz roja lejana, cuando una planta es expuesta a la luz solar, el nivel de Pfr aumenta. Durante la noche, el nivel de Pfr disminuye lentamente a medida que el Pfr, que es menos estable que el Pr, se degrada.

No es exagerado destacar la importancia del fitocromo para las plantas. La sincronización de la longitud del día y la oscuridad es la forma más confiable para que las plantas midan el cambio de una estación a otra. Esta medición, que sincroniza las etapas del desarrollo de la planta, es crucial para la supervivencia, particularmente en entornos en los que el clima tiene un patrón anual de estaciones favorables y desfavorables.

La competencia por la luz solar entre plantas que evitan la sombra implica al fitocromo

Las plantas detectan la proximidad de plantas cercanas, que son competidoras potenciales, y reaccionan al cambiar la forma en que crecen y se desarrollan. Muchas plantas, desde hierbas pequeñas hasta grandes árboles, compiten por la luz, respuesta conocida como **evitación de la sombra**, en la cual las plantas tienden a crecer más alto cuando se encuentran rodeadas estrechamente por otras plantas. Si tiene éxito, la planta que huye de la sombra basa su nuevo crecimiento en luz solar directa y aumenta así sus posibilidades de supervivencia.

Desde la década de 1970, los botánicos han reconocido el factor ambiental que desencadena el síndrome de evitación de la sombra: las plantas perciben cambios en la relación de luz roja a luz roja lejana a partir de la presencia de plantas próximas. Las hojas de las plantas vecinas absorben mucha más luz roja que luz roja lejana. (El pigmento verde clorofila absorbe con vigor luz roja durante la fotosíntesis). En una zona densamente poblada con plantas, la relación de la luz roja a la luz roja lejana (r/fr) disminuye, afectando el equilibrio entre las formas Pr y Pfr, en particular del phyB. Esta señal desencadena una serie de respuestas que provocan que la planta que evita la sombra, la cual está adaptada a ambientes con plena luz, crezca más alta o florezca antes. La **FIGURA 38-19** muestra una aplicación interesante de la luz roja lejana



Cary Wolinsky

FIGURA 38-19 **Cubiertas plásticas de colores y procesos de crecimiento de las plantas**

La cubierta plástica roja refleja luz roja lejana del suelo hacia las plantas de tomates. Las plantas, que absorben la luz roja lejana adicional, reaccionan como si hubiera plantas vecinas presentes. Su crecimiento por arriba del suelo es mayor y sus frutos maduran más pronto. La manipulación de cubiertas plásticas de colores también modifica el rendimiento, el sabor y el contenido de nutrientes.

adicional (reflejada) sin la reducción de luz solar entrante que ocurre en el síndrome de evitación de la sombra.

Cuando una planta utiliza gran parte de sus recursos para elongar el tallo, cuenta con menos recursos para nuevas hojas y ramas, tejidos de almacenamiento y tejidos reproductivos. No obstante, para una planta que huye de la sombra y es ensombrecida por sus vecinas, un incremento rápido en la longitud del tallo es ventajosa, porque una vez que esta planta es más alta que sus vecinas, obtiene mayor cantidad de luz solar sin filtrar.

El fitocromo está implicado en otras respuestas a la luz, incluyendo la germinación

El fitocromo está involucrado en el requerimiento de luz que tienen algunas semillas para germinar. Las semillas que requieren iluminación deben exponerse a luz que contenga longitudes de onda roja. La exposición a luz roja convierte el Pr en Pfr y ocurre la germinación. Muchas especies de bosques templados con semillas pequeñas requieren luz para la germinación. (Las semillas más grandes no suelen necesitar luz). Esta adaptación permite que las semillas germinen en el tiempo óptimo. A principios de la primavera, la luz solar, incluyendo la luz roja, penetra en las ramas desnudas de árboles caducifolios y llega al suelo entre los árboles. A medida que la temperatura de primavera se vuelve más caliente, las semillas en el suelo absorben luz roja y germinan. Durante su crecimiento temprano, las plántulas recién germinadas no tienen que competir con los tallos más altos por la luz solar.

Otras funciones fisiológicas influidas por el fitocromo incluyen los movimientos de sueño en las hojas (que se abordarán después); latencia en brotes; abscisión de la hoja y formación de pigmentos en flores, frutos y hojas.

El fitocromo actúa por transducción de señales

Algunas respuestas inducidas por el fitocromo son muy rápidas y de corta duración, mientras que otras son más lentas y de largo plazo. Es probable que las respuestas rápidas impliquen cambios reversibles en las propiedades de las membranas al modificar balances iónicos celulares. Por ejemplo, la luz roja ocasiona que los canales del ion potasio (K^+) se abran en las membranas celulares que participan en los movimientos de la planta ocasionados por cambios en la turgencia. La exposición a luz roja lejana provoca que los canales de K^+ se cierren. Respuestas más lentas inducidas por el fitocromo implican la regulación selectiva de la transcripción de numerosos genes. Por ejemplo, el fitocromo activa la transcripción del gen para la pequeña subunidad de *rubisco*, una enzima presente en la fotosíntesis (vea el capítulo 9).

Cada molécula del fitocromo consta de una proteína agregada a un fotorreceptor absorbente de luz. Los biólogos sostienen la hipótesis de que la absorción de luz por la porción del fotorreceptor del fitocromo provoca un cambio en la forma de la porción proteínica de la molécula del fitocromo. Este cambio, a su vez, acciona una o más vías de transducción de señales.

Una herramienta importante de investigación en el estudio de transducción de señales del fitocromo son plantas mutantes que responden como si estuviesen expuestas a un estímulo lumínico particular, incluso aunque no sea así. La investigación indica que la forma activa del fitocromo se mueve del citoplasma hacia el núcleo, donde afecta la expresión génica al activar un **factor de transcripción**. Una vez activado, el factor de transcripción, que se une al promotor de un gen, activa o reprime la transcripción que conduce a la síntesis de proteínas.

En una de estas vías, el fitocromo inactivo (Pr) en el citoplasma absorbe luz roja y se convierte en la forma activa, Pfr, que se desplaza hacia el núcleo. Ahí, el fitocromo se une al PIF3 (factor 3 que interactúa con el fitocromo), un factor de trascripción que ya está unido a los promotores de genes sensibles a la luz, activando (o reprimiendo) así su transcripción.

La vía de transducción de señales es apagada por luz roja lejana, que es absorbida por el Pfr en el complejo Pfr-PIF3 en el núcleo. Cuando el Pfr se convierte en Pr, se disocia del PIF3.

La vía de transducción de señales que se acaba de describir no es el fin de la historia. El fitocromo no regula sólo una sino varias vías de señalización sensibles a la luz que afectan la expresión génica. Asimismo, no se comprenden los detalles de cómo la transición de Pr a Prf participa en tantas cascadas de señalización.

La luz afecta los ritmos circadianos

Casi todos los organismos, incluyendo plantas, animales, hongos, microorganismos eucariotas y muchas bacterias parecen contar con un temporizador interno, o reloj biológico, que se aproxima a un ciclo de 24 horas, el tiempo necesario para que la Tierra gire una vez alrededor de su propio eje. Estos ciclos moleculares internos se denominan **ritmos circadianos** (del latín *circum*, "alrededor", y *diurn*, "diario"). Los ritmos circadianos ayudan a que un organismo detecte el tiempo del día, mientras que el fotoperiodismo permite que una planta detecte el tiempo del año.

¿Por qué las plantas y otros organismos presentan ritmos circadianos diarios? Cambios ambientales predecibles, como el amanecer y el ocaso, ocurren durante el transcurso de cada período de 24 horas. Estos cambios predecibles pueden ser importantes para un organismo individual, ocasionando que modifique sus actividades fisiológicas o su comportamiento (en el caso de los animales). Los investigadores creen que los ritmos circadianos ayudan a que un organismo sincronice actividades cotidianas repetidas de modo que ocurran en el tiempo idóneo de cada día. Si, por ejemplo, una flor polinizada por un insecto no se abriera en el tiempo del día en que los insectos polinizadores están en busca de alimento, la reproducción sería infructuosa.

Los ritmos circadianos en las plantas afectan eventos biológicos como la expresión génica, la sincronización del fotoperiodismo (es decir, de la reproducción estacional), la tasa de fotosíntesis y la apertura y cierre de los estomas. Los **movimientos de sueño** observados en el frijol común y en otras plantas constituyen otro ejemplo de ritmo circadiano (**FIGURA 38-20**). Durante el día, las hojas del frijol son horizontales, quizá para efectos de absorción óptima de luz, pero en la noche las hojas se doblan hacia abajo o hacia arriba, un movimiento que las orienta en forma perpendicular a su posición durante el día. La importancia biológica de los movimientos de sueño se desconoce hasta la fecha.

Cuando se mantienen condiciones ambientales constantes, los ritmos circadianos como los movimientos de sueño se repiten cada 20 o 30 horas, al menos durante varios días. En la naturaleza, la salida y la puesta del sol restablecen el reloj biológico de modo que el ciclo se repite cada 24 horas.

¿Qué ocurre si el reloj circadiano de una planta cambia de modo que no es resincronizado por el ciclo día-noche? En 2005, biólogos en la Universidad de Cambridge en Inglaterra identificaron mutantes de la planta modelo *Arabidopsis* en las cuales el reloj circadiano no se sincroniza para que coincida con el ciclo externo día-noche. Las plantas mutantes contenían menos clorofila, fijaban menos carbono por fotosíntesis, crecían más lentamente y tenían menos de una ventaja competitiva que las plantas *Arabidopsis* con un reloj circadiano normal.

Para la *Arabidopsis* y muchas otras plantas, en el restablecimiento del reloj biológico están implicados dos fotorreceptores: el fitocromo que absorbe luz roja y el **criptocromo** que absorbe luz azul-ultravioleta A. Ciertas secuencias de aminoácidos de la porción proteínica del fitocromo son homólogas de secuencias de aminoácidos de proteínas reloj en moscas de la fruta, hongos, mamíferos y bacterias; esta evidencia

(a) Posición de la hoja a mediodía en una plántula de frijol (*Phaseolus vulgaris*).

(b) Posición de la hoja a medianoche.

FIGURA 38-20 ***Animada*** **Movimientos de sueño**

molecular apoya sólidamente el papel de reloj circadiano del fitocromo. La evidencia para el criptocromo como una proteína reloj también es convincente. Descubiertas primero en plantas, las contrapartes del criptocromo se encuentran en proteínas de la mosca de la fruta y del reloj biológico del ratón. Tal vez ambos fotorreceptores estén implicados en el restablecimiento del reloj biológico en las plantas; los investigadores cuentan con evidencia de que el fitocromo y el criptocromo algunas veces interactúan para regular respuestas semejantes.

Repaso

- ¿Qué es un criptocromo? ¿Cuáles son los dos papeles del criptocromo?
- ¿Cuáles son los pasos en la transducción de señales del fitocromo?
- ¿En qué procesos participa el criptocromo?

38.4 RESPUESTAS A HERBÍVOROS Y PATÓGENOS

OBJETIVO DE APRENDIZAJE

9 Distinguir entre la respuesta hipersensible y la resistencia sistémica adquirida.

Las plantas carecen de un sistema inmunológico como el que se encuentra en los humanos y otros mamíferos, aunque pueden defenderse de ataques de enemigos patógenos y herbívoros. Cada célula vegetal cuenta con un sistema inmunológico innato para combatir infecciones locales. Cuando una molécula producida por un patógeno o herbívoro se une a un receptor en una célula vegetal, acciona una vía de transducción de señales. Como resultado, ocurre una **respuesta hipersensible** que sella la zona infectada, ocasionando que muera. Estas *lesiones necróticas*, o zonas muertas, impiden o retardan la dispersión de la infección inicial (**FIGURA 38-21**).

La planta también envía señales desde el sitio de la infección localizada, lo que conduce a **resistencia sistémica adquirida (RSA)**, una acumulación de resistencia mejorada de larga duración en toda la planta. La señal viaja en el floema. La resistencia sistémica adquirida es de amplio espectro; es decir, la RSA es la mayor defensa en contra de muchos tipos de patógenos, no sólo el que provocó la infección inicial.

Los biólogos vegetales continúan descubriendo nuevas moléculas de señalización semejantes a hormonas. Muchas de ellas están presentes en las respuestas defensivas de las plantas contra organismos e insectos causantes de enfermedad. Aquí consideramos brevemente dos grupos: el ácido jasmónico y el salicilato de metilo.

El ácido jasmónico activa varias defensas de las plantas

El **ácido jasmónico** afecta varios procesos de las plantas, como el desarrollo de polen, el crecimiento de la raíz, la maduración del fruto y la senescencia. Esta hormona vegetal derivada de lípidos, cuya estructura es semejante a las *prostaglandinas* en los animales, también es producida en respuesta a la presencia de plagas de insectos y organismos causantes de enfermedades.

El ácido jasmónico desencadena la producción de enzimas que confieren una resistencia incrementada contra insectos herbívoros (fitófagos). Por ejemplo, plantas de tomate infestadas con orugas liberan ácido jasmónico volátil hacia el aire, el cual atrae enemigos naturales de las orugas, como avispas parásitas; las avispas ponen sus huevos en el cuerpo de las orugas. Cuando los huevos eclosionan, las larvas de las avispas se alimentan de los insectos huéspedes y terminan por matarlos. En un estudio, el tratamiento de las plantas con ácido jasmónico aumentó el pa-

FIGURA 38-21 **Respuesta hipersensible**

Las lesiones necróticas en estas hojas de roble fueron producidas en respuesta a la invasión de un hongo patógeno.

rasitismo en plagas de orugas dos veces en comparación con campos de control donde a las plantas no se les aplicaba ácido jasmónico. El ácido jasmónico puede tener interés práctico para el control de ciertas plagas de insectos sin necesidad de usar pesticidas químicos.

Los biólogos han avanzado en la identificación de aspectos clave en la vía de señalización del ácido jasmónico. De manera interesante, la vía de señalización del ácido jasmónico incluye ubiquitina, la cual ya fue analizada antes en el capítulo en relación con la auxina (vea la figura 38-4). Así como en la vía de señalización de la auxina, las etiquetas de ubiquitina en la vía de señalización del ácido jasmónico producen degradación de represores de transcripción, modificando así la expresión génica.

El salicilato de metilo puede inducir resistencia sistémica adquirida

Durante siglos la gente masticó corteza de sauce (*Salix*) para tratar dolores de cabeza y de otras partes del cuerpo. El **ácido salicílico** fue extraído por primera vez de la corteza de sauce y está relacionado químicamente con la aspirina (ácido acetilsalicílico). Recientemente los biólogos han demostrado que el ácido salicílico ayuda a las plantas a defenderse contra plagas y patógenos como virus. Cuando una planta es atacada, la concentración de ácido salicílico aumenta y se distribuye en forma sistémica en toda la planta.

Con base en investigaciones actuales, los biólogos piensan que el *salicilato de metilo*, un derivado del ácido salicílico también conocido como *aceite de gaulteria*, se une a una célula receptora, desencadenando una vía de transducción de señales que activa los genes. Éstos codifican proteínas que establecen resistencia sistémica adquirida para combatir la infección y promover la cicatrización de heridas.

Las plantas también usan salicilato de metilo, que es volátil, para señalar plantas cercanas. Las plantas de tabaco infectadas con virus del mosaico del tabaco liberan salicilato de metilo hacia el aire. Cuando plantas sanas cercanas reciben la señal química en el aire, empiezan a sintetizar proteínas antivirales que mejoran su resistencia al virus.

Repaso

- ¿Qué es la respuesta hipersensible?
- ¿Qué es la resistencia sistémica adquirida?

RESUMEN: ENFOQUE EN LOS OBJETIVOS DE APRENDIZAJE

38.1 *(página 804)*

1 Describir el fototropismo, el gravitropismo y el tigmotropismo.

- Los **tropismos** son respuestas de crecimiento direccionales. El **fototropismo** es crecimiento en respuesta a la dirección de la luz. El **gravitropismo** es crecimiento en respuesta a la influencia de la gravedad. El **tigmotropismo** es crecimiento en respuesta al contacto con un objeto sólido.

CENGAGENOW™ **Aprenda más sobre fototropismo y gravitropismo haciendo clic en las figuras en CengageNOW.**

38.2 *(página 805)*

2 Describir un mecanismo general de acción para las hormonas vegetales, usando la auxina como ejemplo.

- Las plantas producen y responden a las **hormonas**, que son moléculas orgánicas que actúan como señales químicas altamente específicas para obtener una variedad de respuestas que regulan el crecimiento y el desarrollo.
- Muchas hormonas vegetales se unen a **receptores asociados a enzimas** ubicados en la membrana plasmática; la hormona se une al receptor y desencadena una reacción enzimática de algún tipo. El receptor de la auxina, que se localiza en el citosol o núcleo, se une a la auxina. Esto cataliza la fijación de la ubiquitina a una proteína represora, destinándola a su destrucción. Cuando luego los genes reprimidos por estas proteínas son expresados, resultan cambios en el crecimiento y desarrollo de la célula.

3 Describir experimentos tempranos con auxina que implican fototropismo.

- En la década de 1870, Darwin y su hijo efectuaron experimentos de fototropismo en plántulas de hierba. Cuando cubrieron la punta del coleóptilo, la planta no se flexionó. Cuando retiraron la punta del coleóptilo, no ocurrió flexión. Cuando la parte inferior del coleóptilo se protegió de la luz, el coleóptilo se flexionó. Los Darwin concluyeron que alguna sustancia se transmitía de la parte superior a la parte inferior, ocasionando que la planta se flexionara.
- En la década de 1920, Frits Went aisló la hormona fototrópica de coleóptilos de avena al retirar las puntas de coleóptilos y colocarlas sobre bloques de agar. El crecimiento normal se reanudó cuando colocó uno de estos bloques de agar en ángulo recto sobre un coleóptilo decapitado; la sustancia se difundía de la punta del coleóptilo hacia el agar y, luego, del agar hacia el coleóptilo decapitado. Went denominó auxina a esta sustancia.

CENGAGENOW™ **Vea en acción experimentos con auxina haciendo clic en la figura en CengageNOW.**

4 Enumerar varias formas en que cada una de estas hormonas afecta el crecimiento y el desarrollo de las plantas: auxinas, giberelinas, citoquininas, etileno, ácido abscísico y brasinosteroides.

- La **auxina** está presente en la elongación celular, tropismos, **dominancia apical**, la inhibición de yemas axilares por el meristemo apical y en el desarrollo de frutos. La auxina también estimula el desarrollo radicular en tallos recortados.
- Las **giberelinas** participan en la elongación del tallo, floración y germinación.
- Las citoquininas promueven la división y diferenciación celular, retrasan la **senescencia** (el proceso de envejecimiento natural) e interactúan con la auxina y el etileno en la dominancia apical. Las citoquininas inducen la división celular en **cultivos de tejidos**, una técnica en la que las células se aíslan de las plantas y se hacen crecer en un medio nutriente.
- El **etileno** participa en la maduración de los frutos, la dominancia apical, la abscisión de la hoja, la respuesta a heridas, la **tigmomorfogénesis** (una respuesta de desarrollo a factores de estrés mecánicos como el viento) y en la senescencia.

- El **ácido abscísico** es una hormona de estrés ambiental implicada en el cierre de estomas ocasionado por estrés hídrico y en la **latencia** en semillas, un estado temporal de actividad fisiológica reducida.

- Los esteroides vegetales conocidos como **brasinosteroides** participan en varios aspectos del crecimiento y desarrollo de las plantas, como la división y la elongación celular, la diferenciación inducida por la luz, la germinación de semillas y el desarrollo vascular.

38.3 *(página 813)*

5 Explicar cómo la variación de cantidades de luz y oscuridad induce la floración.

- El **fotoperiodismo** es cualquier respuesta de las plantas a la duración y sincronización de la luz y la oscuridad. La floración es una respuesta fotoperiódica en muchas plantas. Las **plantas de día corto** detectan el alargamiento de las noches al final del verano o en otoño y florecen en esa época. Las **plantas de día largo** detectan el acortamiento de las noches de primavera y principios del verano y florecen en esa época. Las **plantas de día intermedio** florecen cuando son expuestas a días y noches de longitud intermedia.

CENGAGENOW™ **Aprenda más sobre fotoperiodismo haciendo clic en la figura en CengageNOW.**

6 Describir el papel del fitocromo en la floración, incluyendo un breve análisis de la transducción de señales del fitocromo.

- En el fotoperiodismo, el fotorreceptor es el **fitocromo**, una familia de aproximadamente cinco pigmentos azul-verde. Cada tipo de fitocromo posee dos formas, **Pr** y **Pfr**, así denominadas por la longitud de onda de la luz que absorben. El Pfr es la forma activa, que desencadena o inhibe respuestas fisiológicas como la floración, el síndrome de **evitación de la sombra** y el requerimiento de luz para la germinación.
- La vía en **transducción de señales** del fitocromo empieza cuando su forma inactiva en el citoplasma absorbe luz roja y se convierte en la forma activa, Pfr, que se desplaza hacia el núcleo. Ahí, el fitocromo se une al factor de transcripción PIF3 (factor que interactúa con el fitocromo) y activa o reprime la transcripción de genes sensibles a la luz.

CENGAGENOW™ **Aprenda más sobre el fitocromo haciendo clic en la figura en CengageNOW.**

7 Definir *ritmo circadiano* y proporcionar un ejemplo.

- Un **ritmo circadiano** es un período regular en el crecimiento o en las actividades de un organismo, que se aproxima a un día de 24 horas y es restablecido por la salida y la puesta del Sol. Dos ejemplos de ritmos circadianos son la apertura y el cierre de los estomas y los **movimientos de sueño**.

8 Distinguir entre fitocromo y criptocromo.

- El fitocromo y el **criptocromo** son fotorreceptores que algunas veces interactúan para regular respuestas semejantes, como el restablecimiento del reloj biológico. El fitocromo absorbe vigorosamente luz roja, mientras que el criptocromo absorbe luz azul y ultravioleta A.

38.4 *(página 817)*

9 Distinguir entre la respuesta hipersensible y la resistencia sistémica adquirida.

- Cada célula vegetal posee un sistema inmunológico innato para combatir infecciones locales. Una **respuesta hipersensible** sella la zona infectada, ocasionando su muerte. Estas zonas muertas impiden o retrasan la dispersión de la infección inicial.
- La **resistencia sistémica adquirida (RSA)** es una acumulación de resistencia mejorada de larga duración en toda la planta. La resistencia sistémica adquirida es de amplio espectro (en contra de muchos tipos de patógenos).

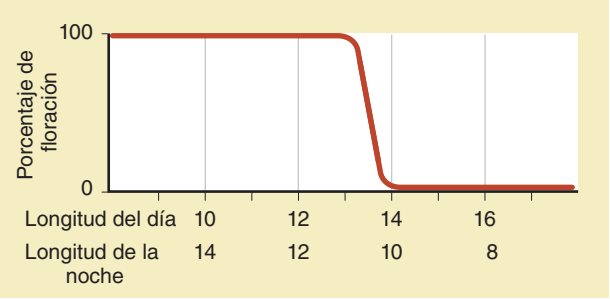
EVALÚE SU COMPRENSIÓN

1. En el proceso de transducción de señales para la hormona auxina, la molécula ubiquitina (a) absorbe luz azul (b) se fosforila (c) identifica ciertas proteínas para su destrucción (d) interactúa antagónicamente con las giberelinas (e) se une a un receptor en la membrana plasmática de la célula
2. Cuando se podan los arbustos para que sean "más espesos"; es decir, para evitar la dominancia apical, ¿cuál hormona ve afectada su distribución y acción? (a) auxina (b) ácido jasmónico (c) ácido salicílico (d) etileno (e) ácido abscísico
3. La investigación de una enfermedad del arroz causada por hongos proporcionó las primeras pistas acerca de la hormona vegetal (a) auxina (b) giberelina (c) citoquinina (d) etileno (e) ácido abscísico
4. Esta hormona vegetal interactúa con la auxina durante la formación de órganos vegetales en el cultivo de tejidos. (a) florígeno (b) giberelina (c) citoquinina (d) etileno (e) ácido abscísico
5. La hormona del estrés que ayuda a las plantas a responder a la sequía es (a) la auxina (b) la giberelina (c) la citoquinina (d) el etileno (e) el ácido abscísico
6. Esta hormona promueve la latencia en semillas. (a) auxina (b) giberelina (c) citoquinina (d) etileno (e) ácido abscísico
7. Las tres clases de fotorreceptores que permiten a las plantas detectar la presencia y duración de la luz son (a) fitocromo, criptrocromo y ritmos circadianos (b) clorofila, fotosíntesis y fotoperiodismo (c) fitocromo, fotoperiodismo y clorofila (d) fitocromo, criptrocromo y fototropina (e) fototropina, fotosíntesis y fotoperiodismo
8. La respuesta de una planta a las cantidades relativas de luz diurna y oscuridad es (a) la dominancia apical (b) el espigado (c) el gravitropismo (d) el fotoperiodismo (e) el fototropismo
9. El Pfr, el estado activo del _____, se forma cuando se absorbe luz roja. (a) fotosistema (b) fitocromo (c) luz roja lejana (d) fototropina (e) criptocromo
10. Considere lo siguiente:
    1. luz roja
    2. el gen sensible a la luz se enciende (o apaga)
    3. movimiento del Pfr hacia el núcleo
    4. conversión de Pr en Pfr
    5. formación del complejo PFr-PIF3 que está unido a la región promotora

    ¿En cuál de las siguientes opciones se muestra el orden correcto de la vía de transducción de señales del fitocromo?
    (a) 1, 3, 5, 4, 2 (b) 1, 5, 3, 2, 4 (c) 1, 2, 3, 4, 5 (d) 1, 4, 3, 2, 5 (e) 1, 4, 3, 5, 2
11. ¿Qué fotorreceptor(es) está(n) implicado(s) en el restablecimiento del reloj biológico? (a) sólo el fitocromo (b) sólo el criptocromo (c) sólo la fototropina (d) el criptocromo y la giberelina (e) el fitocromo y el criptocromo
12. ¿Cuál molécula de señalización desencadena la liberación de sustancias volátiles que atraen avispas parásitas a orugas fitófagas? (a) el fitocromo (b) el ácido jasmónico (c) la auxina (d) el salicilato de metilo (e) la giberelina

PENSAMIENTO CRÍTICO

1. Decida si en las siguientes situaciones es de esperar que ocurra floración en una planta de día corto con una longitud mínima crítica de la noche de 14 horas. Explique cada respuesta.
   (a) La planta es expuesta a 15 horas de luz diurna y 9 horas de oscuridad ininterrumpida.
   (b) La planta es expuesta a 9 horas de luz diurna y 15 horas de oscuridad.
   (c) La planta es expuesta a 9 horas de luz diurna y 15 horas de oscuridad, con una exposición de 10 minutos a luz roja a mitad de la noche.
2. Si la planta de día corto analizada en la pregunta 1 se trasplanta al trópico, ¿florecerá? Explique su respuesta.
3. **VÍNCULO CON LA EVOLUCIÓN.** ¿Qué ventajas adaptativa son conferidas a una planta cuyos tallos son positivamente fototrópicos y cuyas raíces son positivamente gravitrópicas?
4. **VÍNCULO CON LA EVOLUCIÓN.** Explique por qué una planta con una mutación en uno de sus genes del fitocromo que afecta el tiempo de floración estaría en desventaja evolutiva.
5. **ANÁLISIS DE DATOS.** Examine la figura (derecha). Cuando la longitud del día es de 10 horas y la longitud de la noche es de 14 horas, ¿qué porcentaje de las plantas florece? Cuando la longitud del día es de 16 horas y la longitud de la noche es de 8 horas, ¿qué porcentaje de las plantas florece? ¿Cuál es la longitud crítica de la noche para esta planta?



6. **CIENCIA, TECNOLOGÍA Y SOCIEDAD.** ¿Cree usted que nuestro conocimiento en expansión del fundamento molecular de las moléculas de señalización vegetales podría mejorar la productividad agrícola en el futuro? Explique su respuesta.

CENGAGENOW™ **Preguntas adicionales están disponibles en CengageNOW en www.cengage.com/login.**

39 Estructura y función animal. Una introducción

Fritz Polking/Dembinsky Photo Associates

Un cuerpo de mayor tamaño no significa células más grandes. Las células del caimán yacaré (*Caiman yacare*) y la mariposa antorcha (*Dryas julia*) en su cabeza son aproximadamente del mismo tamaño. El caimán es más grande porque sus genes especifican que su cuerpo consta de un mayor número de células.

CONCEPTOS CLAVE

39.1 Las células pueden formar tejidos, varios tipos de tejidos forman órganos, y los tejidos y los órganos trabajando de manera conjunta constituyen sistemas de órganos. Los tipos más importantes de tejidos que se encuentran en los animales son epiteliales, conectivos, musculares y nerviosos.

39.2 Los mecanismos homeostáticos son sobre todo sistemas de retroalimentación negativa que mantienen un ambiente interno relativamente estable.

39.3 La termorregulación es el proceso de mantener la homeostasis de la temperatura del cuerpo a pesar de cambios en la temperatura del entorno (o la interna).

Los grupos animales son bastante diversos, con estructuras corporales radicalmente diferentes. Por ejemplo, considere cuán diferentes son el caimán y la mariposa, no sólo en tamaño sino también en forma del cuerpo y estilo de vida (vea la fotografía). A pesar de sus diferencias, los grupos animales comparten muchas características, incluyendo su tamaño relativamente grande.

¿Por qué la mayoría de los animales son más grandes que las bacterias, los protistas y los hongos? La respuesta puede estar relacionada con los *nichos ecológicos*, que son los papeles funcionales de una especie dentro de una comunidad. Al tiempo en que los animales evolucionaron, las bacterias, los protistas y los hongos ya ocupaban la mayoría de los nichos ecológicos disponibles. Para que las nuevas especies tuviesen éxito, fue necesario que desplazaran a otras de un nicho o se adaptaran a uno nuevo. El éxito en un nuevo nicho requirió otro plan corporal y los distintos planes corporales a menudo requirieron y se acomodaron a un mayor tamaño. El aumento de tamaño también proporcionó más oportunidad para capturar comida. Los depredadores suelen ser más grandes que sus presas.

Para crecer más grandes que sus competidores bacterianos y protistas, los animales debían ser multicelulares. Recuerde que el tamaño de una simple célula está limitado por la razón de su área superficial (membrana plasmática) a su volumen (vea el capítulo 4). La membrana plasmática debe

ser lo suficientemente grande con respecto al volumen de la célula para permitir el paso de materiales hacia dentro y hacia fuera de la célula, de modo que sea posible mantener las condiciones necesarias para la vida. En un animal multicelular, cada célula tiene una razón superficie-volumen suficientemente grande para regular con eficacia su ambiente interno. Las células individuales viven y mueren, y son sustituidas mientras el organismo continúa manteniéndose a sí mismo y prosperando. El principal responsable del tamaño de un animal es el número de células, no los tamaños individuales de éstas.

En organismos unicelulares, como bacterias y muchos protistas, la simple célula lleva a cabo todas las actividades necesarias para la vida. Recuerde que los organismos unicelulares son pequeños y planos, y que dependen de la difusión para muchos procesos de la vida, incluyendo el intercambio de gases y la eliminación de desechos metabólicos. Una razón por la cual pueden ser pequeños es que no requieren sistemas de órganos complicados.

Este capítulo se centra en la forma y función básicas del cuerpo animal. La **anatomía** es el estudio de la estructura de un organismo. La **fisiología** es el estudio de cómo funciona el cuerpo. La estructura y la función están estrechamente relacionadas en todos los niveles de organización. Se describen los tipos y las funciones de los tejidos, así como los sistemas de órganos principales de los animales. También se analiza el importante concepto de *homeostasis*, usando como ejemplo la regulación de la temperatura del cuerpo. En los capítulos siguientes se estudiará cómo los sistemas de órganos funcionan juntos para mantener la homeostasis, a medida que el animal lleva a cabo sus muchos procesos de vida.

39.1 TEJIDOS, ÓRGANOS Y SISTEMAS DE ÓRGANOS

OBJETIVOS DE APRENDIZAJE

1. Comparar la estructura y la función de los cuatro tipos principales de tejidos animales: epitelial, conectivo, muscular y nervioso.
2. Comparar los tipos principales de tejido epitelial y describir sus funciones.
3. Comparar los tipos principales de tejido conectivo y describir sus funciones.
4. Contrastar los tres tipos de tejido muscular y describir sus funciones.
5. Relacionar la estructura de la neurona con su función.
6. Describir brevemente los sistemas de órganos de un mamífero y resumir las funciones de cada sistema de órganos.

En un organismo multicelular las células se especializan para realizar tareas específicas. Recuerde del capítulo 1 que las células se organizan para formar *tejidos* y que éstos se asocian para formar órganos, como el corazón o el estómago. Grupos de tejidos y órganos forman los *sistemas de órganos* de un *organismo* complejo. Miles de millones de células pueden estar organizadas para formar los tejidos, órganos y sistemas de órganos de un animal complejo.

Un **tejido** consta de un grupo de células semejantes estrechamente relacionadas que llevan a cabo funciones específicas. Los biólogos clasifican los tejidos animales en epitelial, conectivo, muscular o nervioso. La clasificación de los tejidos depende de su estructura y organización. Cada tipo de tejido está compuesto de células con tamaños, formas y disposiciones características; y cada tipo de tejido está especializado para realizar una función específica o un grupo de funciones específicas. Por ejemplo, algunos tejidos están especializados para transportar materia, mientras que otros se contraen, permitiendo que los animales se muevan. Y otros secretan hormonas que regulan procesos metabólicos. La estructura y la función están estrechamente relacionadas en todos los niveles de organización. A medida que estudie cada tipo de tejido, observe la relación entre su forma y su función.

Los tejidos epiteliales cubren el cuerpo y revisten sus cavidades

El **tejido epitelial** (también denominado **epitelio**) consta de células estrechamente ajustadas entre sí para formar una capa o una lámina continua de células. Una superficie de la lámina suele estar expuesta porque cubre el cuerpo (capa externa de la piel) o reviste una cavidad, como el *lumen* (la cavidad en un órgano hueco) del intestino. La otra superficie de una capa epitelial se adhiere al tejido subyacente por medio de una **membrana basal** no celular que consta de fibras diminutas y material polisacárido inerte producido por las células epiteliales.

El tejido epitelial constituye la capa externa de la piel y los revestimientos de los tractos digestivo, respiratorio, excretor y reproductivo. Como resultado, todo lo que entra o sale del cuerpo debe cruzar por lo menos una capa de epitelio. El alimento ingerido por la boca y tragado no está realmente "dentro" del cuerpo sino hasta que es absorbido a través del epitelio del intestino y entra en la sangre. En gran medida, las permeabilidades de los diversos tejidos epiteliales regulan el intercambio de sustancias entre las diferentes partes del cuerpo, así como entre el animal y el ambiente externo.

Los tejidos epiteliales llevan a cabo muchas funciones, incluyendo protección, absorción, secreción y sensación. La capa epitelial de la piel, la **epidermis**, cubre todo el cuerpo y lo protege de lesiones mecánicas, productos químicos, bacterias y pérdida de fluidos. El tejido epitelial que reviste el tracto digestivo absorbe nutrientes y agua hacia el cuerpo. Algunas células epiteliales forman **glándulas** que secretan productos celulares como hormonas, enzimas o sudor. Otras células epiteliales son receptores sensoriales que captan información del entorno. Por ejemplo, las células epiteliales en las papilas gustativas y en la nariz se especializan como receptores químicos.

La **TABLA 39-1** ilustra los tipos principales de tejido epitelial, indica sus ubicaciones en el cuerpo y describe sus funciones (páginas 824-825). Con base en la forma, es posible distinguir tres tipos de células epiteliales. Las células epiteliales **escamosas** son delgadas y planas con forma de losas. Las células epiteliales **cuboidales** son cilindros cortos que vistas lateralmente parecen formas cúbicas, como dados. En realidad, cada célula cúbica es típicamente hexagonal en sección transversal, por lo que es un poliedro de ocho lados.

Las células epiteliales **columnares** parecen columnas o cilindros cuando se ven desde un lado. El núcleo suele estar localizado cerca de la base de la célula. Cuando se ven desde arriba o en sección transversal, estas células a menudo parecen hexagonales. Sobre su superficie libre, una célula epitelial columnar puede tener cilios que se mueven de manera coordinada, desplazando materia sobre la superficie del tejido. La mayor parte del tracto respiratorio superior está revestido con epitelio columnar ciliado que aleja de los pulmones partículas y otras materias extrañas.

El tejido epitelial también se clasifica por número de capas. El **epitelio simple** está compuesto por una capa de células. Suele ubicarse donde las sustancias son secretadas, excretadas o absorbidas, o donde la materia se difunde entre compartimentos. Por ejemplo, el epitelio escamoso simple reviste las bolsas de aire en los pulmones. La estructura de este tejido delgado permite la difusión de gases hacia dentro y hacia fuera de las bolsas de aire.

El **epitelio estratificado**, que consta de dos o más capas, protege los tejidos subyacentes. Por ejemplo, el epitelio estratificado escamoso, que

constituye la capa externa de la piel, se deshace de manera continua durante el uso y desgaste normal. También debe regenerarse de manera continua. Las células del **epitelio pseudoestratificado** falsamente parecen formar capas. Aunque todas sus células están sobre una membrana basal, no todas se extienden hacia la superficie expuesta del tejido. Este arreglo da la impresión de dos o más capas celulares. Algunas de las vías respiratorias están revestidas con epitelio pseudoestratificado equipado con cilios.

El revestimiento de los vasos sanguíneos y linfáticos se denomina endotelio. Las células endoteliales tienen diferente origen embrionario del epitelio "verdadero". Sin embargo, estas células son semejantes en estructura a las células epiteliales escamosas y pueden ser incluidas en esa categoría.

Las glándulas están compuestas de células epiteliales

Una **glándula** consta de dos o más células epiteliales especializadas en secretar un producto como sudor, leche, moco, cera, saliva, hormonas o enzimas (**FIGURA 39-1**). El tejido epitelial que reviste las cavidades y vías del cuerpo suele tener algunas células especializadas que secretan moco denominadas **células caliciformes**. La mucosidad lubrica estas superficies, ofrece protección y facilita el movimiento de materia.

Las glándulas se clasifican como exocrinas o endocrinas. Las **glándulas exocrinas**, como las células caliciformes y las sudoríparas, secretan sus productos sobre una superficie epitelial libre, típicamente a través de un conducto (tubo). Las **glándulas endocrinas** carecen de ductos y liberan sus productos, denominados **hormonas**, en el **fluido intersticial** (líquido en los tejidos) o en la sangre; las hormonas suelen ser transportadas por el sistema cardiovascular. (Las glándulas endocrinas se analizan en el capítulo 50).

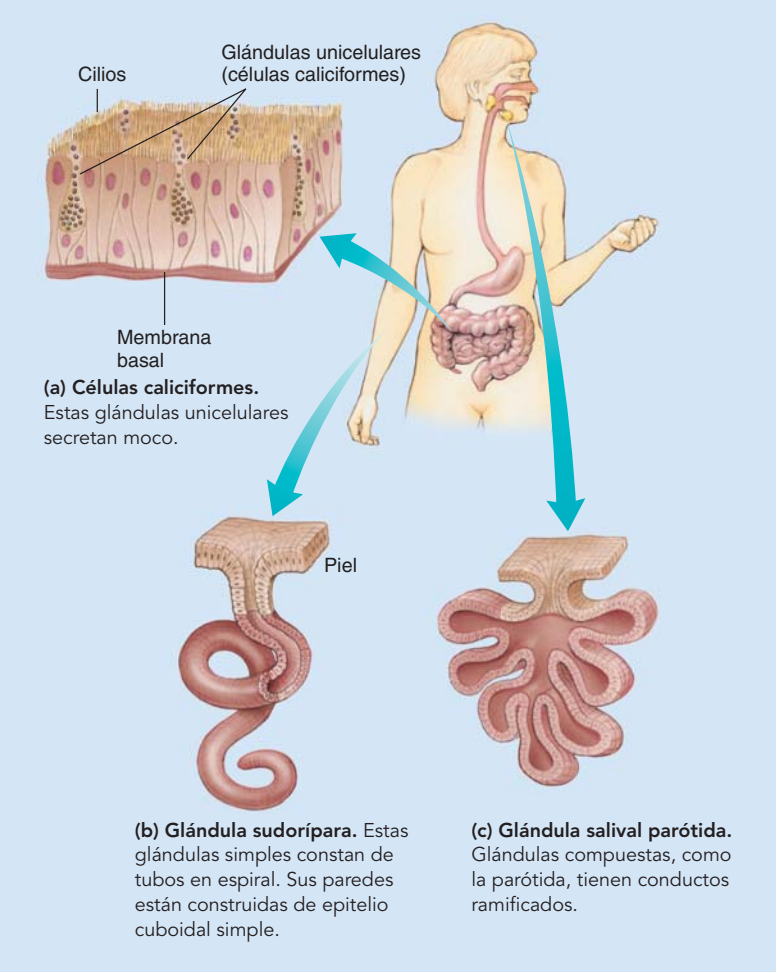


FIGURA 39-1 Glándulas
Una glándula consta de una o más células epiteliales.

Las células epiteliales forman membranas

Una **membrana epitelial** consta de una hoja de tejido epitelial y una capa de tejido conectivo subyacente. Entre los tipos de membranas epiteliales se incluyen las mucosas y las serosas. Una **membrana mucosa**, o mucosa, reviste una cavidad del cuerpo que se abre hacia el exterior del cuerpo, como el tracto digestivo o respiratorio. Las células caliciformes en la capa epitelial secretan moco que lubrica el tejido y lo protege de la desecación.

Una **membrana serosa** reviste una cavidad del cuerpo que no se abre hacia el exterior del cuerpo. Consta de un epitelio escamoso simple sobre una capa delgada de tejido conectivo laxo. Este tipo de membrana secreta fluido hacia la cavidad que reviste. Ejemplos de membranas serosas son las membranas pleurales que revisten las cavidades pleurales alrededor de los pulmones y las membranas pericárdicas que recubren la cavidad pericárdica alrededor del corazón.

Los tejidos conectivos soportan otras estructuras del cuerpo

Casi todos los órganos del cuerpo tienen un armazón de **tejido conectivo** que los soporta y amortigua. En comparación con los tejidos epiteliales, los tejidos conectivos contienen relativamente pocas células que están incrustadas en una **sustancia intercelular** amplia que consta de **fibras** filiformes microscópicas dispersas a lo largo de una **matriz**, un gel delgado de polisacáridos que secretan las células. La naturaleza y función de cada tipo de tejido conectivo están determinadas parcialmente por la estructura y las propiedades de la sustancia intercelular.

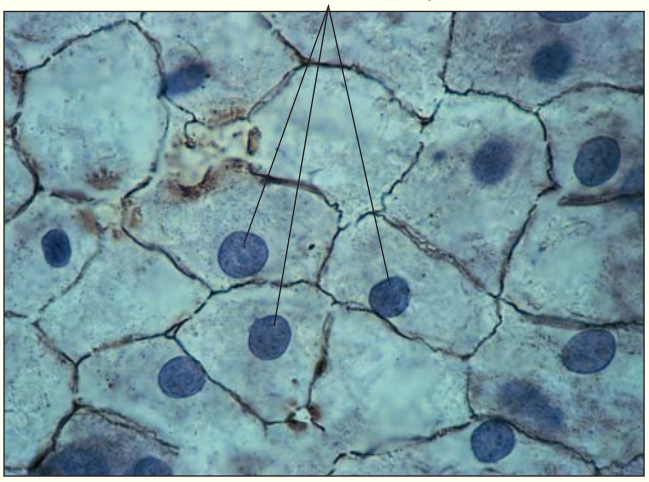
El tejido conectivo suele contener tres tipos de fibras: de colágeno, elásticas y reticulares. Las **fibras de colágeno**, el tipo más numeroso, están hechas de **colágenos**, un grupo de proteínas fibrosas encontradas en animales (vea la figura 3-22b). Los colágenos son las proteínas más abundantes en los mamíferos, representan alrededor de 25% de su masa proteínica total. El colágeno es muy duro (la carne es dura debido a su contenido de colágeno). La resistencia a la tensión (capacidad de estirarse sin romperse) de las fibras de colágeno es comparable a la del acero. Las fibras de colágeno son onduladas y flexibles, lo que les permite permanecer intactas cuando el tejido se estira.

Las **fibras elásticas** se ramifican y unen para formar redes. Pueden estirarse por la aplicación de una fuerza y luego (como una banda elástica estirada) volver a su tamaño y forma originales cuando se retira la fuerza. Las fibras elásticas compuestas por la proteína elastina son un componente importante de las estructuras que deben estirarse.

Las **fibras reticulares** son muy delgadas, ramificadas y forman redes delicadas que unen tejidos conectivos con tejidos vecinos. Las fibras reticulares constan de colágeno y algo de glicoproteína.

Las células de varios tipos de tejidos conectivos difieren en forma y estructura, y en los tipos de fibras y matrices que secretan. Los **fibroblas-**

TABLA 39-1 Tejidos epiteliales



Ed Reschke

Micrografía de epitelio escamoso simple.

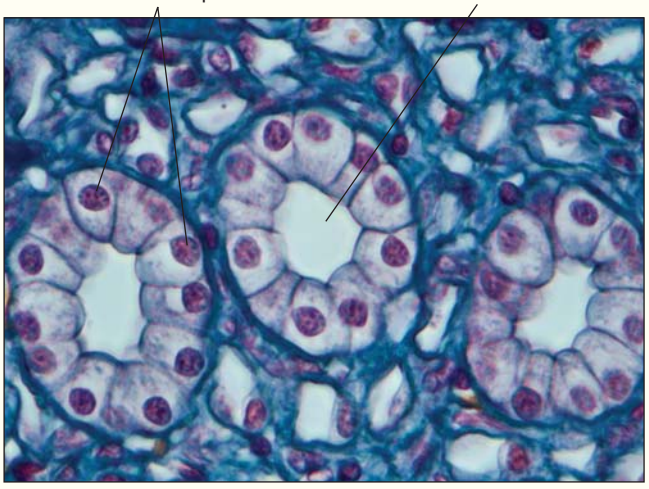
Epitelio escamoso simple

Ubicaciones principales
Bolsas de aire de los pulmones; revestimiento de vasos sanguíneos

Funciones
Pasaje de materiales donde se requiere poca o ninguna protección y donde la difusión es la forma principal de transporte

Descripción y comentarios
Las células son planas y están dispuestas en una capa simple

25 µm



Ed Reschke

Micrografía de epitelio cuboidal simple.

Epitelio cuboidal simple

Ubicaciones principales
Revestimiento de los túbulos renales, conductos de las glándulas

Funciones
Secreción y absorción

Descripción y comentarios
Capa simple de células; la micrografía muestra la sección transversal a través de los túbulos; de lado cada célula se ve como un cilindro corto; algunas cuentan con microvellosidades para absorción

25 µm

Ed Reschke

Micrografía de epitelio columnar simple.

Epitelio columnar simple

Ubicaciones principales
Revestimientos de gran parte del tracto digestivo y la parte superior del tracto respiratorio

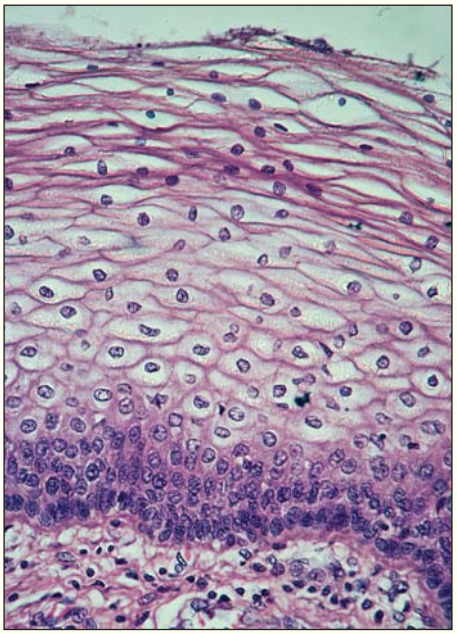
Funciones
Secreción, especialmente de moco, absorción, protección, mueve la capa de moco

Descripción y comentarios
Capa simple de células columnares, algunas veces con vesículas secretoras encerradas (en células caliciformes); complejo de Golgi altamente desarrollado, a menudo ciliado

25 µm

(*continúa*)

TABLA 39-1 Tejidos epiteliales (continuación)



Ed Reschke

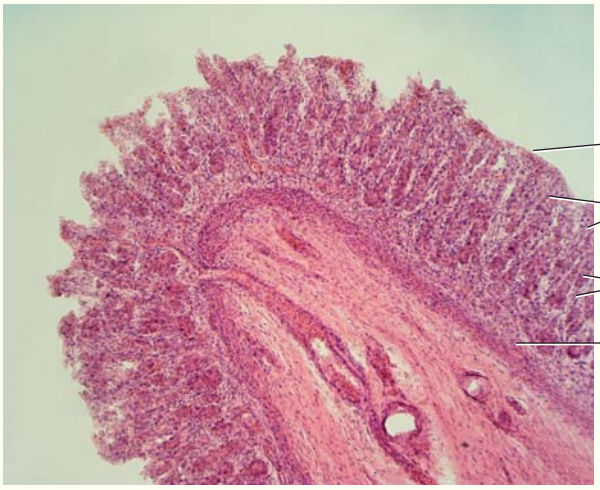
Micrografía de epitelio escamoso estratificado.

Epitelio escamoso estratificado

Ubicaciones principales
Piel, revestimiento bucal, revestimiento vaginal

Funciones
Sólo protección, poca o ninguna absorción o tránsito de materiales, la capa exterior se desprende continuamente y se sustituye desde abajo

Descripción y comentarios
Varias capas de células, con sólo las inferiores columnares y metabólicamente activas; la división de las células inferiores ocasiona que las más antiguas sean empujadas hacia arriba en dirección a la superficie, volviéndose más planas a medida que se mueven



© Jubal Harshaw/Shutterstock

Micrografía de epitelio columnar pseudoestratificado, ciliado.

25 µm

Micrografía de epitelio columnar pseudoestratificado, ciliado.

Epitelio pseudoestratificado

Ubicaciones principales
Algunas vías respiratorias, conductos de muchas glándulas

Funciones
Secreción, protección, mueve la capa de moco

Descripción y comentarios
Ciliado, secreta moco, o con microvellosidades; comparable en muchas formas con el epitelio columnar, excepto que no todas las células son de la misma altura; así, aunque todas las células están en contacto con la misma membrana basal, el tejido parece estratificado

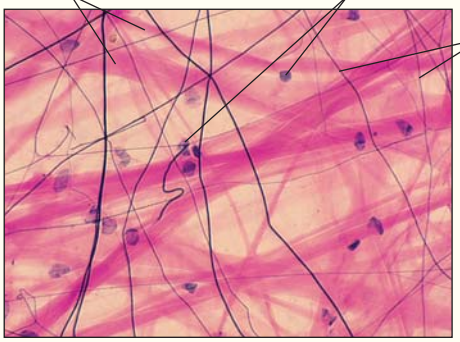
tos son células de tejido conectivo que producen las fibras, así como las proteínas e hidratos de carbono complejos de la matriz.

Los fibroblastos liberan componentes proteínicos que asumen una disposición para formar las fibras características. Estas células son especialmente activas en el desarrollo de tejidos y son importantes para sanar heridas. A medida que los tejidos maduran, el número de fibroblastos disminuye y se vuelven menos activos. Los **macrófagos**, las células carroñeras del cuerpo, suelen circular a través de los tejidos conectivos limpiando restos celulares y engullendo sustancias extrañas, incluidas bacterias.

Algunos de los tejidos conectivos principales son (1) tejidos conectivos laxo y denso, (2) tejido conectivo elástico, (3) tejido conectivo reticular, (4) tejido adiposo, (5) cartílago, (6) hueso y (7) sangre, linfa y tejidos que producen células sanguíneas. Estos tejidos varían bastante en sus detalles estructurales y en las funciones que realizan (**TABLA 39-2**).

El tejido conectivo más ampliamente distribuido en el cuerpo vertebrado es el **tejido conectivo laxo**. Junto con el tejido adiposo forma la capa subcutánea (por debajo de la piel) que fija la piel a los músculos y otras estructuras subyacentes. Los nervios, vasos sanguíneos y múscu-

TABLA 39-2 Tejidos conectivos



Ed Reschke

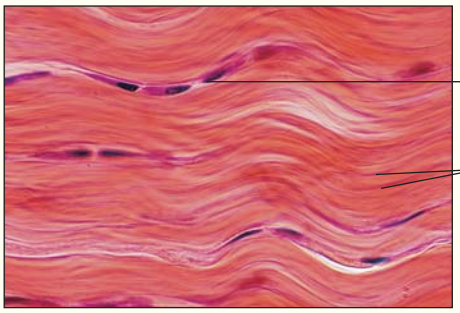
Micrografía de tejido conectivo laxo.

Tejido conectivo laxo

Ubicaciones principales
En todas partes donde es necesario combinar sostén con elasticidad, como el tejido subcutáneo (la capa de tejido debajo de la dermis de la piel)

Funciones
Sostén, depósito de fluidos y sales

Descripción y comentarios
Fibras producidas por fibroblastos celulares incrustadas en una matriz semifluida y mezcladas con varias otras células



Ed Reschke

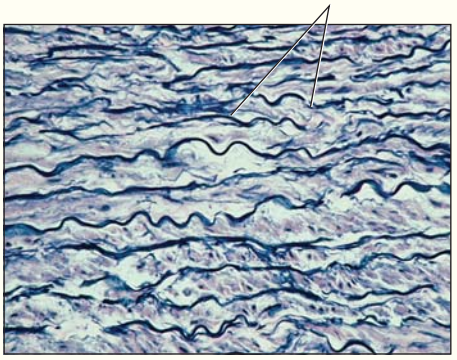
Micrografía de tejido conectivo denso.

Tejido conectivo denso

Ubicaciones principales
Tendones, muchos ligamentos, dermis de la piel

Funciones
Sostén, transmite fuerzas mecánicas

Descripción y comentarios
Las fibras de colágeno pueden estar dispuestas de manera regular o irregular



Ed Reschke

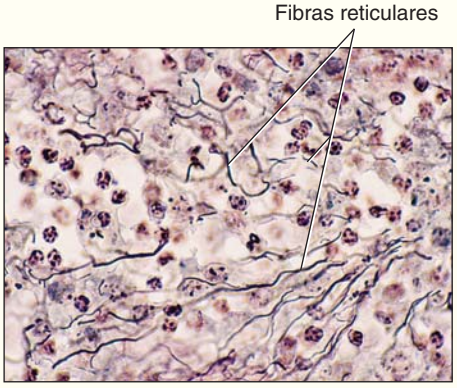
Micrografía de tejido conectivo elástico.

Tejido conectivo elástico

Ubicaciones principales
Estructuras que deben expandirse y volver a su tamaño original, como tejido pulmonar y arterias grandes

Función
Confiere elasticidad

Descripción y comentarios
Fibras elásticas ramificadas intercaladas con fibroblastos



Ed Reschke

Micrografía de tejido conectivo reticular.

Tejido conectivo reticular

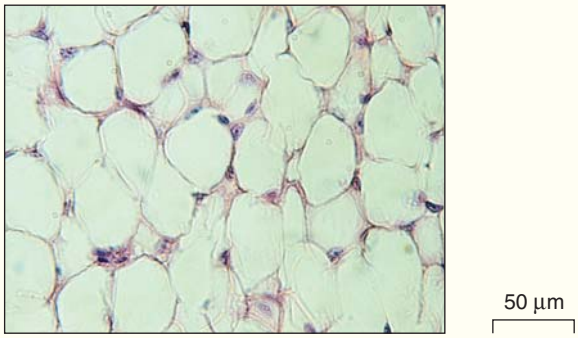
Ubicaciones principales
Armazón del hígado, ganglios linfáticos, bazo

Función
Sostén

Descripción y comentarios
Consta de fibras reticulares entrelazadas

(*continúa*)

TABLA 39-2 Tejidos conectivos (continuación)



Cengage

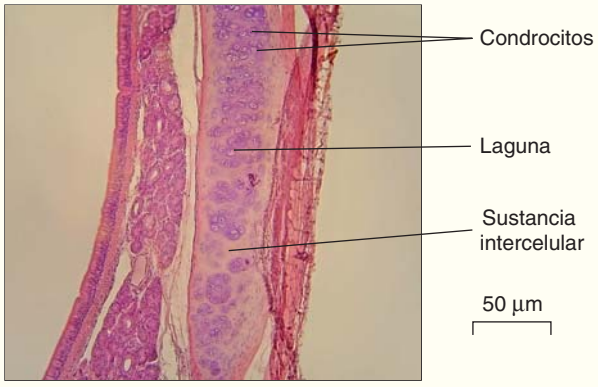
Micrografía de tejido adiposo.

Tejido adiposo

Ubicaciones principales
Capa subcutánea, almohadillas alrededor de ciertos órganos internos

Funciones
Almacenamiento de alimentos, aislamiento, sostén de órganos como las glándulas mamarias, los riñones

Descripción y comentarios
Las células de grasa tienen forma de estrella al principio, se acumulan gotitas de grasa hasta que se producen las células típicas en forma de anillo



© Jubal Harshaw/Shutterstock

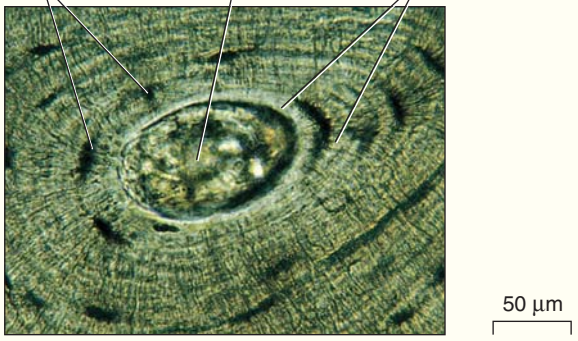
Micrografía de cartílago.

Cartílago

Ubicaciones principales
Esqueletos de soporte de tiburones y rayas, extremos de los huesos de los mamíferos y otros vertebrados, anillos de sostén en las paredes de algunos tubos respiratorios; punta de la nariz, oído externo

Funciones
Sostén flexible

Descripción y comentarios
Células (condrocitos) separadas entre sí por sustancia intercelular; las células ocupan lagunas



Cengage

Micrografía de hueso.

Hueso

Ubicaciones principales

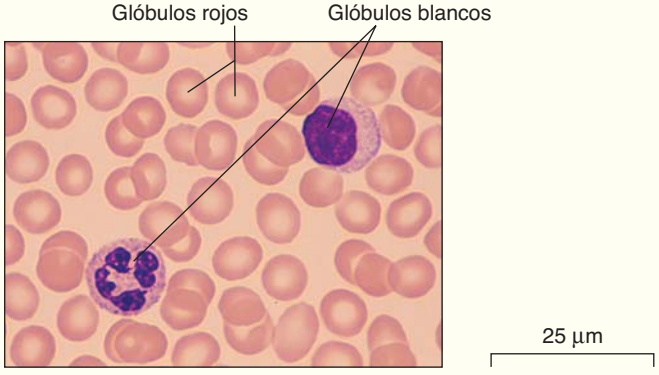
Forma la estructura esquelética en la mayoría de los vertebrados

Funciones

Soporta y protege órganos internos, depósito de calcio, músculos esqueléticos unidos a huesos

Descripción y comentarios

Osteocitos en lagunas, en el hueso compacto, lagunas incrustadas en laminillas, círculos concéntricos de la matriz que rodea los canales haversianos



Ed Reschke

Micrografía de sangre.

Sangre

Ubicaciones principales
Dentro del corazón y vasos sanguíneos del sistema circulatorio

Funciones
Transporta oxígeno, nutrientes, desperdicios y otros materiales

Descripción y comentarios
Consta de células dispersas en sustancia intercelular fluida (plasma)

los están envueltos en tejido conectivo laxo. Este tejido también forma un relleno delgado entre las partes del cuerpo y sirve como depósito de fluidos y sales. El tejido conectivo laxo consta de fibras que van en todas las direcciones a través de una matriz semifluida. Su flexibilidad permite que las partes se conecten para moverse.

El **tejido conectivo denso**, que se encuentra en la dermis (capa inferior) de la piel, es muy fuerte, pero algo menos flexible que el tejido conectivo laxo. Predominan las fibras de colágeno. Los **tendones**, las cuerdas que unen los músculos con los huesos, y los **ligamentos**, los cables que unen los huesos entre sí, constan de tejido conectivo denso en el que los haces de colágeno están dispuestos en un patrón definido.

El **tejido conectivo elástico** consta principalmente de haces de fibras elásticas paralelas. Este tejido se encuentra en estructuras que deben expandirse y luego volver a su tamaño original, como el tejido pulmonar y las paredes de arterias grandes.

El **tejido conectivo reticular** está compuesto principalmente de fibras reticulares entrelazadas. Forma un armazón interno que sostiene muchos órganos, incluyendo el hígado, el bazo y los ganglios linfáticos.

Las células de **tejido adiposo** almacenan grasa y la liberan cuando se requiere combustible para la respiración celular. El tejido adiposo se encuentra en la capa subcutánea y en la piel que amortigua órganos internos.

El esqueleto de soporte de un vertebrado está hecho de cartílago, o de cartílago y hueso. El **cartílago** es el esqueleto de soporte en las etapas embrionarias de todos los vertebrados. En la mayoría de los vertebrados, el hueso sustituye al cartílago durante el desarrollo. No obstante, el cartílago permanece en algunas estructuras de soporte. Por ejemplo, en humanos, el cartílago se encuentra en el oído externo, los anillos de sostén en las paredes de las vías respiratorias, la punta de la nariz, los extremos de algunos huesos y en los discos que sirven como cojines entre las vértebras.

El cartílago es firme pero elástico. Sus células, denominadas **condrocitos**, secretan una matriz dura y gomosa que los rodea. También secretan fibras de colágeno que se incrustan en la matriz y la fortalecen. Los condrocitos terminan por ponerse, de manera individual o en grupos de tres o cuatro, en pequeñas cavidades en la matriz, denominadas **lagunas**. Estas células permanecen vivas y son alimentadas por nutrientes y oxígeno que se difunden a través de la matriz. El tejido cartilaginoso carece de nervios, vasos linfáticos y vasos sanguíneos.

El **hueso**, el tejido más importante del esqueleto vertebrado, es como el cartílago en cuanto a que consta principalmente de material de matriz. Las células óseas, denominadas **osteocitos**, están contenidas en la laguna. Los osteocitos secretan y mantienen la matriz (**FIGURA 39-2**). No obstante, a diferencia del cartílago, el hueso es un tejido altamente vascular, con un suministro importante de sangre. Los osteocitos se comunican entre sí y con capilaridades por medio de canales delgados (*canalículos*) que contienen largas extensiones citoplasmáticas de los osteocitos.

Un hueso típico tiene una capa externa de *hueso compacto* que rodea un relleno de *hueso esponjoso*. El hueso compacto consta de unidades con forma de huso llamadas **osteonas**. Dentro de cada osteona, los osteocitos están dispuestos en capas concéntricas de matriz denominadas *laminillas*. A su vez, las laminillas rodean canales microscópicos centrales conocidos como **canales haversianos**, por los que pasan capilaridades y nervios.

Los huesos son extraordinariamente ligeros y fuertes. Sales de calcio del hueso hacen que la matriz sea muy dura y el colágeno evita que la matriz ósea sea demasiado frágil. La mayoría de los huesos tienen una gran **cavidad medular** central que contiene un tejido esponjoso denominado *médula*. La médula amarilla consta principalmente de grasa. La médula roja es el tejido conectivo donde se producen las células de la sangre. El hueso se estudia con mayor detalle en el capítulo 40.

La **sangre** y la **linfa** son tejidos circulantes que ayudan a otras partes del cuerpo a comunicarse e interactuar. Lo mismo que otros tejidos conectivos, constan de células especializadas dispersas en una sustancia intercelular. En los mamíferos, la sangre está constituida de **glóbulos rojos**, **glóbulos blancos** y **plaquetas**, todos suspendidos en **plasma,** la parte líquida no celular de la sangre. En humanos y otros vertebrados, los glóbulos rojos contienen el pigmento respiratorio que transporta oxígeno. Los glóbulos blancos defienden al cuerpo en contra de microorganismos causantes de enfermedades (vea el capítulo 45). Las plaquetas, pequeños fragmentos desprendidos de células grandes en la médula ósea, desempeñan un papel crucial en la coagulación sanguínea. El plasma consta de agua, proteínas, sales y una variedad de mensajeros químicos solubles, como las hormonas, que transporta de una parte del cuerpo a otra. La sangre se estudiará en el capítulo 44.

El tejido muscular está especializado para contraerse

La mayoría de los animales se mueven al contraer las largas células cilíndricas en forma de huso de **tejido muscular**. Las células musculares se denominan fibras musculares debido a su longitud. Cada **fibra muscular** contiene muchas unidades contráctiles paralelas longitudinales delgadas denominadas **miofibrillas**. Dos proteínas, la **miosina** y la **actina**, son los componentes principales de las miofibrillas. La miosina y la actina desempeñan un papel importante en la contracción de las fibras musculares.

Muchos invertebrados tienen esqueleto y músculos lisos. Los vertebrados tienen tres tipos de tejido muscular: esquelético, cardiaco y liso (**TABLA 39-3** en la página 830). El **músculo esquelético** constituye las grandes masas musculares unidas a los huesos del cuerpo. Las fibras musculares esqueléticas son muy largas y cada fibra tiene muchos núcleos. Los núcleos de las fibras musculares esqueléticas también son excepcionales en su posición. Se colocan justo bajo la membrana plasmática, lo cual libera toda la parte central de la fibra muscular esquelética para las miofibrillas. Esta adaptación parece aumentar la eficacia de contracción. Cuando los músculos esqueléticos se contraen, mueven partes del cuerpo. Aunque las fibras musculares esqueléticas suelen estar bajo control voluntario, normalmente las personas no contraen de manera voluntaria las fibras musculares cardiaca y lisa.

El microscopio óptico muestra que tanto las fibras esqueléticas como las cardiacas tienen bandas transversales alternadas claras y oscuras, o **estrías**, que cambian sus tamaños relativos durante contracciones. Las fibras musculares estriadas se contraen rápidamente, pero no pueden permanecer en ese estado durante mucho tiempo. Deben relajarse y descansar un momento antes de volver a contraerse. (Las contracciones musculares se estudian en el capítulo 40).

El **músculo cardiaco** es el tejido principal del corazón. Cuando el músculo cardiaco se contrae, el corazón bombea la sangre. Las fibras del músculo cardiaco se unen extremo con extremo, se ramifican y vuelven a unirse para formar redes complejas. En el interior de cada fibra hay uno o dos núcleos. Un rasgo característico del tejido muscular cardiaco es la presencia de *discos intercalados*, uniones especializadas donde se unen las fibras.

El **músculo liso** está presente en las paredes del tracto digestivo, el útero, vasos sanguíneos y muchos órganos internos. La contracción del músculo liso es necesaria para que estos órganos lleven a cabo ciertas funciones. Por ejemplo, la contracción del músculo liso en la pared del tracto digestivo mueve el alimento a través de dicho tracto. Cuando el músculo liso en las paredes de las arteriolas (arterias pequeñas) se con-

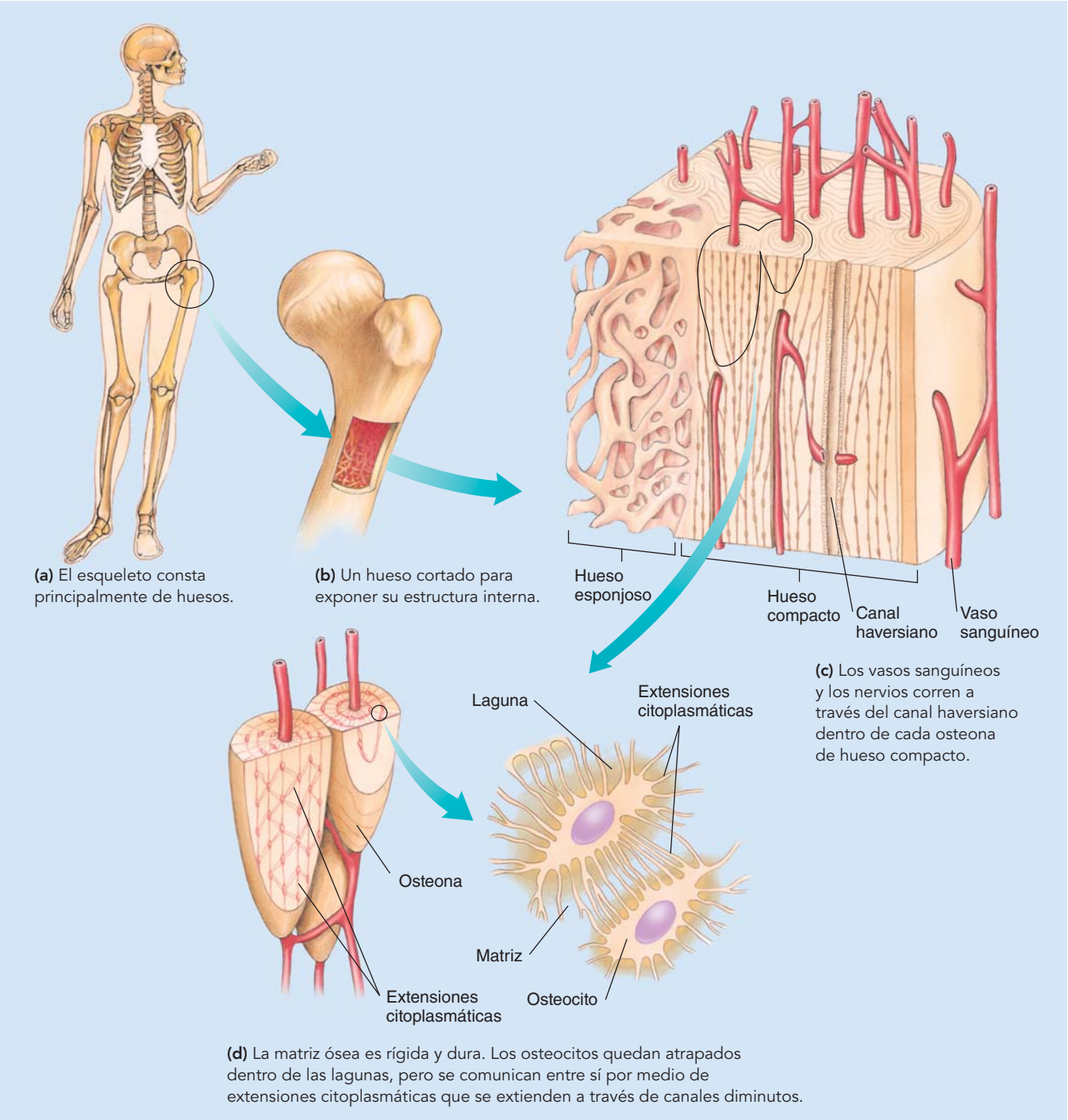


FIGURA 39-2 ***Animada*** Hueso

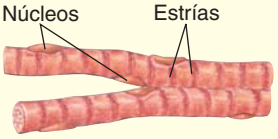
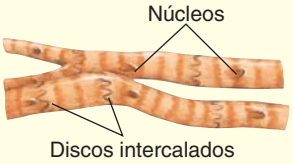
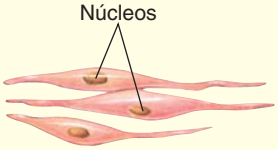
trae, los vasos sanguíneos se contraen, elevando la presión arterial. Cada músculo liso en forma de huso contiene un solo núcleo central.

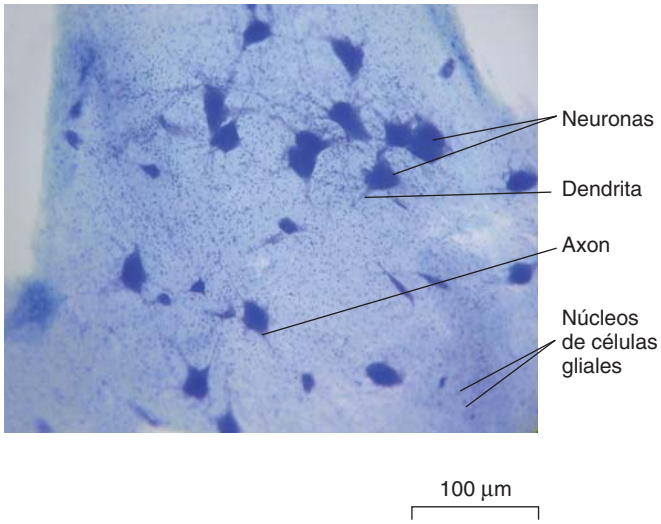
El tejido nervioso controla los músculos y las glándulas

El **tejido nervioso** consta de neuronas y células gliales. Las **neuronas** están especializadas para recibir y transmitir señales. Las **células gliales** sostienen y nutren a las neuronas, destruyen agentes patógenos y modulan la transmisión de impulsos (**FIGURA 39-3**).

Una neurona típica tiene un **cuerpo celular** que contiene al núcleo y dos tipos de extensiones citoplasmáticas (las cuales se analizan en el capítulo 41). Las **dendritas** son extensiones citoplasmáticas especializadas para recibir señales y transmitirlas al cuerpo celular. El simple **axón** transmite señales, denominadas *impulsos nerviosos*, lejos del cuerpo celular. Las longitudes de los axones varían desde 1 o 2 mm

TABLA 39-3 Tejidos musculares

	Esquelético	Cardiaco	Liso
Ubicación	Unido al esqueleto	Paredes del corazón	Paredes del estómago, intestinos, etcétera
Tipo de control	Voluntario	Involuntario	Involuntario
Forma de las fibras	Elongadas, cilíndricas, extremos romos	Elongadas, cilíndricas, fibras que se ramifican y unen	Elongadas, fusiformes con extremos en punta
Estrías	Presentes	Presentes	Ausentes
Número de núcleos por fibra	Muchos	Uno o dos	Uno
Posición de los núcleos	Periféricos	Central	Central
Velocidad de contracción	La más rápida	Intermedia (varía)	La más baja
Resistencia a la fatiga (con contracción repetitiva)	La mínima	Intermedia	La más alta
	 Fibras musculares esqueléticas	 Fibras musculares cardiacas	 Fibras musculares lisas



© Jubal Harshaw/Shutterstock

FIGURA 39-3 Preparación teñida de células nerviosas

Las neuronas transmiten información en forma de señales electroquímicas. Las células gliales sostienen, protegen y nutren a las neuronas. También se comunican y ayudan a regular la función neuronal.

hasta más de un metro. Por ejemplo, los que van desde la médula espinal hasta el brazo o la pierna de un humano pueden medir un metro o más de longitud.

Ciertas neuronas reciben señales desde el ambiente externo o interno y las transmiten a la médula espinal y al cerebro. Otras neuronas relevan, procesan o guardan información. Otras más transmiten señales desde el cerebro y la médula espinal a los músculos y las glándulas. Las neuronas se comunican en uniones denominadas **sinapsis**. Un **nervio** consta de una multitud de neuronas agrupadas entre sí por medio de tejido conectivo.

Este capítulo se ha centrado en tejidos normales. Para un análisis de algunos tejidos anormales, vea *Preguntas acerca de: Tejidos no deseados. Tipos de cáncer*

Los tejidos y los órganos forman los sistemas de órganos del cuerpo

Los tejidos se asocian para formar **órganos**. Aunque un órgano animal puede estar compuesto principalmente por un tipo de tejido, se requiere de otros tipos para sostener, proteger, proporcionar suministro de sangre y transmitir información. Por ejemplo, el corazón es en esencia tejido muscular cardiaco, pero sus cámaras están revestidas con endotelio y sus paredes contienen vasos sanguíneos hechos de endotelio, músculo liso y tejido conectivo. El corazón también tiene nervios que transmiten información y ayudan a regular el ritmo y la intensidad de sus contracciones.

Un grupo organizado de tejidos y órganos que llevan a cabo un conjunto especializado de funciones forman un **sistema de órganos**. Al trabajar juntos en una manera bastante coordinada, los sistemas de órganos efectúan las funciones requeridas por el **organismo**. Es posible identificar 11 sistemas de órganos principales que trabajan juntos para realizar los procesos fisiológicos de un mamífero: **integumentario**, **óseo**, **muscular**, **digestivo**, **cardiovascular**, **inmunológico** (**linfático**), **respiratorio**, **urinario**, **nervioso**, **endocrino** y **reproductivo**. La **FIGURA 39-4** resume los principales órganos y funciones de cada órgano o sistema.

Repaso

- ¿Cuáles son las diferencias principales en estructura y función entre el tejido epitelial y el tejido conectivo?
- ¿Qué tipo de tejido rellena las bolsas de aire de los pulmones? ¿Cómo está adaptada su estructura a su función?
- ¿Cuáles son algunas diferencias entre los tres tipos de tejido muscular? ¿Cómo está adaptada la estructura de cada tipo para su función?
- ¿Cuáles son las funciones principales de cada uno de los siguientes tres sistemas de órganos? (1) Respiratorio, (2) Urinario y (3) Endocrino. (Consulte la figura 39-4 para ayuda).

TEJIDOS NO DESEADOS. TIPOS DE CÁNCER

Un **neoplasma** ("nuevo crecimiento") es una masa de células anormal. Un **tumor** es un neoplasma que ha formado una protuberancia. Un neoplasma puede ser benigno o maligno (cancerígeno). Un neoplasma benigno ("amable") tiende a crecer lentamente y sus células permanecen juntas. Debido a que los tumores benignos forman masas con diferentes fronteras, suele ser posible eliminarlos quirúrgicamente. Un **neoplasma maligno** (malvado) o **cáncer**, suele crecer mucho más rápido e invasivamente que un tumor benigno.

En el capítulo 17 usted aprendió que el cáncer resulta de la expresión anormal de genes críticos para la división celular (vea la figura 17-20). La mayoría de las células cancerosas se dividen de manera incontrolada. A diferencia de las células normales, que respetan las fronteras mutuas y forman tejidos de manera ordenada y organizada, las células cancerosas crecen de manera atropellada y se infiltran en tejidos normales. Aparentemente dejan de recibir o responder de manera idónea a señales de las células vecinas; falta comunicación (vea la figura).

Cuando una célula cancerosa se multiplica, todas las células derivadas de ella también son anormales. A diferencia de las células de neoplasmas benignos, las células cancerosas no retienen características estructurales normales. Los tipos de cáncer que se desarrollan a partir de tejidos conectivo o muscular se denominan **sarcomas**. La mayoría de los tipos de cáncer humano se originan en tejido epitelial y se denominan **carcinomas**. Este grupo incluye cáncer de mama, próstata, colon, pulmón y la mayoría de los tipos de cáncer de ovarios.

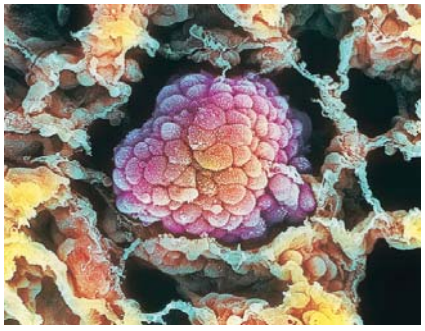
El fallecimiento por cáncer resulta de los efectos de la **metástasis**, migración de las células cancerosas a través de la sangre o canales linfáticos a otras partes del cuerpo. Una vez ahí, las células cancerosas se multiplican, formando nuevos neoplasmas malignos que interfieren con las funciones normales de los tejidos que han sido invadidos. El cáncer a menudo se distribuye tan rápida y extensivamente que los cirujanos no pueden localizar o extirpar todas las masas malignas.

Los tumores sólidos, que explican más de 85% de las muertes por cáncer, requieren de vasos sanguíneos para asegurar la entrega de alimento y oxígeno. Algunos neoplasmas crecen hasta varios milímetros de diámetro y luego entran en una etapa latente, que puede durar meses e incluso años. Finalmente, las células cancerosas liberan una sustancia química que estimula a los vasos sanguíneos próximos para desarrollar nuevos capilares. Estos vasos sanguíneos crecen hacia la masa de células anormales. Alimentado por su nuevo suministro de sangre, el neoplasma empieza a crecer con rapidez. Los vasos sanguíneos recién creados tienen paredes perforadas que proporcionan una ruta para la metástasis. Las células malignas entran en la sangre a través de estas paredes y son transportadas a nuevos sitios.

En todo el mundo, el cáncer ocasiona más de siete millones de muertes anuales. En Estados Unidos, el cáncer es la segunda causa más importante de fallecimientos. Una de cada tres personas en Estados Unidos desarrolla cáncer en algún momento de su existencia. En la actualidad, la clave para la supervivencia es un diagnóstico y tratamiento temprano con alguna combinación de cirugía, tratamiento hormonal, radioterapia, quimioterapia, inhibidores que suprimen el desarrollo de nuevos vasos sanguíneos, inmunoterapia y terapias dirigidas. Muchos nuevos tratamientos están en investigación, incluyendo agentes que inhiben el desarrollo de nuevos vasos sanguíneos. La inmunoterapia para el cáncer se analizará en el capítulo 45. El cáncer es una gran familia de enfermedades estrechamente relacionadas (hay cientos de variedades distintas) y el tratamiento debe adecuarse al tipo particular de cáncer.

Los alelos de algunos genes parecen afectar el nivel de tolerancia de un individuo a los *carcinógenos*. Se cree que la mayoría de los tipos de cáncer son desencadenados por **carcinógenos**, agentes productores de cáncer, en el ambiente y por la dieta y el estilo de vida. El riesgo de desarrollar cáncer puede reducirse al seguir las siguientes recomendaciones:

1. No fumar o usar tabaco. Fumar es responsable de más de 80% de los casos de cáncer de pulmón y aumenta el riesgo de muchos otros tipos de cáncer.
2. Evitar la exposición prolongada al Sol. Cuando una persona se expone a la luz del Sol, debe usar protector o bloqueador solar. La exposición al Sol es responsable de casi todos los 400, 000 casos de cáncer de piel reportados cada año sólo en Estados Unidos.
3. Seguir una dieta saludable que incluya frutas, vegetales y granos frescos sin procesar. Limitar la ingesta de carne roja. Evitar alimentos ahumados, curados en sal y curados en nitritos. Limitar la ingesta de bebidas alcohólicas. Reducir el consumo de alimentos y bebidas que contribuyen al aumento de peso. La obesidad aumenta el riesgo de cáncer.
4. Ejercicio. La inactividad física se ha relacionado con un aumento en el riesgo de cáncer de colon, mama y de otros tipos.
5. Evitar la exposición innecesaria a los rayos X.
6. El autoexamen y la autodetección puede llevar a diagnósticos tempranos. Las mujeres deben examinar sus senos cada mes, hacerse mamogramas regulares y realizar pruebas de Papanicolaou (Pap) y de virus del papiloma humano (VPH) anuales. Ciertas cepas de VPH pueden causar cáncer de cuello uterino; en la actualidad ya hay vacunas disponibles.
7. Autoexamen-autodetección. Los hombres deben examinar regularmente sus testículos y someterse a exámenes anuales de próstata después de los 50. También deben hacerse la prueba en sangre ProStat de antígeno específico prostático (PSA por sus siglas en inglés). Estas pruebas rutinarias detectan el cáncer en una etapa temprana y más tratable.
8. Autoexamen-autodetección. A partir de los 50 años de edad, tanto hombres como mujeres deben someterse a análisis para detectar cáncer colorrectal. La detección y extirpación de pólipos (crecimientos benignos que pueden convertirse en malignos) pueden prevenir el cáncer.
9. Pruebas genéticas. Si usted tiene antecedentes familiares de ciertos tipos de cáncer, puede estar en mayor riesgo genético de padecerlo. Pruebas genéticas están disponibles ahora para determinar si usted tiene mutaciones en los genes BRCA1 o BRCA2, que aumentan el riesgo de adquirir cáncer de mama, ovario y páncreas. Las mutaciones en varios otros genes indican un mayor riesgo de cáncer de colon, útero, estómago y del tracto urinario. Si usted está en mayor riesgo de enfermarse de cáncer, un especialista en genética puede informarle acerca de las medidas que puede tomar para reducir ese riesgo.



Moredum Animal Health LTD/Photo Researchers, Inc.

Cuando las células de cáncer se multiplican, invaden tejidos normales e interfieren con sus funciones. Esta micrografía muestra una masa de células malignas (*rosa*) en la bolsa de aire en el centro. Las células de cáncer que se han separado del tumor principal pueden verse en otras bolsas de aire. Las microvellosidades sobre la superficie de las células de cáncer les dan una apariencia borrosa.

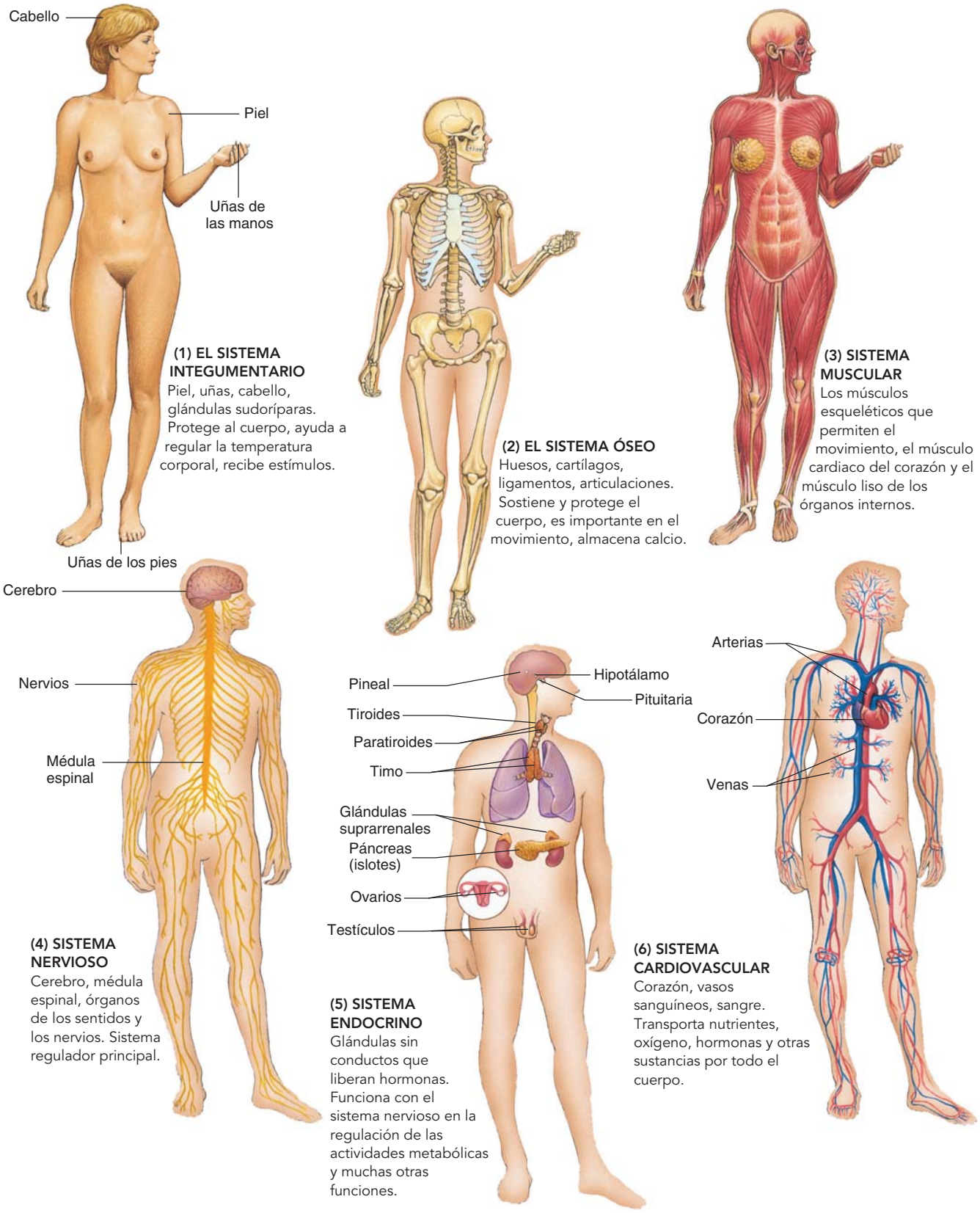
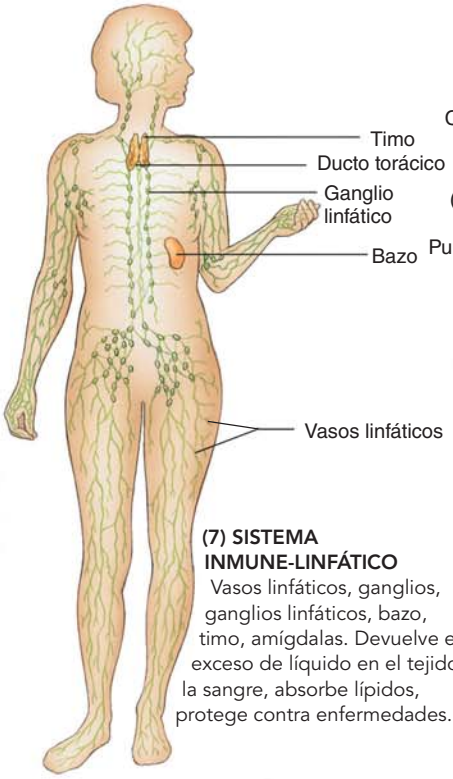
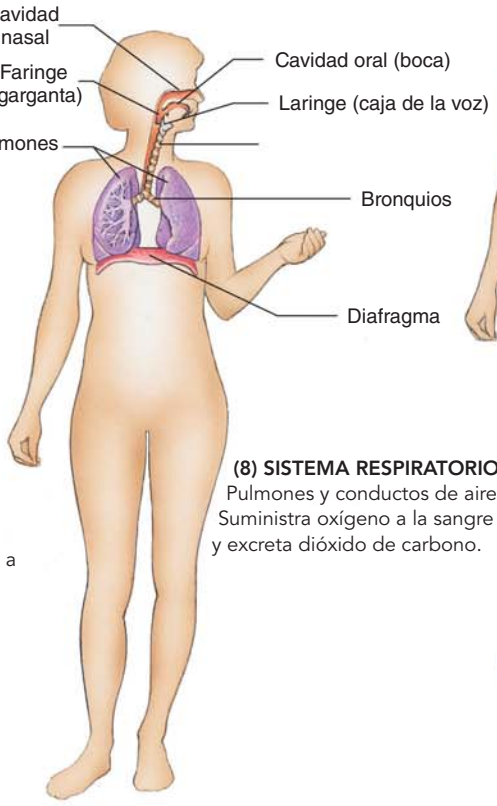


FIGURA 39-4 ***Animada*** **Los principales sistemas de órganos del cuerpo humano**

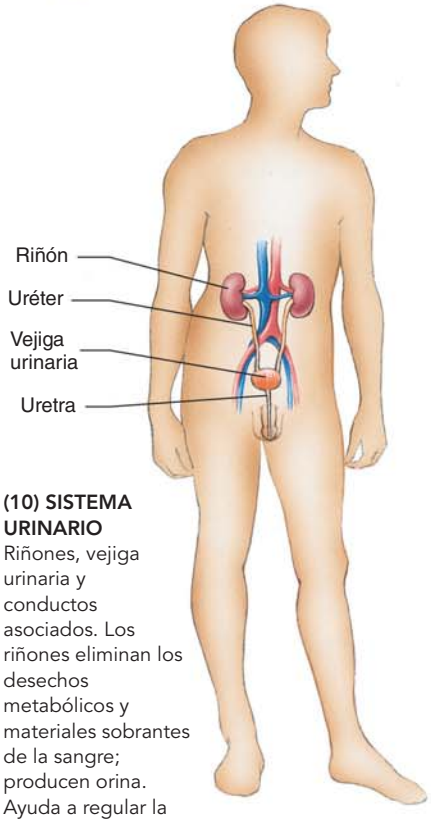


(7) SISTEMA INMUNE-LINFÁTICO
Vasos linfáticos, ganglios, ganglios linfáticos, bazo, timo, amígdalas. Devuelve el exceso de líquido en el tejido a la sangre, absorbe lípidos, protege contra enfermedades.

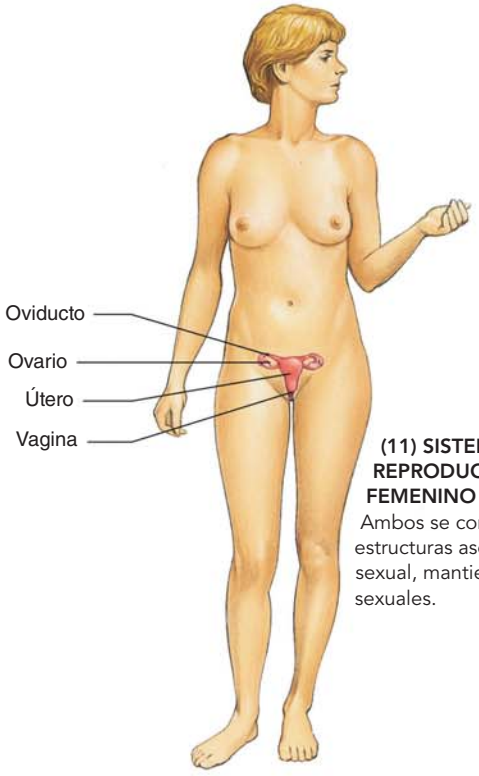


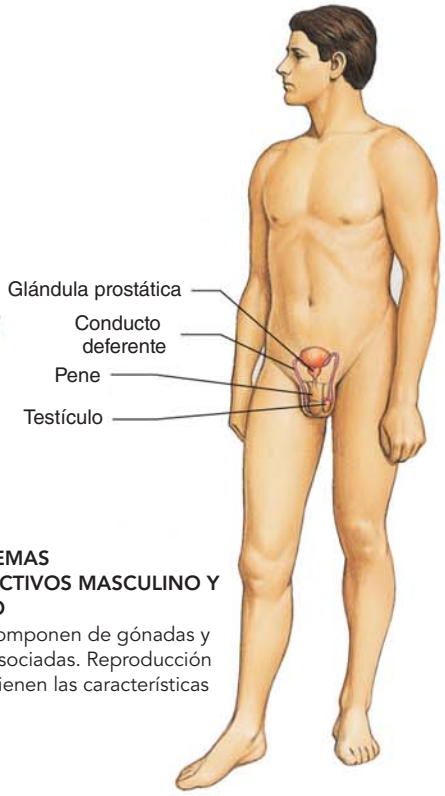
(8) SISTEMA RESPIRATORIO
Pulmones y conductos de aire. Suministra oxígeno a la sangre y excreta dióxido de carbono.

(9) SISTEMA DIGESTIVO
Tracto digestivo y glándulas que secretan jugos digestivos. Procesa los alimentos, elimina los desechos.



(10) SISTEMA URINARIO
Riñones, vejiga urinaria y conductos asociados. Los riñones eliminan los desechos metabólicos y materiales sobrantes de la sangre; producen orina. Ayuda a regular la química sanguínea.





(11) SISTEMAS REPRODUCTIVOS MASCULINO Y FEMENINO
Ambos se componen de gónadas y estructuras asociadas. Reproducción sexual, mantienen las características sexuales.

39.2 REGULACIÓN DEL AMBIENTE INTERNO

OBJETIVO DE APRENDIZAJE

7 Definir *homeostasis* y contrastar sistemas con retroalimentación negativa y positiva.

Para sobrevivir y funcionar, los animales deben regular la composición de los fluidos que bañan a sus células. Deben mantener el pH y la temperatura interna dentro de límites relativamente estrechos. El cuerpo también debe mantener todo el tiempo la concentración idónea de nutrientes, oxígeno y otros gases, iones y compuestos necesarios para el metabolismo.

Células, tejidos, órganos y sistemas de órganos trabajan juntos para mantener las condiciones apropiadas en el cuerpo. El ambiente interno balanceado se denomina **homeostasis**. La homeostasis es un concepto fundamental en fisiología. Acuñada por vez primera por el fisiólogo estadunidense Walter Cannon, la palabra *homeostasis* se deriva del griego *homoios*, que significa "igual", y *stasis*, "permanente". Aunque el ambiente interno en realidad nunca permanece igual, se trata de un equilibrio dinámico en el que las condiciones se mantienen dentro de límites estrechos, que se denominan **estado de equilibrio**. Los procesos de control que mantienen estas condiciones son **mecanismos homeostáticos**.

Los **factores de estrés** (estresante), cambios en el ambiente interno o externo que afectan las condiciones normales dentro del cuerpo, continuamente desafían a la homeostasis. Una condición interna que se mueve fuera de su intervalo homeostático (ya sea muy arriba o muy abajo) produce **estrés**. Un organismo funciona con eficacia debido a que los mecanismos homeostáticos operan de manera continua para manejar el estrés.

Muchos animales poseen la capacidad de ajustarse a ciertas condiciones ambientales son **confórmeros.** Algunos de sus estados internos varían con los cambios en sus alrededores. Por ejemplo, la mayoría de los invertebrados marinos se ajustan a la salinidad del agua de mar circundante. Los mamíferos son excelentes **reguladores**. Poseen mecanismos homeostáticos complejos que mantienen condiciones internas relativamente constantes a pesar de los cambios en el ambiente externo. ¿Cómo funcionan los mecanismos homeostáticos? Muchos son **sistemas de retroalimentación**, a veces llamados "sistemas de biorretroalimentación".

Los sistemas de retroalimentación negativa restauran la homeostasis

En un **sistema de retroalimentación negativa**, un cambio en algún estado estacionario (por ejemplo, la temperatura normal del cuerpo) provoca una respuesta que contrarresta, o invierte, el cambio. Un **sensor** detecta un cambio, una desviación con respecto a la condición normal, o **punto de equilibrio.** El sensor envía una señal a un **integrador**, o centro de control. Con base en la entrada del sensor, el integrador activa mecanismos homeostáticos que restauran el estado estacionario (**FIGURA 39-5**). La respuesta contrarresta el cambio inapropiado, restaurando así el estado estacionario.

Observe que en un sistema de retroalimentación negativa, la respuesta del integrador es *opuesta* (negativa) a la salida del sensor. Cuando una condición varía demasiado del estado estacionario (muy alta o muy baja), un sistema de control que utiliza retroalimentación negativa devuelve la condición al estado estacionario. Por ejemplo, cuando la concentración de glucosa *disminuye* por abajo de su nivel homeostático, sistemas de retroalimentación negativa *incrementan* su concentración. La mayoría de los sistemas homeostáticos en el cuerpo son de retroalimentación negativa.

A continuación analizaremos un ejemplo específico de sistemas de retroalimentación negativa: la regulación del calor. El sistema que regula la temperatura en el cuerpo humano es algo semejante a la forma en que una persona regula la temperatura en su hogar. Se puede fijar una temperatura ambiente particular en el termostato. Si la temperatura en

PUNTO CLAVE **En un sistema de retroalimentación negativa, la respuesta del integrador es opuesta a la entrada del sensor; por ejemplo, si la concentración de glucosa en la sangre es demasiado baja, las células alfa en el páncreas secretan una hormona que incrementa la concentración de glucosa.**

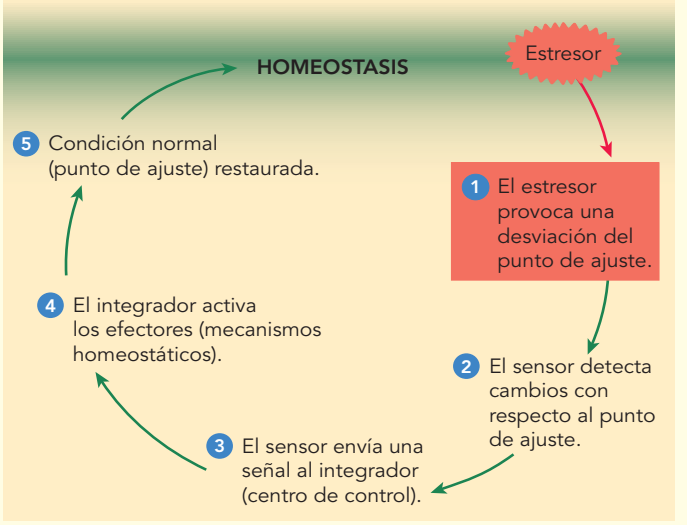
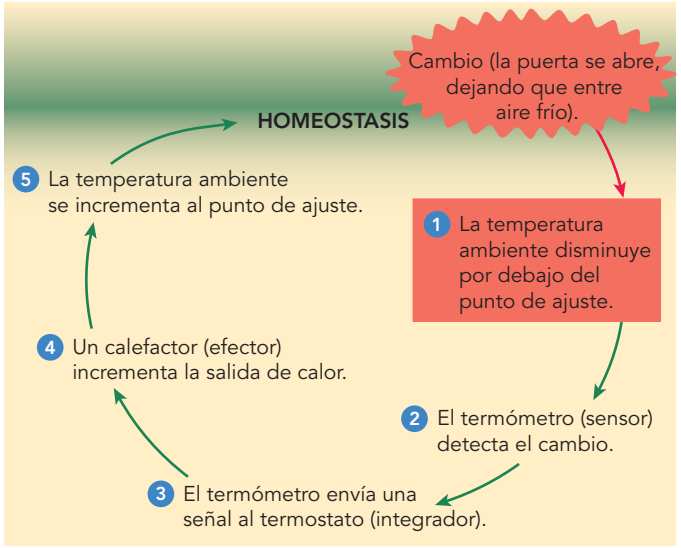
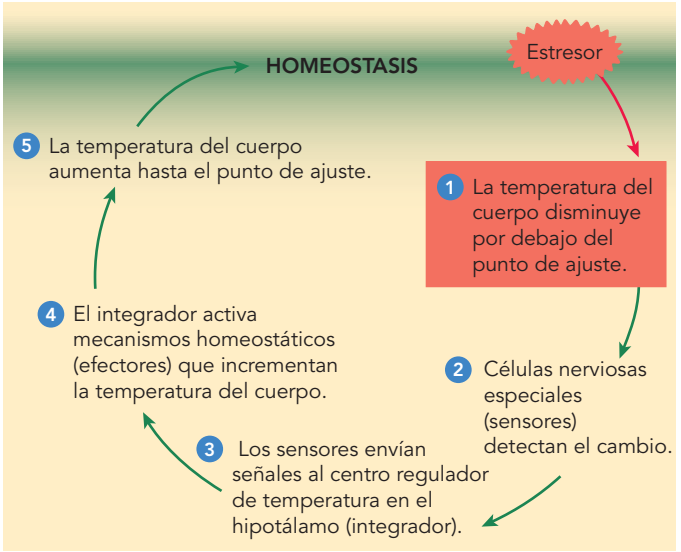


FIGURA 39-5 ***Animada*** **Retroalimentación negativa**



(a) Regulación de la temperatura ambiente



(b) Regulación de la temperatura del cuerpo.

FIGURA 39-6 Retroalimentación negativa en regulación de temperatura
Observe que el diagrama en **(b)** está bastante simplificado. La figura 39-9 muestra más detalles.

la habitación baja, el termómetro en el termostato actúa como un sensor que detecta un cambio, o desviación, del punto de ajuste (**FIGURA 39-6a**). El termómetro envía una señal al termostato, que a continuación actúa como un integrador, o centro de control. El termostato compara la entrada del sensor con el punto de ajuste. Luego, el termostato envía una señal al calefactor, que es el **efector** en este sistema. Un efector es el dispositivo, órgano o proceso que ayuda a restaurar el estado estacionario. El calefactor incrementa su salida de calor, una respuesta correctiva que regresa la temperatura ambiente al punto de ajuste. El termómetro ya no detecta un cambio del punto de ajuste, de modo que el termostato y el calefactor se apagan.

Básicamente, el sistema de retroalimentación negativa que regula la temperatura del cuerpo es semejante, como lo muestra la **FIGURA 39-6b**. Cuando la temperatura del cuerpo disminuye por debajo de límites normales, las células nerviosas especializadas (sensores) envían señales al centro regulador de temperatura en el hipotálamo del cerebro (el integrador). El integrador activa efectores que llevan la temperatura de vuelta al punto de ajuste. El regreso de la temperatura normal envía una señal a los sensores y el centro regulador de temperatura apaga los efectores.

En el cuerpo operan algunos sistemas de retroalimentación positiva

En un **sistema de retroalimentación positiva**, un cambio en algún estado estacionario pone en marcha una respuesta que intensifica (en lugar de invertir) la condición cambiante. Aunque algunos mecanismos de retroalimentación positiva son benéficos, no mantienen la homeostasis. Por ejemplo, durante el nacimiento de un bebé opera un ciclo de retroalimentación positiva. A medida que la cabeza del bebé empuja contra la cérvix (cuello del útero), un acto reflejo ocasiona la contracción del útero. La contracción fuerza a la cabeza contra el cuello del útero de nuevo, estimulando otra contracción, y el ciclo de retroalimentación positiva vuelve a repetirse una y otra vez hasta que el bebé nace. Algunas secuencias de retroalimentación positiva, como las que profundizan el choque circulatorio después de una hemorragia grave, puede alterar los estados de equilibrio y producir la muerte. Un ejemplo simplificado se muestra en la **FIGURA 39-7**.

Los mecanismos homeostáticos mantienen el ambiente interno dentro de los límites fisiológicos que sustentan la vida. A medida que usted continúe sus estudios de los procesos animales, aprenderá muchas formas en que los sistemas de órganos interactúan para mantener el estado estacionario del organismo. Aunque los sistemas nervioso y endocrino desempeñan papeles fundamentales, todos los sistemas de órganos participan en estos procesos regulatorios. En la siguiente sección se analizarán algunos mecanismos homeostáticos específicos que ayudan a regular la temperatura del cuerpo.

Repaso

- ¿Cuál es la diferencia básica entre sistemas de retroalimentación negativa y positiva?

39.3 TERMORREGULACIÓN

OBJETIVOS DE APRENDIZAJE

8 Comparar los costos y beneficios de la ectotermia.
9 Comparar los costos y beneficios de la endotermia y describir estrategias animales usadas para ajustarse a cambios de temperatura desafiantes.

Muchos animales cuentan con mecanismos homeostáticos elaborados para regular la temperatura corporal. Algunos son fisiológicos y otros son estructurales o conductuales. La **termorregulación** es el proceso de mantener la temperatura del cuerpo dentro de ciertos límites a pesar de cambios en la temperatura circundante. Los animales producen calor como un subproducto de las actividades metabólicas. La temperatura del cuerpo es determinada por la tasa a la que se produce calor y la tasa a la que se pierde calor hacia el exterior o se gana calor desde el entorno.

PUNTO CLAVE La retroalimentación positiva intensifica el cambio que se está llevando a cabo, alejando aún más las condiciones de la homeostasis; en algunas situaciones, como una hemorragia, los resultados pueden ser fatales.

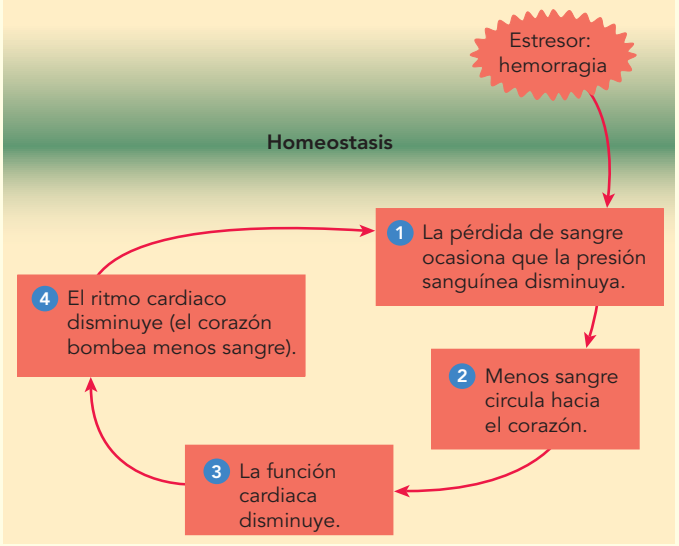


FIGURA 39-7 Retroalimentación positiva

En la retroalimentación positiva, los cambios que ocurren aumentan la desviación con respecto al punto de ajuste. Las condiciones se alejan aún más del rango normal. La pérdida de sangre disminuye la presión sanguínea. Menos sangre llega al corazón, de modo que la función de éste disminuye. El decremento resultante en el ritmo cardiaco disminuye todavía más la presión sanguínea, alejando más las condiciones de la homeostasis.

Las estrategias para mantener la temperatura del cuerpo de las que dispone un animal pueden restringir el tipo de ambiente en que el animal puede habitar. Cada especie tiene un intervalo óptimo de temperatura ambiental. Algunos animales, como las liebres, los búhos de la nieve y las comadrejas pueden sobrevivir en regiones árticas frías. Otros, como la ardilla de tierra del Cabo, que habita en Sudáfrica, están adaptados a climas tropicales cálidos. Aunque algunos animales pueden sobrevivir a temperaturas extremas, la mayoría lo consigue sólo dentro de intervalos moderados de temperatura.

Los ectotermos absorben calor de su entorno

Los **ectotermos** son animales que dependen del ambiente para su calor corporal. La temperatura de su cuerpo está determinada principalmente por el cambio de temperatura de su entorno. La mayor parte del calor para su termorregulación proviene del Sol. Tal vez usted se sorprenda al enterarse de que la mayoría de los animales son ectotermos.

Un beneficio de la ectotermia es que se usa muy poca energía para mantener una tasa metabólica alta. De hecho, la tasa metabólica de un ectotermo tiende a cambiar con el clima. Como resultado, los ectotermos tienen un gasto de energía mucho más bajo que los endotermos. Sobreviven con menos comida y convierten más de la energía en sus alimentos para crecer y reproducirse. La ectotermia también tiene sus costos. Una desventaja es que las condiciones de temperatura diaria y estacional pueden limitar la actividad.

Muchos ectotermos usan estrategias conductuales para ajustar la temperatura del cuerpo. Por ejemplo, las lagartijas pueden mantenerse calientes al permanecer en sus madrigueras en el suelo durante la noche. Durante el día, las lagartijas adquieren calor al tomar el sol, orientando sus cuerpos para exponer la máxima área superficial a los rayos solares (**FIGURA 39-8a**). Muchos animales migran a climas más cálidos durante el invierno. Otra estrategia conductual para regular la temperatura es la *hibernación*.

Algunos insectos usan una combinación de mecanismos estructurales, conductuales y fisiológicos para regular su temperatura corporal. El cuerpo "peludo" de la polilla le ayuda a conservar el calor del cuerpo. Cuando una polilla se prepara para volar, contrae sus músculos de vuelo con ligeros movimientos de las alas. El calor metabólico generado permite a la polilla mantener la intensa actividad metabólica necesaria para volar.

Los endotermos obtienen calor de procesos metabólicos

Las aves y los mamíferos, así como algunas especies de peces (por ejemplo, el atún y algunos tiburones) y algunos insectos, son **endotermos**; tienen mecanismos homeostáticos que mantienen la temperatura del cuerpo a pesar de cambios en la temperatura externa. El beneficio más importante de la endotermia es la alta tasa metabólica, que puede ser hasta seis veces más elevada que la de los ectotermos. Su temperatura corporal constante les permite una tasa de actividad enzimática más alta de la que es posible para los ectotermos que viven en el mismo hábitat. Los endotermos responden más rápido a estímulos internos y externos y pueden ser activos inclusive en bajas temperaturas invernales. Sin embargo, estos animales deben pagar el alto costo de energía de la termorregulación durante el tiempo en que permanecen inactivos. Una persona debe mantener su temperatura corporal aun cuando duerme.

Los endotermos cuentan con adaptaciones estructurales para mantener la temperatura corporal. Por ejemplo, las plumas aislantes de las aves, el pelo de los mamíferos y las capas de grasa aislantes en aves y mamíferos reducen la pérdida de calor del cuerpo. Las aves y los mamíferos también tienen adaptaciones conductuales para mantener la tem-

peratura corporal. La ardilla de tierra del Cabo coloca su cola para que le dé sombra al cuerpo contra los rayos directos del Sol. Los elefantes se rocían con agua fresca.

Los endotermos tienen varios mecanismos fisiológicos para mantener la homeostasis de la temperatura. Regulan la producción de calor y regulan el intercambio de calor con el ambiente. La mayor parte de su calor corporal proviene de sus propios procesos metabólicos (consulte *Preguntas acerca de: Transporte de electrones y calor*, en el capítulo 8).

En los mamíferos, receptores localizados en el hipotálamo del cerebro y en la médula espinal regulan la temperatura. El calor de las actividades metabólicas puede aumentarse directa o indirectamente mediante la acción de hormonas (como las de la tiroides) que incrementan la tasa metabólica. La producción de calor es aumentada por la contracción de los músculos y en clima frío muchos animales tiemblan.

Cuando la temperatura corporal aumenta, las aves y muchos mamíferos jadean y algunos mamíferos sudan (**FIGURA 39-8b**). Estos procesos proveen fluidos para la evaporación, la conversión de un líquido, como el sudor, en vapor de agua. (Recuerde del capítulo 2 que cuando las moléculas entran en la fase de vapor, llevan con ellas su energía térmica). El calor se traspasa del cuerpo al entorno, resultando en enfriamiento por evaporación.

En el cuerpo humano, alrededor de 2.5 millones de glándulas sudoríparas secretan sudor. A medida que el sudor se evapora de la superficie de la piel, la temperatura del cuerpo disminuye. La contracción y dilatación de los capilares de la piel también son mecanismos homeostáticos para regular la temperatura del cuerpo.

En los humanos, cuando la temperatura del cuerpo aumenta por arriba de lo normal, células nerviosas especiales envían señales al centro de regulación de temperatura en el hipotálamo (**FIGURA 39-9**). Este centro envía mensajes mediante nervios a las glándulas sudoríparas, que aumentan la secreción de sudor. Al mismo tiempo, el hipotálamo envía mensajes a los músculos lisos en las paredes de los vasos sanguíneos en la piel, que los hace dilatarse. Más sangre circula a través de la piel, trayendo calor a la superficie del cuerpo. La piel actúa como un radiador de calor que permite que el calor irradie desde la superficie de la piel hacia el entorno. Estos mecanismos homeostáticos regresan la temperatura del cuerpo a la normalidad.

Cuando la temperatura del cuerpo disminuye por debajo de lo normal, el hipotálamo indica a la glándula pituitaria anterior que libere una hormona que envíe una señal a la glándula tiroides. La secreción de hormonas tiroidales se incrementa, lo cual eleva la tasa metabólica. Los tejidos del cuerpo aumentan la producción de calor. El hipotálamo también envía señales neuronales que hacen que los vasos sanguíneos en la piel se contraigan. Como resultado, los nervios indican a los músculos que tiemblen o permiten el movimiento muscular voluntario para incrementar la temperatura del cuerpo.

Muchos animales se ajustan a cambios de temperatura desafiantes

Los animales se ajustan a cambios estacionales, proceso denominado **aclimatación**. Un ejemplo conocido es el engrosamiento del pelaje de un perro en el invierno. A medida que la temperatura del agua disminuye durante el otoño y el invierno, los sistemas enzimáticos de una trucha disminuyen su nivel de actividad, permitiendo que la trucha permanezca activa al menor costo metabólico posible.

Cuando están estresados por el frío, muchos animales caen en **letargo**, un estado a corto plazo en que la tasa metabólica disminuye, algunas veces drásticamente. El letargo ahorra la energía que el animal usaría para mantener una temperatura corporal elevada. En lugar de eso, la temperatura del cuerpo desciende por abajo de los niveles normales. El decremento en la temperatura corporal se produce por una disminución en el punto de ajuste de la temperatura en el hipotálamo. Las tasas cardiaca y respiratoria disminuyen, y los animales son menos sensibles a estímulos externos. El letargo diario ocurre en algunos animales endotermos pequeños; por ejemplo, colibríes y musarañas. Se puede pensar que el letargo es una hipotermia adaptativa que ayuda a que los animales sobrevivan durante períodos de temperaturas frías.

© Dreamstime

(a) Ectotermo. El ágama arco iris (*Agama agama*) aumenta su temperatura corporal al exponerse a los rayos del Sol. Este lagarto insectívoro fue fotografiado en el Parque Nacional Serengeti en Tanzania.

© BUJ/Shutterstock

(b) Endotermo. La temperatura corporal de estos polluelos se reduce cuando el calor sale del cuerpo a través de su pico abierto.

FIGURA 39-8 Adaptaciones conductuales para la termorregulación

PUNTO CLAVE **El hipotálamo mantiene la homeostasis de la temperatura del cuerpo al activar mecanismos que enfrían (*flechas hacia arriba*) o calientan (*flechas hacia abajo*) el cuerpo.**

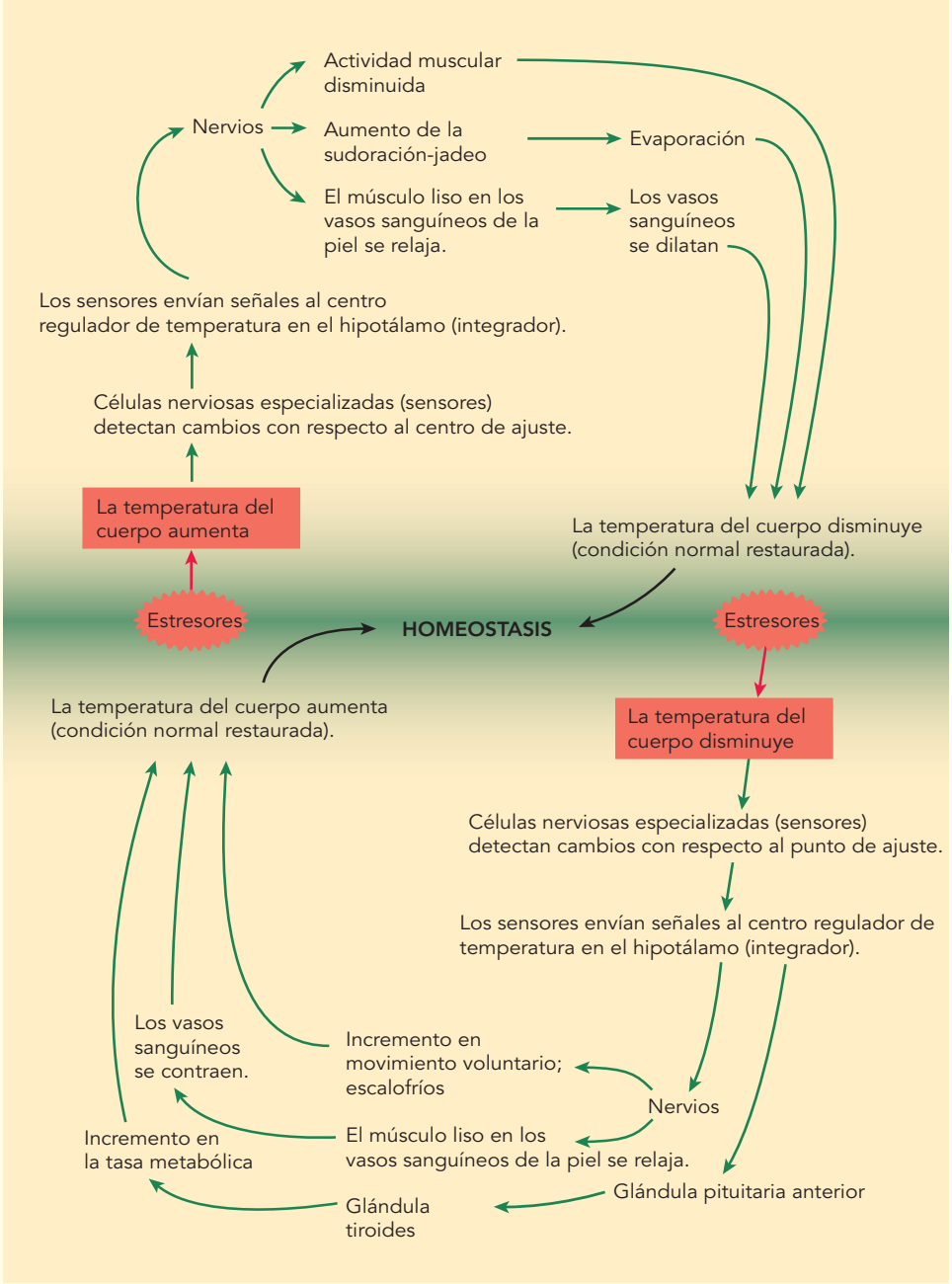


FIGURA 39-9 ***Animada*** **Regulación de la temperatura en el cuerpo humano**

La **hibernación** es un letargo a largo plazo en respuesta al frío invernal y la falta de alimento. Los animales que hibernan almacenan grasas insaturadas como fuentes de energía. La **estivación** es un estado de letargo causado por la falta de alimentos o agua durante períodos de alta temperatura. Durante la estivación algunos mamíferos se refugian en sus madrigueras. El ratón de cacto entra en un estado de hibernación durante el invierno en respuesta al frío y la escasez de alimentos. En verano, estiva en respuesta a la falta de comida o agua.

Repaso

- ¿Cómo ajustan la temperatura del cuerpo los ectotermos? ¿Cuáles son algunos costos y beneficios de la ectotermia?
- ¿Cuáles son algunos costos y beneficios de la endotermia? ¿Cómo se regula la temperatura del cuerpo en los humanos? Elabore un diagrama para ilustrar sus respuestas.
- ¿Cuál es la diferencia entre hibernación y estivación?

RESUMEN: ENFOQUE EN LOS OBJETIVOS DE APRENDIZAJE

39.1 *(página 822)*

1 Comparar la estructura y la función de los cuatro tipos principales de tejidos animales: epitelial, conectivo, muscular y nervioso.

- Un **tejido** consta de un grupo de células especializadas semejantes que se asocian para llevar a cabo funciones específicas. El **tejido epitelial** (**epitelio**) forma una capa, o lámina, continua de células que cubren una superficie del cuerpo o revisten una cavidad corporal. El tejido epitelial funciona en la protección, absorción, secreción y sensación.
- El **tejido conectivo** consta de relativamente pocas células separadas por una **sustancia intercelular**, compuesta de **fibras** dispersas en toda una **matriz**. La sustancia intercelular contiene tres tipos de fibras.
- El tejido conectivo contiene células especializadas como **fibroblastos y macrófagos**. El tejido conectivo une otros tejidos del cuerpo, soporta al cuerpo y sus órganos, y protege órganos subyacentes.
- El **tejido muscular** consta de células especializadas para contraerse. Cada célula es una fibra muscular elongada que contiene muchas unidades contráctiles denominadas **miofibrillas**. El **tejido nervioso** consta de células elongadas denominadas neuronas, especializadas en transmitir impulsos, y **células gliales**, que soportan y alimentan a las neuronas.

2 Comparar los tipos principales de tejido epitelial y describir sus funciones.

- Las células epiteliales pueden ser **escamosas**, **cúbicas** o **columnares** en cuanto a su forma. El tejido epitelial puede ser **simple**, **estratificado** o **pseudoestratificado** (lo cual se resume en la tabla 39-1).
- El epitelio escamoso simple reviste los vasos sanguíneos y las bolsas de aire en los pulmones; permite el intercambio de materiales por difusión. Los epitelios columnar y cúbico simples revisten conductos y están especializados en la secreción y absorción. El epitelio escamoso estratificado forma la capa externa de la piel y reviste conductos hacia el cuerpo; proporciona protección. El epitelio pseudoestratificado también reviste conductos y protege tejidos subyacentes.
- Algo de tejido epitelial está especializado en la formación de **glándulas**. Las **células caliciformes** son glándulas unicelulares que secretan moco. Las células caliciformes son **glándulas exocrinas** que secretan su producto a través de un conducto sobre una superficie epitelial expuesta. Por el contrario, las **glándulas endocrinas** liberan hormonas hacia el **fluido intersticial** o hacia la sangre.
- Una **membrana epitelial** consta de una hoja de tejido epitelial y una capa de tejido conectivo subyacente. Una **membrana mucosa** reviste una cavidad que se abre hacia el exterior del cuerpo. Una **membrana serosa** reviste una cavidad del cuerpo que no se abre hacia el exterior.

3 Comparar los tipos principales de tejido conectivo y describir sus funciones.

- Las células de tejido conectivo están incrustadas en una sustancia intercelular que consta de **fibras de colágeno**, **fibras elásticas** y **fibras reticulares** microscópicas (delgadas fibras ramificadas) dispersas en una **matriz**, un delgado gel de polisacáridos. El **tejido conectivo laxo** consta de fibras que se dirigen en distintas direcciones a lo largo de una matriz semifluida; forma una cubierta para los nervios, vasos sanguíneos y músculos.
- El **tejido conectivo denso** es fuerte pero menos flexible que el tejido conectivo laxo. Forma **tendones**, cuerdas que unen los músculos con los huesos y **ligamentos**, cables que unen los huesos entre sí.
- El **tejido conectivo elástico** consta de haces de fibras elásticas paralelas; se encuentra en el tejido pulmonar y en las paredes de grandes arterias. El **tejido conectivo reticular**, que consta de fibras reticulares entrelazadas, forma un armazón de sostén para muchos órganos.
- El **tejido adiposo** está compuesto de células de grasa; se encuentra junto con tejido laxo conectivo en tejido subcutáneo.
- El **cartílago** consta de **condrocitos** que están en **lagunas**, pequeñas cavidades en una matriz dura. Los **osteocitos** secretan y mantienen la matriz del **hueso**. A diferencia del cartílago, el hueso es bastante vascular. El esqueleto de los vertebrados está formado por cartílagos y huesos.
- La **sangre** y la **linfa** son tejidos circulatorios que ayudan a que varias partes de un animal se comuniquen entre sí. Las sustancias intercelulares de la sangre y la linfa son más fluidas que otros tejidos.

4 Contrastar los tres tipos de tejido muscular y describir sus funciones.

- El **músculo esquelético** es **estriado** y funciona por control voluntario. Cada **fibra muscular** elongada, cilíndrica tiene varios núcleos. Cuando los músculos esqueléticos se contraen, mueven partes del cuerpo.
- El **músculo cardiaco** también es estriado, pero sus contracciones son involuntarias. Sus elongadas fibras cilíndricas se ramifican y unen; cada fibra tiene uno o dos núcleos centrales. Cuando este músculo se contrae, el corazón bombea la sangre.
- El **músculo liso** se contrae involuntariamente; sus fibras elongadas en forma de huso carecen de estrías. Cada fibra tiene un núcleo central único. El músculo liso es responsable del movimiento de los órganos del cuerpo; por ejemplo, empuja los alimentos a través del tracto digestivo.

5 Relacionar la estructura de la neurona con su función.

- La neurona de forma elongada está adaptada para recibir y transmitir información. Las **dendritas** reciben señales que transmiten al **cuerpo celular**. El **axón** transmite las señales alejándolas del cuerpo celular hacia otras neuronas, un músculo o una glándula. Una **sinapsis** es una unión entre neuronas.

6 Describir brevemente los sistemas de órganos de un mamífero y resumir las funciones de cada sistema de órganos.

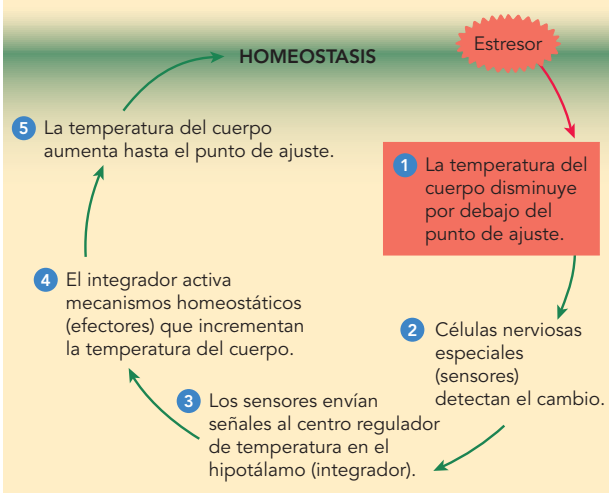
- Los tejidos y **órganos** trabajan de manera conjunta, formando **sistemas de órganos**. En los mamíferos, 11 sistemas de órganos trabajan juntos para llevar a cabo las funciones requeridas por el **organismo**. Éste incluye los sistemas **integumentario**, **óseo**, **muscular**, **nervioso**, **endocrino**, **cardiovascular**, **inmune (linfático)**, **respiratorio**, **digestivo**, **urinario** y **reproductivo** (que se resumen en la figura 39-4). Cada sistema de órganos funciona para mantener la homeostasis.

CENGAGENOW™ **Observe cómo los sistemas corporales trabajan juntos haciendo clic en la figura en CengageNOW.**

39.2 *(página 834)*

7 Definir *homeostasis* y contrastar sistemas con retroalimentación negativa y positiva.

- La **homeostasis** es el ambiente interno balanceado o estado estacionario. Los procesos de control que mantienen estas condiciones son **mecanismos homeostáticos**, principalmente **sistemas con retroalimentación negativa**. Cuando un estresor provoca un cambio en algún estado estacionario, se activa una respuesta que contrarresta el cambio. Un **sensor** detecta un cambio, una desviación de la condición deseada, o **punto de ajuste**. El sensor envía una señal a un **integrador**, o centro de control. Con base en la salida del sensor, el integrador activa uno o más **efectores**, órganos o procesos que restauran el estado estacionario.



- En un **sistema de retroalimentación positiva**, una desviación del estado estacionario establece una serie de cambios que intensifican (más que invertir) los cambios.

39.3 *(página 835)*

8 Comparar los costos y beneficios de la ectotermia.

- Los animales poseen estrategias estructurales, conductuales y fisiológicas para la **termorregulación**, el proceso de mantener la temperatura del cuerpo dentro de ciertos límites a pesar de los cambios en la temperatura circundante.
- En los **ectotermos**, la temperatura corporal depende en gran medida de la temperatura del entorno. Muchos ectotermos usan estrategias conductuales para ajustar las temperaturas del cuerpo. Un beneficio de la ectotermia es que se usa muy poca energía para mantener la tasa metabólica. Una desventaja es que la actividad puede ser limitada por condiciones de temperatura diaria y estacional.

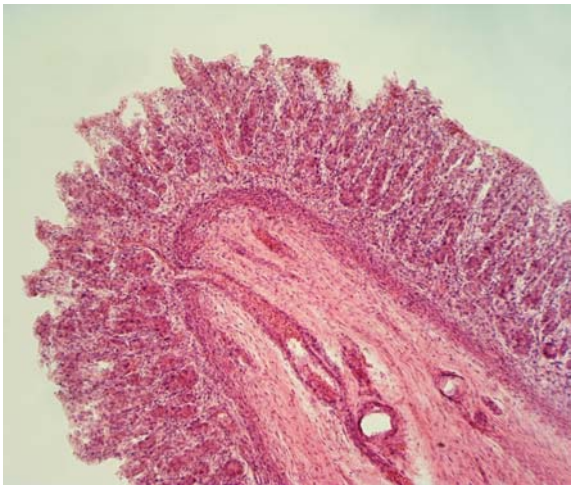
9 Comparar los costos y beneficios de la endotermia y describir estrategias animales usadas para ajustarse a cambios de temperatura desafiantes.

- Los **endotermos** poseen mecanismos homeostáticos para regular la temperatura del cuerpo dentro de un intervalo estrecho. El beneficio más importante de la endotermia es una elevada tasa metabólica. Otra ventaja es que las temperaturas constantes del cuerpo permiten una tasa más alta de actividad enzimática. Muchos endotermos son activos inclusive en bajas temperaturas invernales. Una desventaja de la endotermia es su elevado costo energético.
- La **aclimatación** es el proceso de ajuste a cambios estacionales.
- Cuando muchos pequeños endotermos se enfrentan a un descenso en la temperatura del entorno, entran en un estado de letargo. El **letargo** es una hipotermia adaptativa; la temperatura corporal se mantiene por abajo de los niveles normales. La **hibernación** es letargo a largo plazo en respuesta al frío del invierno. La **estivación** es letargo causado por la falta de alimentos o agua durante el calor del verano.

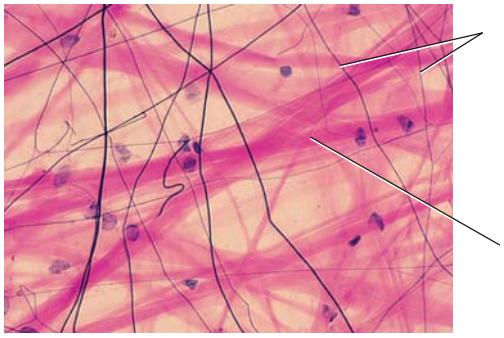
CENGAGENOW™ **Explore la retroalimentación negativa y la regulación de temperatura en humanos y otros animales haciendo clic en las figuras en CengageNOW.**

EVALÚE SU COMPRENSIÓN

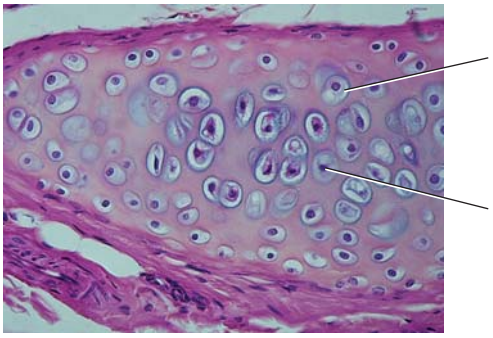
1. Un grupo de células estrechamente asociadas que llevan a cabo funciones específicas es (a) una colonia (b) un tejido (c) un sistema de órganos (d) un efector (e) un mecanismo homeostático
2. Las células epiteliales que producen y secretan un producto hacia un conducto forman una (a) glándula endocrina (b) glándula exocrina (c) membrana pseudoestratificada (d) glándula endocrina o exocrina (e) membrana serosa
3. Una membrana serosa (a) reviste una cavidad del cuerpo que no se abre hacia el exterior (b) consta de tejido conectivo laxo (c) tiene un armazón de tejido conectivo reticular (d) cubre el cuerpo (e) reviste los sistemas digestivo y respiratorio
4. El tejido que contiene fibroblastos y bastante sustancia intercelular es (a) tejido conectivo (b) tejido muscular (c) tejido nervioso (d) epitelio pseudoestratificado (e) epitelio escamoso simple
5. Es probable encontrar tejido conectivo denso en (a) la capa externa de la piel (b) el armazón de los nodos linfáticos (c) el hueso (d) las bolsas de aire en los pulmones (e) los tendones
6. El tejido que se contrae, es estriado e involuntario es (a) tejido conectivo (b) músculo liso (c) músculo esquelético (d) pseudoestratificado (e) músculo cardiaco
7. Las células gliales son características del (a) músculo estriado y voluntario (b) tejido del músculo cardiaco (c) tejido nervioso (d) epitelio estratificado (e) tejido conectivo laxo
8. Los elementos contráctiles en el tejido muscular son (a) miofibrillas (b) fibras elásticas (c) fibras de colágeno (d) lagunas (e) dendritas
9. ¿Qué sistema tiene la función homeostática de ayudar a regular el volumen y la composición de la sangre y los fluidos corporales? (a) integumentario (b) muscular (c) reproductivo (d) urinario (e) exocrino
10. Muchas funciones homeostáticas son mantenidas por (a) sistemas de retroalimentación negativa (b) sistemas de retroalimentación positiva (c) puntos de ajuste (d) estresores (e) glándulas exocrinas
11. ¿Cuál de las siguientes afirmaciones *no* es verdadera para el letargo? (a) Es un estado adaptativo de baja temperatura corporal (b) El punto de ajuste de la temperatura en el hipotálamo disminuye (c) La tasa metabólica aumenta (d) Es una estrategia usada por algunos endotermos (e) La tasa respiratoria disminuye
12. Un ectotermo (a) tiene una tasa de actividad enzimática más alta que un endotermo típico (b) posee una variedad de mecanismos homeostáticos para regular la temperatura del cuerpo (c) depende de sensores en el hipotálamo para regular la temperatura (d) puede usar estrategias conductuales para ayudar a ajustar la temperatura del cuerpo (e) debe gastar más energía en la termorregulación que un endotermo
13. Identifique y etiquete los tejidos. Consulte las tablas 39-1 y 39-2 para comprobar sus respuestas.



© Jubal Harshaw/Shutterstock



Ed Reschke/Peter Arnold, Inc.



Ed Reschke/Peter Arnold, Inc.

PENSAMIENTO CRÍTICO

1. Suponga que todo el epitelio en un animal, como un humano, desaparece repentinamente. ¿Qué efectos podría tener este hecho sobre el cuerpo y su capacidad para funcionar?
2. ¿Cómo sería el tejido conectivo si no tuviese sustancia intercelular? ¿Qué efecto tendría en el cuerpo la ausencia de sustancia intercelular?
3. Una elevada concentración de dióxido de carbono en la sangre y en el fluido intersticial resulta en respiración más rápida. Explique esta observación en términos de homeostasis.
4. **VÍNCULO CON LA EVOLUCIÓN.** Desde una perspectiva evolutiva, ¿por qué considera usted que la mayoría de los animales son ectotermos? (*Sugerencia*: ¿cuáles son algunos beneficios de la ectotermia?)
5. **CIENCIA, TECNOLOGÍA Y SOCIEDAD.** Suponga que usted es un profesional de la salud. Si una paciente le dice que tiene una historia familiar de cáncer de mama, ¿le aconsejaría someterse a exámenes genéticos? ¿Por qué? ¿Qué ocurre si usted tiene una historia familiar de cáncer? ¿Estaría de acuerdo en someterse a exámenes?

CENGAGENOW™ **Preguntas adicionales están disponibles en CengageNOW en www.cengage.com/login.**

40 Protección, sostén y movimiento

Stephen Dalton/NHPA

Saltamontes a medio salto. El saltamontes (*Tropidacris dux*) usa poderosos músculos en sus patas traseras para catapultarse hacia el aire. Los músculos del insecto se unen al exoesqueleto.

CONCEPTOS CLAVE

40.1 **Muchas estructuras y procesos han evolucionado en los animales para protección, sostén y movimiento. Los revestimientos epiteliales están adaptados para proteger tejidos subyacentes y pueden especializarse en intercambio de gases, recepción sensorial, secreción u otras funciones.**

40.2 **Los sistemas esqueléticos, sean hidrostáticos, exoesqueletos o endoesqueletos, están adaptados para sostener y proteger el cuerpo y para transmitir fuerzas mecánicas importantes en el movimiento.**

40.3 **Los músculos están adaptados para contraerse; durante la contracción, la energía del ATP se usa para deslizar fibras musculares, de manera que el músculo se acorte. Partes del cuerpo se mueven cuando los músculos tiran de ellas.**

En el capítulo 39 se describieron los tejidos, órganos y sistemas de órganos animales, estableciendo los cimientos para análisis más detallados en este capítulo y en los siguientes. Aquí el enfoque se centra en revestimientos epiteliales, esqueletos y músculos, estructuras que están estrechamente relacionadas con las funciones de protección, sostén y movimiento. En el estudio del reino animal (capítulos 30 a 32) se describieron muchas adaptaciones que implican estas estructuras. Por ejemplo, se analizó cómo el *exoesqueleto* artrópodo contribuye al gran éxito biológico de los insectos. En este capítulo se comparan estos sistemas en varios grupos animales y luego la atención se centra en su estructura y función en los mamíferos.

Los *revestimientos epiteliales* de los animales protegen tejidos subyacentes y también tienen muchas otras funciones. Una de las más interesantes es la secreción de péptidos y otras sustancias que matan bacterias dañinas y ciertos agentes patógenos. Las ranas y los sapos, en particular, secretan una variedad de péptidos poderosos que los protegen contra bacterias dañinas, hongos y protozoos. Secreciones de la rana *Rana ridibanda* han demostrado matar "superbacterias", como el MRSA (*Staphylococcus aureus* resistente a la meticilina; consulte el capítulo 25). La piel de los anfibios constituye una promisoria fuente potencial de nuevos antibióticos y otros medicamentos.

La mayoría de los animales también están protegidos por un *sistema óseo*. Así se trate de un compartimiento lleno de fluido, una concha o un sistema de huesos, el sistema óseo protege órganos internos y provee sos-

tén para el cuerpo. El sistema óseo y el *sistema muscular* trabajan juntos para producir movimiento. El tejido muscular está especializado para contraerse. Aunque unos cuantos animales permanecen arraigados a un punto, barriendo su alrededor con tentáculos, la **locomoción** (movimiento de un sitio a otro en el entorno) es característica de la mayoría de los animales. Los músculos responsables de la locomoción están anclados al esqueleto, lo que les proporciona algo firme sobre lo cual actuar. En la mayoría de los vertebrados, los huesos sirven como palancas que transmiten la fuerza necesaria para mover varias partes del cuerpo.

En el transcurso de la evolución, la mayoría de los animales han desarrollado adaptaciones para movimiento confiable, rápido y sensible. Los animales reptan, caminan, corren, saltan, nadan o vuelan (vea la fotografía). Estas adaptaciones les permiten encontrar alimentos y escapar de sus depredadores. En los animales complejos, el movimiento efectivo depende de la cooperación e interacciones de varios sistemas del cuerpo, incluyendo los sistemas muscular, óseo, nervioso, circulatorio, respiratorio y endocrino. Las interacciones reguladas de manera precisa entre tejidos, órganos y sistemas de órganos que hacen posibles funciones complejas y el mantenimiento de la homeostasis constituyen un ejemplo dinámico de la biología de sistemas en acción.

40.1 REVESTIMIENTOS EPITELIALES

OBJETIVOS DE APRENDIZAJE

1. Comparar las funciones de los revestimientos epiteliales de invertebrados y vertebrados.
2. Relacionar la estructura de la piel de los vertebrados con sus funciones.

El **tejido epitelial** cubre todas las superficies externas e internas del cuerpo animal. La estructura y las funciones del revestimiento epitelial externo están adaptadas al ambiente y estilo de vida de los animales. Tanto en invertebrados como en vertebrados, los revestimientos epiteliales protegen el cuerpo. Los revestimientos epiteliales también pueden estar especializados para secreción, intercambio de gases o regulación de la temperatura y suelen contener receptores que reciben señales sensoriales desde el entorno.

El epitelio de los invertebrados puede secretar una cutícula

En muchos invertebrados el epitelio externo está especializado para secretar capas protectoras o de sostén de material no vivo. En los insectos y muchos otros animales el material secretado constituye una cubierta exterior denominada **cutícula**. Algunos animales, incluidos corales y moluscos, secretan una concha formada principalmente de carbonato de calcio.

En muchas especies el epitelio contiene células que secretan productos lubricantes o adhesivos. Estas células pueden liberar secreciones olorosas usadas para la comunicación o para marcar senderos. En otras especies, las células secretoras producen toxinas usadas para ataque o defensa. El epitelio de las lombrices de tierra secreta una mucosidad lubricante que promueve la difusión eficaz de gases a través de la pared corporal y reduce la fricción durante el movimiento por el suelo. Las células epiteliales pueden ser modificadas como células sensoriales que perciben la luz de manera selectiva y estímulos químicos o mecánicos, como el contacto o presión con un objeto.

La piel de los vertebrados funciona como protección y para regular la temperatura

El **sistema integumentario** de los vertebrados incluye la piel y estructuras que se desarrollan a partir de ella. En muchos peces, en algunos reptiles y en el pangolín hormiguero (un mamífero; vea la figura 18-15c) la piel se ha desarrollado en un conjunto de escamas suficientemente grandes para ser consideradas una armadura. Incluso la piel humana posee una resistencia considerable. La piel fina y húmeda de muchos anfibios está adaptada para el intercambio de gases, así como para la defensa.

Los derivados de la piel difieren bastante entre los vertebrados. Los peces poseen escamas óseas o semejantes a dientes. Los anfibios tienen una piel desnuda cubierta con una mucosa y algunas especies están equipadas con glándulas venenosas. Los reptiles tienen escamas epidérmicas, los mamíferos tienen pelo y las aves tienen plumas que proporcionan aún más aislamiento efectivo que la piel. El plumaje de las aves y la piel de los mamíferos son estructuras aislantes que ayudan a mantener la temperatura corporal al preservar el calor en el cuerpo. La piel y sus derivados a menudo son de color brillante en conexión con rituales de cortejo, despliegues territoriales y otros tipos de comunicación.

En los mamíferos, estructuras derivadas de la piel incluyen garras (modificadas como uñas de los dedos y de los pies en los primates) pelo, glándulas sudoríparas, glándulas sebáceas y varios tipos de receptores sensoriales que proporcionan a los mamíferos la capacidad de sentir presión, temperatura y dolor. La piel de los mamíferos también contiene glándulas mamarias, especializadas en las hembras para secretar leche.

En humanos y otros mamíferos, las glándulas sebáceas se vacían por medio de ductos cortos hacia los folículos pilosos. Un **folículo piloso** es la parte de un cabello bajo la superficie de la piel, junto con el tejido epitelial circundante. Las glándulas sebáceas secretan **sebo**, una mezcla de grasas y ceras que inhibe el crecimiento de bacterias dañinas.

Aunque la piel de los peces, las ranas, las serpientes, los pelícanos y los elefantes parece muy diferente, su estructura básica es la misma en todos los vertebrados. La capa externa de la piel, la **epidermis**, es una barrera protectora a prueba de agua. La epidermis consta de varios estratos o subcapas. La más profunda es el **estrato basal** y la más superficial es el **estrato córneo** (**FIGURA 40-1**). Las células de pigmento en el estrato basal y en la dermis situada debajo producen **melanina**, un pigmento que contribuye al color de la piel. En el estrato basal las células se dividen y son empujadas hacia fuera a medida que abajo de éstas se producen otras. Las células epidérmicas maduran en la medida en que se mueven hacia la superficie de la piel.

Mientras las células epidérmicas se mueven hacia la superficie del cuerpo producen **queratina**, una elaborada proteína enrollada que da a la piel resistencia mecánica y flexibilidad considerables. La queratina es insoluble y funciona como una barrera de difusión para la superficie del cuerpo. A medida que las células epidérmicas se mueven a través del estrato córneo mueren. Cuando llegan a la superficie externa de la piel se desgastan y deben ser reemplazadas continuamente.

Debajo de la epidermis está la **dermis**, un tejido conectivo denso y fibroso constituido principalmente por fibras de colágeno (vea la figura 40-1). El colágeno proporciona resistencia y flexibilidad a la piel. La dermis también contiene vasos sanguíneos que nutren a la piel y a los receptores sensoriales del tacto, dolor y temperatura. Los folículos pilosos y, en la mayoría de los mamíferos, las glándulas sudoríparas están incrustadas en la dermis. En las aves y los mamíferos la dermis se encuentra sobre una capa de **tejido subcutáneo** compuesto principalmente por tejido adiposo que aísla el cuerpo de temperaturas exteriores extremas.

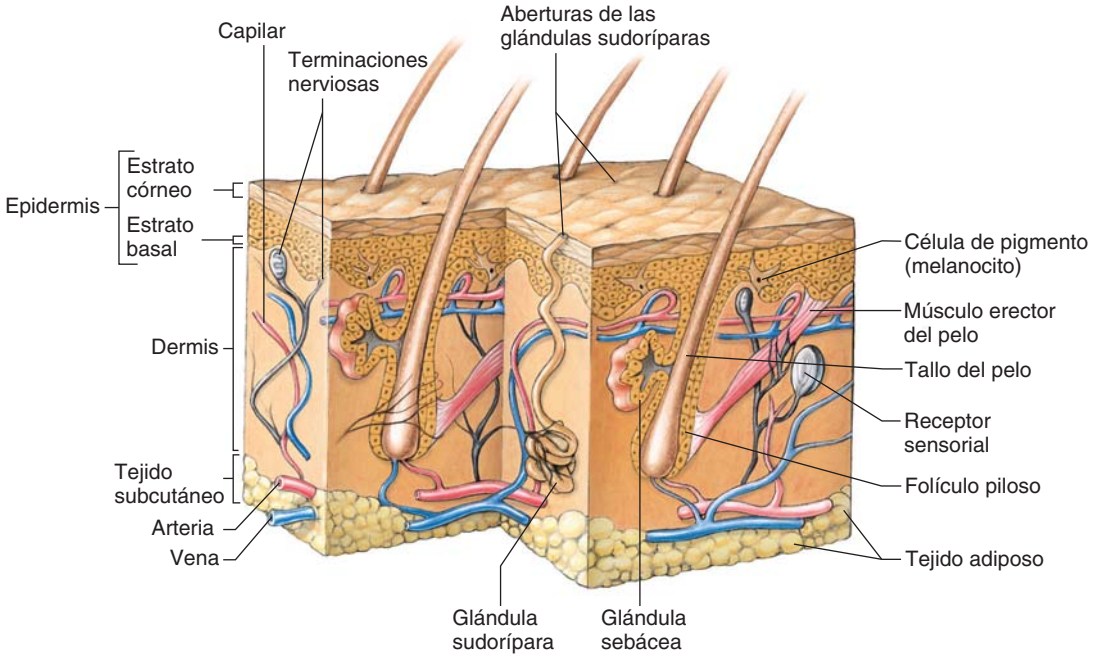


FIGURA 40-1 ***Animada*** **Sistema integumentario humano**

El sistema integumentario de los humanos y otros mamíferos es un sistema de órganos complejo que consta de piel y estructuras como cabello y uñas que se derivan de la piel. El estrato basal consta de una sola capa de células epiteliales que se dividen.

En los humanos, la exposición a radiación ultravioleta (UV), los cortos e invisibles rayos del Sol, hace que la epidermis engruese y estimule a las células de pigmento en la piel para producir melanina a un ritmo más rápido. La melanina es una pantalla protectora importante contra el Sol porque absorbe algo de los dañinos rayos UV. Un incremento en la melanina hace que la piel se vuelva oscura. El bronceado tan apreciado por los amantes del Sol es en realidad una señal de que la piel ha estado demasiado expuesta a la radiación UV. Cuando la melanina no puede absorber todos los rayos UV, la piel se inflama o es quemada por el Sol. Las personas de piel oscura tienen más melanina, por lo que sufren menos de quemaduras solares, arrugas y cáncer de piel, aunque también requieren protección contra los rayos UV.

La radiación UV daña el ADN, produciendo mutaciones que conducen a transformaciones malignas de las células (vea el capítulo 17). El cáncer de piel es el tipo de cáncer más común en los humanos, y la mayoría de los casos de este tipo de cáncer son ocasionados por exposición excesiva y crónica a la radiación UV. La incidencia de *melanomas malignos*, el tipo más letal de cáncer de piel, está aumentando más rápido que cualquier otro tipo de cáncer. En todo el mundo, el número de casos se ha duplicado en los últimos 20 años. Un mayor conocimiento de la vía de señalización de la célula Ras/ERK ha conducido a investigaciones dirigidas al desarrollo de medicamentos para el tratamiento de melanomas. (Recuerde del capítulo 6 que esta vía es la cascada de señalización principal para la división y diferenciación celular).

Repaso

- ¿En qué se parecen los revestimientos del cuerpo de los invertebrados y los vertebrados?
- ¿Cómo está relacionada la estructura de la piel de los vertebrados con sus funciones específicas?
- ¿Qué propiedades proporciona la queratina a la piel humana?
- ¿Cuál es la función de la melanina?

40.2 SISTEMAS ÓSEOS

OBJETIVOS DE APRENDIZAJE

3 Comparar la estructura y las funciones de diferentes tipos de sistemas óseos, incluyendo el esqueleto hidrostático, el exoesqueleto y el endoesqueleto.

4 Describir las divisiones principales del esqueleto de los vertebrados y los huesos que forman cada división.

5 Describir la estructura de un hueso largo típico y diferenciar entre los desarrollos endocondrial e intramembranoso del hueso.

6 Comparar los tipos principales de articulaciones en los vertebrados.

Además de tener un revestimiento epitelial, muchos animales están protegidos con un **sistema óseo** que forma el armazón del cuerpo. El esqueleto también funciona para la locomoción. Los músculos suelen actuar sobre estructuras duras como quitina o hueso. Estas estructuras óseas transmiten y transforman fuerzas mecánicas generadas por contracción muscular en una variedad de movimientos que hacen los animales. La mayoría de los invertebrados tienen *esqueletos hidrostáticos* o *exoesqueletos*. (Tal vez recuerde del capítulo 32 que los equinodermos son una excepción). Los vertebrados tienen un *endoesqueleto* de cartílago o hueso.

En los esqueletos hidrostáticos los fluidos corporales transmiten fuerza

Muchos invertebrados de cuerpo blando tienen **esqueletos hidrostáticos** hechos de compartimentos del cuerpo llenos con fluido. Suponga un globo elongado lleno de agua. Si tira del globo, éste se estira y se vuelve más delgado. Hace lo mismo si lo aprieta. A la inversa, si empuja los extremos hacia el centro, el globo se acorta y se hace más grueso. Muchos invertebrados, incluidos los cnidarios, platelmintos, anélidos y las lom-

brices, tienen esqueletos hidrostáticos que trabajan en forma semejante a un globo lleno de agua. El fluido dentro de un compartimiento cerrado del cuerpo es mantenido a presión. Cuando los músculos en la pared del compartimiento se contraen, empujan contra el tubo de fluido. Ya que los fluidos son incompresibles, la fuerza se transmite a través del fluido, cambiando la forma y el movimiento del cuerpo.

En las especies del género *Hydra* y otros cnidarios, las células de las dos capas del cuerpo pueden contraerse. Las células contráctiles en la capa epidérmica externa están en posición longitudinal, mientras que las células contráctiles de la capa interna (la gastrodermis) están dispuestas en forma circular alrededor del eje central del cuerpo (**FIGURA 40-2**). Los dos grupos de células trabajan de manera **antagónica**; lo que hace uno, el otro puede deshacerlo. Cuando la capa epidérmica (longitudinal) se contrae, la hidra se acorta. Debido al fluido en la cavidad gastrovascular, se transmite fuerza de modo que también la hidra se vuelve más gruesa. Por el contrario, cuando la capa interna (circular) se contrae, la hidra se vuelve más delgada y su contenido de fluido la obliga a alargarse.

Mecánicamente, la hidra es una bolsa de fluido. El fluido actúa como un esqueleto hidrostático porque transmite fuerza cuando las células contráctiles ejercen presión contra él. (Aunque técnicamente no es un compartimiento cerrado, la cavidad gastrovascular funciona como un esqueleto hidrostático porque su apertura es pequeña). Los esqueletos hidrostáticos permiten sólo movimientos burdos de masas del cuerpo o sus apéndices. Los movimientos delicados son difíciles de realizar porque la fuerza tiende a ser transmitida en forma equitativa en todas direcciones por todo el cuerpo lleno de fluido del animal. Por ejemplo, no es fácil para la hidra engrosar una parte de su cuerpo mientras adelgaza otra.

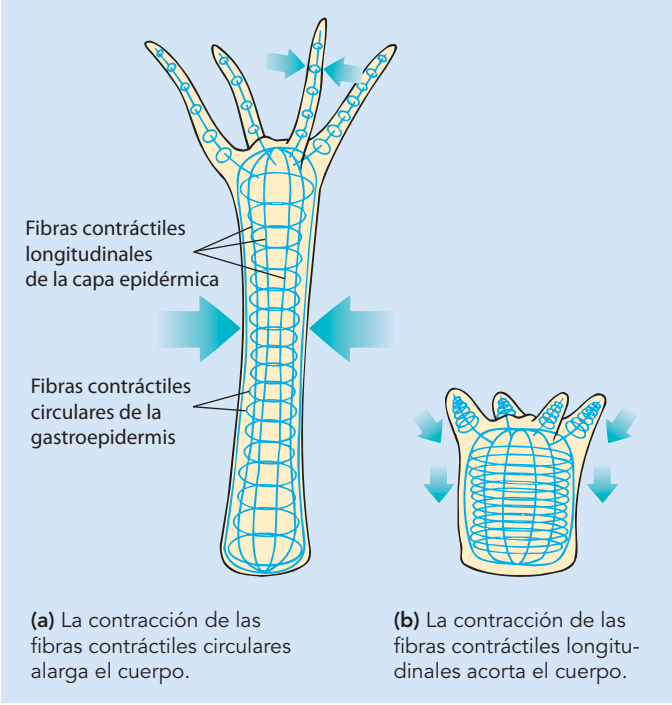


FIGURA 40-2 Esqueleto hidrostático

En las especies del género *Hydra*, el fluido en la cavidad gastrovascular transmite fuerza cuando las células contráctiles en la pared del cuerpo se contraen contra él. Las células contráctiles dispuestas longitudinalmente son antagónicas a las células dispuestas en círculo alrededor del eje del cuerpo.

El esqueleto hidrostático más sofisticado de los gusanos anélidos les permite moverse con más flexibilidad. El cuerpo de una lombriz de tierra consta de una serie de segmentos divididos por particiones transversales o septos (vea la figura 31-19). Los septos aíslan porciones de la cavidad del cuerpo y el fluido celómico que contiene. Esta disposición permite que los esqueletos hidrostáticos de cada segmento sean bastante independientes entre sí. Por tanto, la contracción del músculo circular en el extremo anterior que se elonga no interfiere con la acción del músculo longitudinal en el segmento ubicado en el extremo posterior.

Es posible encontrar algunos ejemplos de esqueletos hidrostáticos en invertebrados equipados con conchas o endoesqueletos, e inclusive en vertebrados con endoesqueletos de cartílago o hueso. Por ejemplo, las estrellas de mar y los erizos de mar poseen un endoesqueleto, aunque mueven sus patas tubulares por medio de una ingeniosa adaptación de un esqueleto hidrostático (vea el capítulo 32). Y el pene humano se erecta y pone rígido debido a la turgencia de la sangre a presión presente en sus espacios interiores.

Los moluscos y artrópodos poseen exoesqueletos no vivos

En la mayoría de los animales, el esqueleto es una concha sin vida, o **exoesqueleto**, depositada sobre el revestimiento epitelial externo. En los moluscos, el exoesqueleto es una concha de carbonato de calcio secretado por el manto, una lámina delgada de tejido epitelial que se extiende desde la pared del cuerpo. El exoesqueleto proporciona protección, un refugio usado en emergencias, con la mayor parte del cuerpo desnudo y expuesto en otras ocasiones.

Los exoesqueletos de los artrópodos no sólo sirven como protección sino también para transmitir fuerzas. En este sentido son comparables con los esqueletos de los vertebrados. El exoesqueleto artrópodo es una *cutícula* inerte que contiene el polisacárido **quitina**. Aunque es una pieza continua que cubre todo el cuerpo, el exoesqueleto artrópodo varía bastante en grosor y flexibilidad. Grandes placas gruesas y rígidas están separadas entre sí por articulaciones delgadas y flexibles dispuestas por segmentos. Hay suficientes articulaciones para que el cuerpo del artrópodo sea tan flexible como el de muchos vertebrados. El exoesqueleto artrópodo está adaptado a una gran variedad de estilos de vida, y algunas de sus partes están modificadas para funcionar como herramientas o armas especializadas.

Una desventaja del exoesqueleto artrópodo rígido es que para dar paso al crecimiento, un artrópodo debe **mudar**; es decir, deshacerse de su esqueleto y sustituirlo con uno nuevo más grande (**FIGURA 40-3**). Recuerde del capítulo 31 que este proceso, también denominado **ecdisis**, es característico de los **ecdisozoos**, una rama fundamental de los invertebrados. Durante la ecdisis, el animal es débil y vulnerable a depredadores.

Los esqueletos internos son capaces de crecer

Los equinodermos y los cordados poseen **endoesqueletos**. Este esqueleto interno consta de placas o ejes de tejido impregnado de calcio (como el cartílago y el hueso). Compuesto de tejido vivo, el endoesqueleto crece junto con el animal como un todo. El endoesqueleto equinodermo consta de espinas y placas de sales de calcio incrustadas en la pared del cuerpo, bajo la epidermis que cubre el cuerpo. Este endoesqueleto forma lo que equivale a una concha interna que proporciona sostén y protección (**FIGURA 40-4**). Muchos endoesqueletos equinodermos cuentan con espinas que se proyectan al exterior de la superficie.

Judy Davidson/Science Photo Library/Photo Researchers, Inc.

FIGURA 40-3 Ecdisis

Una cigarra verdulera (*Magicicada*) requiere 13 años para madurar. Luego sale del suelo, sube a un árbol y se despoja de su exoesqueleto antes de reproducirse.

© Dpikros/Dreamstime

FIGURA 40-4 El endoesqueleto equinodermo

Así como en otros equinodermos, el endoesqueleto de la estrella de mar roja (*Formia milleporella*) está compuesto de espinas y placas de sales de calcio inerte incrustadas en la pared del cuerpo. El endoesqueleto proporciona sostén y protección.

Tal vez usted esté más familiarizado con el endoesqueleto de los vertebrados. El esqueleto interno de los vertebrados proporciona sostén, protección y transmite fuerzas musculares. Miembros de la clase de los condrictios (tiburones y rayas) poseen esqueletos de cartílago, pero en la mayoría de los vertebrados el esqueleto consta principalmente de hueso. Muchos huesos forman sistemas de palancas que transmiten fuerzas musculares. Los huesos almacenan calcio y son importantes para mantener niveles homeostáticos de calcio en la sangre.

El esqueleto vertebrado tiene dos divisiones principales

Las dos divisiones principales del esqueleto vertebrado son los esqueletos axial y apendicular (**FIGURA 40-5**). El **esqueleto axial**, localizado a lo largo del eje central del cuerpo, consta del cráneo, la columna vertebral y el esternón (hueso del pecho). El **esqueleto apendicular** consta de los huesos de las extremidades (brazos y piernas) más los huesos que forman la cintura escapular (hombro) y la mayoría de la cintura pélvica (cadera); estas cinturas unen las extremidades con el esqueleto axial.

El **cráneo**, la estructura ósea de la cabeza, consta de los huesos craneales y faciales. En el humano, 8 huesos craneales encierran el cerebro y 14 huesos forman la porción facial del cráneo. Varios huesos craneales que son de una pieza en humanos adultos resultan de la fusión de 2 o más huesos que están separados en el feto o recién nacido.

La columna de los vertebrados, o **columna vertebral**, sostiene al cuerpo y soporta su peso. En los humanos, consta de 24 **vértebras** y 2 huesos compuestos de vértebras fusionadas: el **sacro** y el **cóccix**. La columna vertebral consta de la región **cervical** (cuello) con 7 vértebras, la región **torácica** (tórax) con 12 vértebras, la región **lumbar** (espalda) con 5 vértebras, la región del **sacro** (pelvis) con 5 vértebras fusionadas y la región **coccígea**, también compuesta por vértebras fusionadas.

La **caja torácica** es una "canasta" ósea formada por el **esternón** (hueso del pecho), las vértebras torácicas y, en mamíferos, 12 pares de costillas. La caja torácica protege los órganos internos del pecho, incluyendo el corazón y los pulmones. También sostiene la pared torácica, evitando que se colapse cuando el diafragma se contrae en cada respiración. Cada par de costillas está unido dorsalmente a una vértebra por separado. De los 12 pares de costillas, los 7 primeros están unidos ventralmente al esternón, los 3 siguientes están unidos indirectamente por cartílago y los 2 últimos, las "costillas flotantes", carecen de unión con el esternón.

La **cintura escapular** consta de dos **clavículas** y dos omóplatos, o **escápulas**. La **cintura pélvica** consta de un par de huesos largos, cada uno compuesto por 3 huesos fusionados de la cadera. Mientras la cintura pélvica está fusionada con seguridad a la columna vertebral, la cintura escapular está unida de manera suelta y flexible a ésta por músculos.

Cada extremidad humana consta de 30 huesos y termina en cinco **dígitos**, los dedos de la mano y del pie. Los apéndices más especializados de otros tetrápodos pueden caracterizarse por tener cuatro dígitos (como el cerdo), tres (el rinoceronte), dos (el camello) o uno (el caballo).

Un hueso largo típico amplifica el movimiento generado por los músculos

El radio, uno de los dos huesos del antebrazo, es un hueso largo típico (**FIGURA 40-6**). Sus numerosas uniones musculares están dispuestas de modo que el hueso rota alrededor de su eje largo y opera como una palanca, amplificando el movimiento generado por los músculos. Por sí mismos, los músculos no pueden acortarse lo suficiente para producir grandes movimientos de las partes del cuerpo a las que están unidos.

Como otros huesos, el radio está cubierto por una membrana de tejido conectivo, el **periostio**, al que están unidos los tendones y ligamentos musculares. El periostio puede producir nuevas capas de hueso,

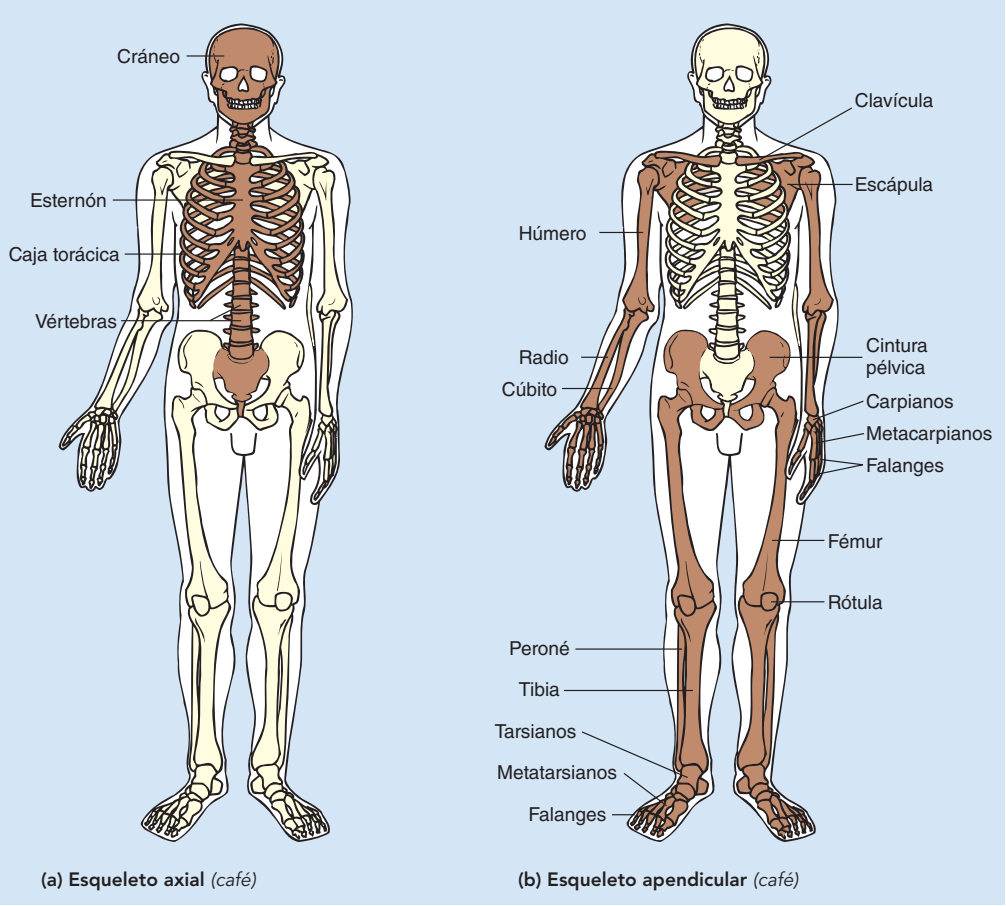


FIGURA 40-5 ***Animada*** **El sistema óseo humano**
Aquí sólo se nombran algunos de los 206 huesos identificados.

aumentando así su diámetro. El eje principal de un hueso largo es su **diáfisis**; cada extremo extendido es una **epífisis**. En los niños, un disco de cartílago, la **metáfisis**, está entre la epífisis y la diáfisis. Las metáfisis son centros de crecimiento que desaparecen en la madurez, convirtiéndose en vagas **líneas epifisiarias**. Los huesos largos tienen una cavidad central que contiene **médula ósea**. La médula ósea amarilla consta principalmente de un tejido conectivo graso; la médula roja en ciertos huesos produce células sanguíneas.

El radio tiene una delgada cubierta externa de **hueso compacto** muy densa y dura. El hueso compacto se encuentra principalmente cerca de las superficies de un hueso, donde proporciona gran resistencia. Recuerde del capítulo 39 que el hueso compacto consta de unidades en forma de huso entrelazadas llamadas **osteonas** (vea la figura 39-2). En el interior de un osteona dentro de pequeñas cavidades denominadas **lagunas,** se encuentran los **osteocitos** (células óseas). Las lagunas están dispuestas en círculos concéntricos alrededor de **canales haversianos** centrales. Los vasos sanguíneos que nutren el tejido óseo pasan por los canales haversianos. Los osteocitos están unidos por extensiones filiformes de su citoplasma que se extienden a través de canales estrechos denominados *canalículos*.

El interior de la delgada concha de hueso compacto es un relleno de **hueso esponjoso** que proporciona resistencia mecánica. El hueso esponjoso consta de una red de delgadas hebras de hueso. Sus espacios están rellenos de médula ósea.

Los huesos se remodelan durante toda la vida

Durante el desarrollo del feto, los huesos se forman de dos maneras. Los huesos largos, como el radio, se desarrollan a partir de plantillas de cartílago en un proceso denominado **desarrollo endocondral del hueso**. Un hueso empieza a osificarse (a convertirse en hueso) en su diáfisis y en las epífisis se desarrollan sitios secundarios de producción ósea. La parte del hueso entre las regiones osificadas puede crecer. Por último, las regiones osificadas se fusionan. Por el contrario, otros huesos, incluyendo los externos y planos del cráneo, se desarrollan a partir de un andamio no cartilaginoso de tejido conectivo. Este proceso se conoce como **desarrollo intramembranoso de los huesos**.

Los **osteoblastos** son células de formación de los huesos. Secretan la proteína colágeno, que forma las resistentes fibras del hueso. El compuesto hidroxiapatita, integrado principalmente por fosfato de calcio, está presente en el fluido intersticial (líquido en los tejidos). Cristaliza de manera automática alrededor de las fibras de colágeno para formar la dura matriz del hueso. A medida que la matriz se forma alrededor de los osteoblastos, éstos quedan aislados dentro de las lagunas. Los osteoblastos atrapados se denominan entonces **osteocitos**.

Los huesos son modelados durante el crecimiento y remodelados continuamente durante toda la vida en respuesta a esfuerzos físicos y otras demandas cambiantes. A medida que los músculos se desarrollan en respuesta a actividad física, los huesos a los que están unidos se vuelven más gruesos y fuertes. A medida que un hueso crece, el tejido se elimina de su interior, especialmente de las paredes de la cavidad medular.

Los **osteoclastos** son células grandes con múltiples núcleos que descomponen (reabsorben) el hueso. Los osteoclastos se mueven secretando iones de hidrógeno que disuelven los cristales y enzimas que digieren el colágeno. Los osteoclastos y los osteoblastos son sinérgicos; juntos conforman los huesos. El proceso de remodelación es extensivo: ¡el esqueleto humano adulto es sustituido por completo cada 10 años!

En la *osteoporosis*, la enfermedad ósea progresiva y degenerativa más común, la reabsorción del hueso se lleva a cabo más rápido que la formación del mismo. Los pacientes pierden tanta masa ósea que sus huesos se vuelven frágiles, lo cual aumenta bastante el riesgo de fracturas. La mayoría de los medicamentos usados para tratar la osteoporosis inhiben la reabsorción ósea mediada por los osteoclastos. Una adición reciente al arsenal del tratamiento estimula que los osteoplastos promuevan la formación de hueso.

Las articulaciones son las uniones entre los huesos

Las **uniones**, o articulaciones, son sitios de enlace entre dos o más huesos. Las articulaciones facilitan la flexibilidad y el movimiento. En

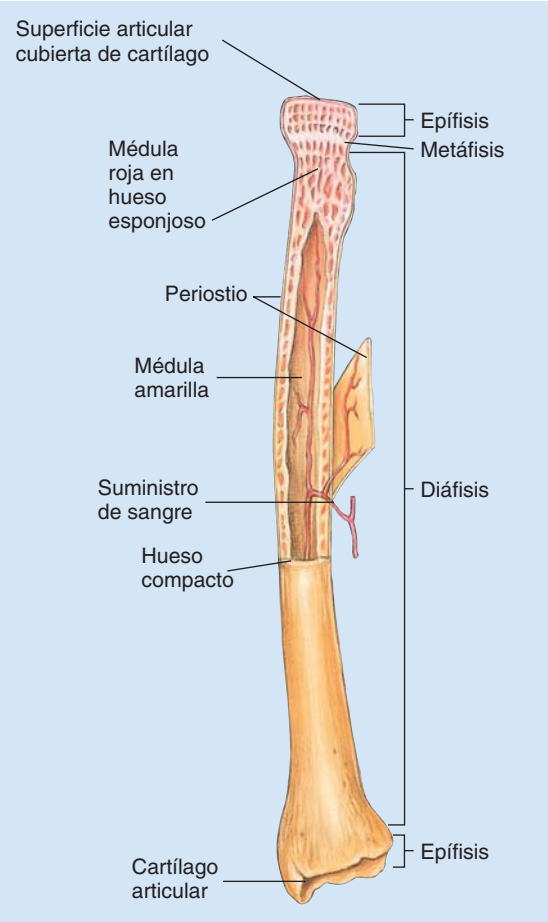


FIGURA 40-6 ***Animada*** **Un hueso largo típico**
Un hueso largo tiene una delgada capa de hueso compacto y un relleno de hueso esponjoso que contiene la médula.

la articulación, la superficie externa de cada hueso consta de cartílago articular. Una manera de clasificar las articulaciones es según el grado de movimiento que permiten. Las *suturas* entre los huesos del cráneo humano son **articulaciones inmóviles**. En una sutura los huesos se mantienen unidos por medio de una delgada capa de denso tejido conectivo fibroso, que puede ser sustituido por hueso en el adulto. Las articulaciones **ligeramente móviles**, que se encuentran entre las vértebras, están hechas de cartílago y ayudan a absorber los golpes.

La mayoría de las articulaciones son **uniones con libertad de movimiento**. Cada una está encerrada por una cápsula articular de tejido conectivo y revestida por una membrana que secreta un lubricante denominado **líquido sinovial**. Este líquido viscoso reduce la fricción durante el movimiento y absorbe golpes. La cápsula articular suele estar reforzada por **ligamentos**, bandas de tejido conectivo fibroso que unen los huesos y limitan el movimiento en la articulación.

Con el tiempo y el uso, las articulaciones se desgastan. En la *osteoartritis*, un grupo común de enfermedades de las articulaciones, la reparación del cartílago no se mantiene al día con la degeneración y el cartílago articular se desgasta. Puede ocurrir inflamación de la cápsula articular, y el hueso crece de más o pueden desarrollarse espolones. En la *artritis reumatoide*, una enfermedad autoinmune, la membrana sinovial se engrosa e inflama. El líquido sinovial se acumula, ocasionando presión, dolor, rigidez y deformación progresiva, produciendo pérdida de la función.

Repaso

- ¿Qué funciones lleva a cabo un esqueleto hidrostático?
- ¿De qué manera contribuyen los septos de un anélido a la eficacia de su esqueleto hidrostático?
- ¿Cuáles son algunas desventajas de un exoesqueleto? ¿Y algunas ventajas?
- ¿Cuáles son los huesos principales en cada división del esqueleto humano?
- ¿Cómo remodelan los osteoblastos y los osteoclastos al hueso?

40.3 CONTRACCIÓN MUSCULAR

OBJETIVOS DE APRENDIZAJE

7 Relacionar la estructura de los músculos de vuelo de los insectos con su función.
8 Describir la estructura de los músculos esqueléticos y sus acciones antagónicas.
9 Enumerar, en sucesión, los eventos que ocurren durante la contracción muscular.
10 Comparar los papeles del glicógeno, el fosfato de creatina y el ATP en el suministro de energía para la contracción muscular.
11 Comparar las estructuras y funciones de los tres tipos de fibras musculares óseas.
12 Describir factores que influyen en la contracción.

La mayoría de los animales poseen la capacidad de moverse de un sitio a otro. En la mayor parte del reino animal, un **sistema muscular** genera las fuerzas mecánicas y el movimiento requeridos para la locomoción y la manipulación de objetos. Los músculos también alimentan muchas acciones fisiológicas necesarias para mantener la homeostasis. Muchos animales poseen sistemas digestivos que empujan los alimentos mediante contracciones peristálticas y corazones que bombean líquidos circulatorios internos. Algunos animales también tienen vasos sanguíneos que mantienen su presión al apretar suavemente.

Los animales con planes corporales muy simples no poseen tejido muscular, aunque todas las células eucariotas contienen la proteína contráctil **actina**. El principal componente de los microfilamentos (vea la figura 4-28), la actina es importante en muchos procesos celulares, incluyendo el movimiento ameboide y la fijación de células a superficies. En la mayoría de las células, la actina está asociada funcionalmente con la proteína contráctil **miosina**. La actina y la miosina están muy organizadas en las fibras musculares.

El músculo de invertebrados varía entre los grupos

Antes en el capítulo se analizaron las células contráctiles del esqueleto hidrostático de las hidras y otros cnidarios. En la mayoría de otros grupos de animales el músculo es un tejido especializado organizado en capas definidas, o bandas como correas. Algunos filos de invertebrados poseen esqueleto y músculo liso. Los moluscos bivalvos, como las almejas, tienen dos conjuntos de músculos para abrir y cerrar las conchas. Su músculo liso especializado, que es capaz de efectuar contracción lenta y sostenida a bajo costo energético, mantiene las dos conchas fuertemente cerradas durante largos períodos, incluso semanas. El músculo estriado, que se contrae rápidamente, se usa para nadar y cerrar la concha con celeridad cuando el molusco está amenazado. Los músculos de los artrópodos son estriados, incluso en las paredes del tracto digestivo.

Los músculos de vuelo de los insectos están adaptados para contracción rápida

Los insectos fueron los primeros animales en los que evolucionó el vuelo, una adaptación que ha contribuido a su impresionante éxito biológico (vea el capítulo 31). La manera precisa en que vuelan los insectos constituye un misterio aerodinámico y los científicos están trabajando para comprender su extraordinaria habilidad para maniobrar. Los músculos de vuelo de los insectos se contraen más rápido que cualquier otro músculo conocido: ¡hasta 1000 contracciones por segundo! No es de extrañar que los músculos de vuelo de los insectos en acción tengan la tasa metabólica conocida más elevada de cualquier tejido muscular.

Como se puede imaginar, los músculos de vuelo de los insectos están estructuralmente bien adaptados a su función. Contienen más mitocondrias que cualquier otra variedad de músculo conocida. Sus mitocondrias también tienen más crestas (pliegues de sus membranas internas) y pueden consumir oxígeno dos veces más rápido que las mitocondrias de los mamíferos. Los músculos de los insectos también están infiltrados en forma muy elaborada con *tráqueas*, delgados tubos llenos de aire que transportan oxígeno directamente a cada fibra.

Muchos insectos deben calentarse antes de volar porque un incremento en la temperatura corporal aumenta la tasa de síntesis de ATP. Las mariposas y algunos otros insectos toman el Sol antes de volar. Las abejas hacen "temblar" sus músculos para aumentar su temperatura corporal.

En el moscardón común, las alas pueden agitarse a 120 ciclos *por segundo*. Sin embargo, en el mismo moscardón, las neuronas que inervan los músculos de vuelo que se contraen con tanta energía les suministran impulsos a la sorprendentemente baja frecuencia de tres por segundo. De hecho, alrededor de 75% de las especies de insectos voladores baten sus alas demasiado rápido para que cada contracción sea controlada por una señal proveniente de la neurona motora. En vez de ello, tienen contracciones musculares **asíncronas**, o indirectas, en las que la contracción muscular no está sincronizada con señales de las neuronas motoras.

En insectos con contracciones musculares asíncronas, los músculos de vuelo estriados no están unidos directamente a las alas. Lo están a las porciones flexibles del exoesqueleto que se articulan con las alas. Las propiedades mecánicas de esta disposición musculoesquelética proporcionan los estímulos para la contracción al estirar las fibras musculares a una alta frecuencia. Cada contracción de los músculos produce "hoyuelos" en el exoesqueleto asociados con una carrera descendente, y algunas veces, dependiendo de la disposición exacta de los músculos, también en la carrera ascendente. Cuando el hoyuelo vuelve a la posición en reposo, los músculos unidos a él se estiran. El estiramiento inicia de inmediato otra contracción y el ciclo se repite. Así, la deformación del exoesqueleto es transmitida como una fuerza a las alas, que se baten con tal rapidez que es posible percibir los sonidos como una nota musical. Sin embargo, para mantener las contracciones se requieren impulsos nerviosos.

De alguna manera los insectos producen una elevación que es superior 20 veces o más a su peso corporal. Una cuestión toral ha sido cómo sus alas batientes generan fuerza suficiente para mantenerlos en el aire. El vuelo de los insectos implica mucho más que sólo el hecho de batir las alas hacia arriba y hacia abajo. El movimiento de aleteo del insecto cambia de dirección y velocidad, y las carreras ascendentes alternan con carreras descendentes a ritmos bastante altos. En cada cambio de carrera, el ala gira alrededor de su eje largo y se inclina en el ángulo justo para la nueva dirección de movimiento.

Los músculos del esqueleto vertebrado actúan de manera antagónica entre sí

Los músculos del esqueleto producen movimientos al tirar de **tendones**, cordones resistentes de tejido conectivo que anclan los músculos al hueso. Los músculos del esqueleto, o sus tendones, pasan a través de una articulación y están unidos a los huesos a cada lado de ella. Cuando el músculo se contrae, tira de un hueso hacia o lejos del otro hueso al que está articulado.

Puesto que los músculos nada más pueden contraerse, sólo pueden tirar; no empujar. Los músculos actúan de manera **antagónica** entre sí, lo que significa que el movimiento producido por uno puede ser invertido por otro. El bíceps, por ejemplo, flexiona (dobla) el brazo, mientras que la contracción del tríceps lo extiende (**FIGURA 40-7**). Así, el bíceps y el tríceps actúan de manera antagónica.

El músculo que se contrae para producir una acción particular se denomina **agonista**. El músculo que produce el movimiento opuesto se denomina **antagonista** Cuando el agonista se contrae, el antagonista está relajado. En general, los movimientos se logran por medio de grupos de músculos que trabajan de manera conjunta, de modo que varios agonistas y antagonistas pueden tomar parte en cualquier acción. Observe que los músculos que son agonistas en un movimiento pueden servir

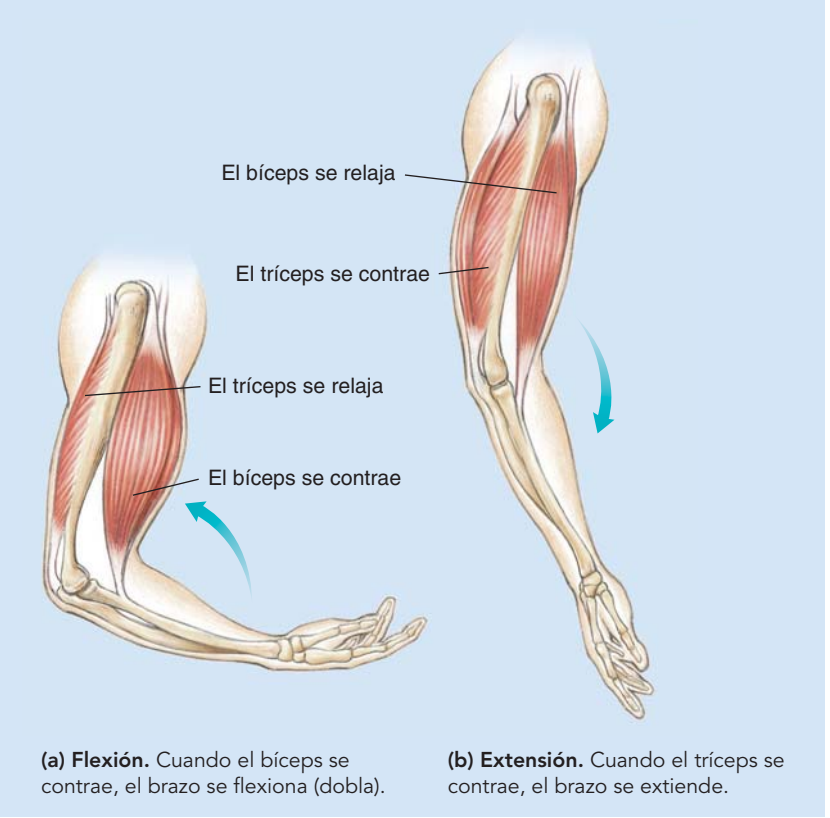


FIGURA 40-7 ***Animada*** **Acción muscular**
Los músculos bíceps y tríceps actúan de manera antagónica.

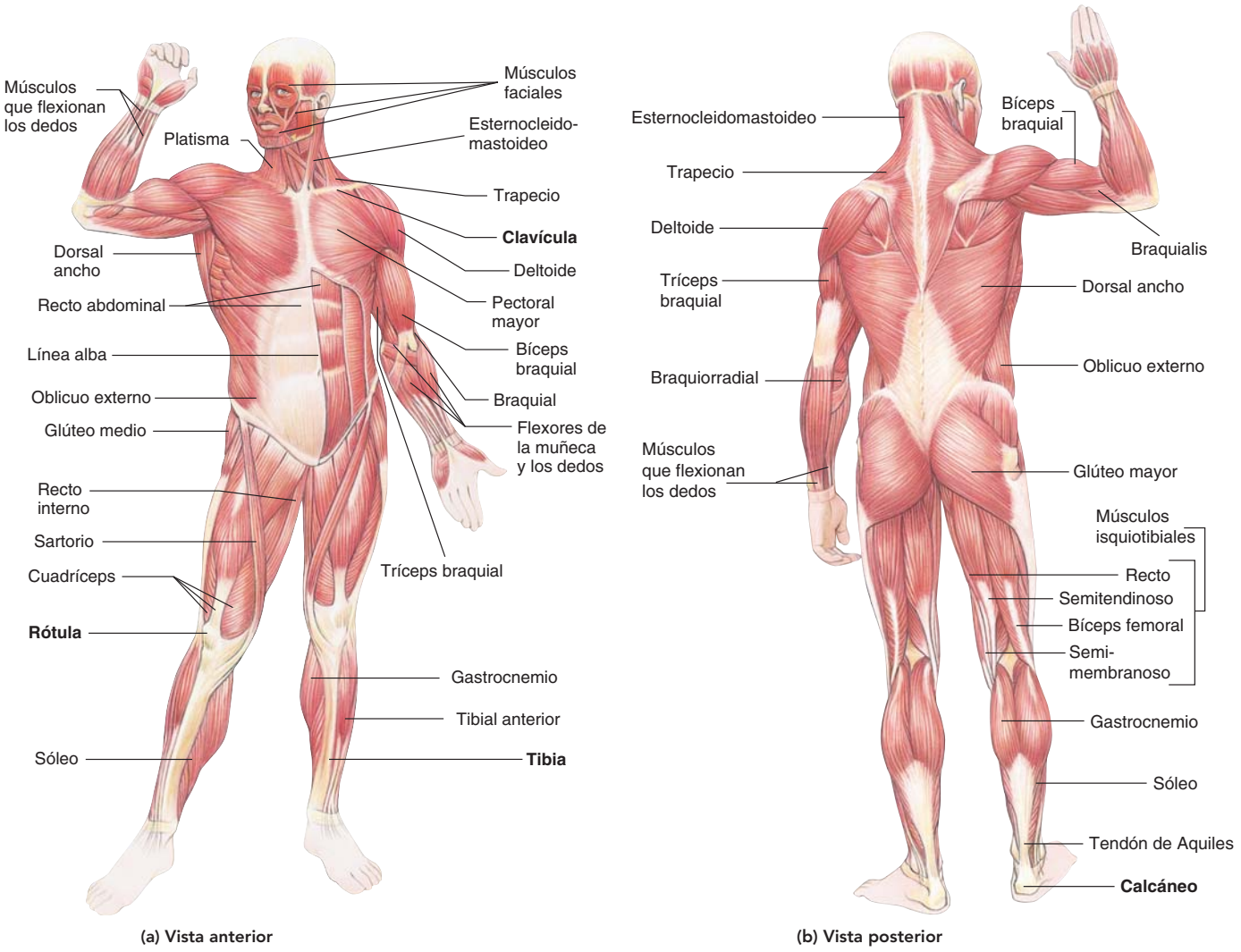


FIGURA 40-8 Algunos músculos superficiales del cuerpo humano
Los rótulos en negritas indican huesos.

como antagonistas en otro. Algunos de los músculos esqueléticos superficiales del cuerpo humano se muestran en la **FIGURA 40-8**.

Un músculo vertebrado puede constar de miles de fibras musculares

El **músculo esquelético** es el tejido más abundante en el cuerpo vertebrado. Sus células elongadas, denominadas **fibras musculares**, están organizadas en haces envueltos por tejido conectivo. El bíceps del brazo, por ejemplo, consta de miles de fibras musculares individuales y sus cubiertas de tejido conectivo.

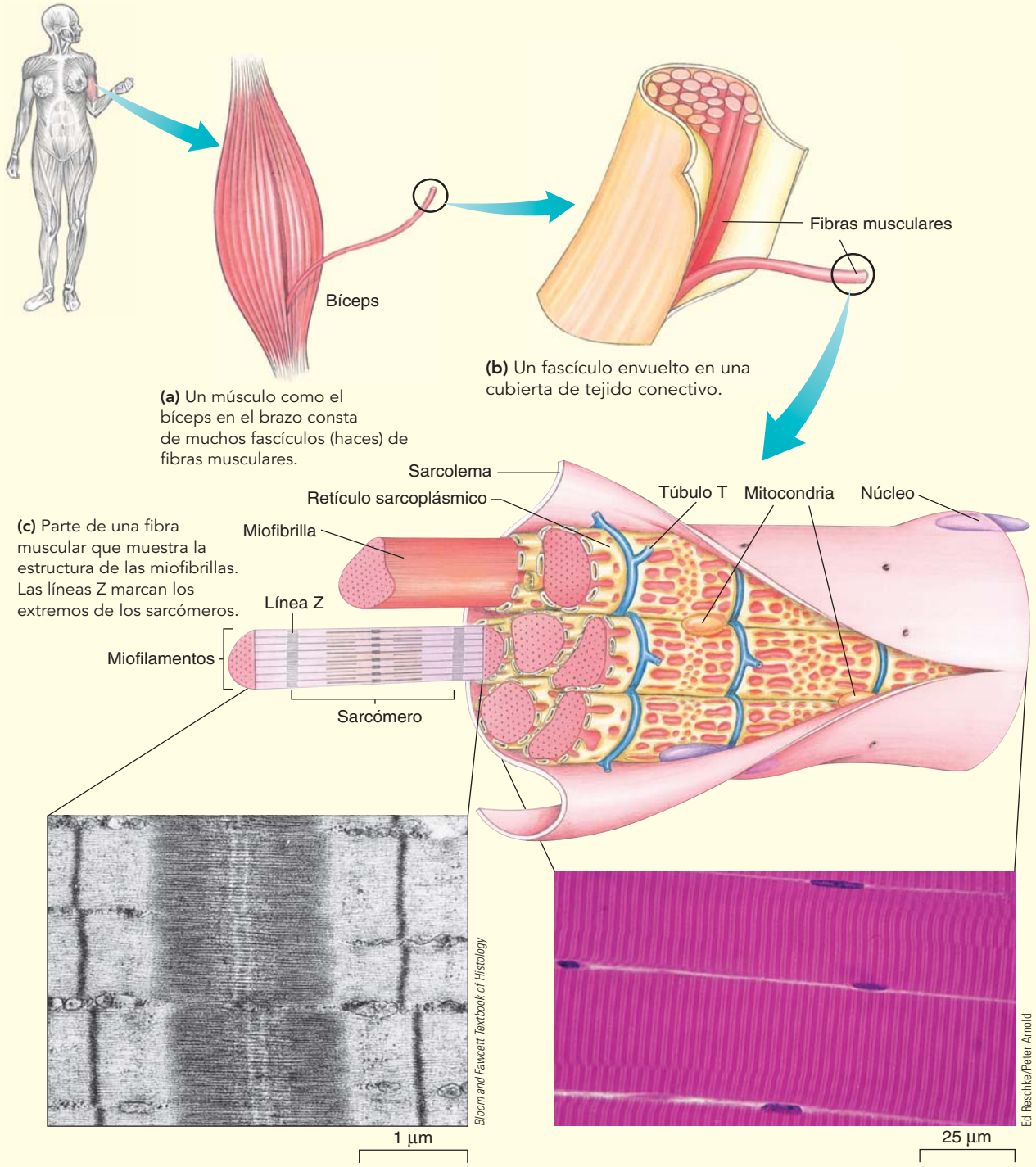
Cada fibra muscular estriada es una larga célula cilíndrica con muchos núcleos (**FIGURA 40-9**). La membrana plasmática, conocida como el **sarcolema** en una fibra muscular, tiene múltiples extensiones hacia dentro que forman un conjunto de **túbulos T** (túbulos transversales). El citoplasma de una fibra muscular se denomina **sarcoplasma** y el retículo endoplásmico se denomina **retículo sarcoplásmico**.

Las **miofibrillas**, que son estructuras filiformes, están dispuestas longitudinalmente a lo largo de la fibra muscular. Constan de estructuras aún más pequeñas, los **miofilamentos**, o simplemente **filamentos**. Hay dos tipos principales de miofilamentos: los filamentos de miosina y los filamentos de actina. Los **filamentos de miosina** son gruesos y constan principalmente de la proteína miosina. Los delgados **filamentos de actina** constan principalmente de la proteína actina; también contienen las proteínas **tropomiosina** y **troponina**, que regulan la interacción de los filamentos de actina con los filamentos de miosina.

Los filamentos de miosina y actina están organizados en unidades repetitivas denominadas **sarcómeros**, las unidades básicas de la contracción muscular. Cientos de sarcómeros unidos extremo con extremo forman una miofibrilla. Los sarcómeros están unidos en sus extremos por medio de un entramado de filamentos denominado **línea Z**. Cada sarcómero consta de filamentos de miosina y actina superpuestos. Los filamentos se traslapan longitudinalmente en las fibras musculares, produciendo el patrón de bandas o estrías transversales del músculo estriado (**FIGURA 40-10**; vea también la figura 40-9). Las bandas se designan con las letras *A*, *H* e *I*.

La **banda I** consta de partes de filamentos de actina de dos sarcómeros adyacentes. La **banda A** es la ancha región oscura que incluye

PUNTO CLAVE Una fibra muscular esquelética contiene miofibrillas filiformes que constan de filamentos de actina y miosina; los filamentos están organizados en unidades repetitivas denominadas sarcómeros.



(a) Un músculo como el bíceps en el brazo consta de muchos fascículos (haces) de fibras musculares.

(b) Un fascículo envuelto en una cubierta de tejido conectivo.

(c) Parte de una fibra muscular que muestra la estructura de las miofibrillas. Las líneas Z marcan los extremos de los sarcómeros.

(d) Micrografía por transmisión de electrones de un músculo estriado

(e) Micrografía que muestra estrías.

FIGURA 40-9 ***Animada*** **Estructura muscular**

El patrón regular de filamentos traslapados proporciona a los músculos esquelético y cardiaco su apariencia estriada.

filamentos de miosina y de actina traslapados. Dentro de la banda A hay una estrecha zona iluminada, la **zona H**, formada exclusivamente de filamentos de miosina; los filamentos de actina no llegan a esta región.

La contracción ocurre cuando los filamentos de actina y miosina se deslizan unos sobre otros

La contracción muscular ocurre cuando los sarcómeros, y por tanto las fibras musculares, se acortan. Esta explicación de contracción muscular, conocida como **modelo de deslizamiento de filamentos**, fue desarrollada en la década de 1950 por dos biólogos ingleses, Hugh Huxley y Andrew Huxley. (No eran parientes. Trabajaron por separado y de manera independiente llegaron a las mismas conclusiones generales casi al mismo tiempo). Gracias a los Huxley, ahora se comprende que el músculo se acorta a medida que los filamentos de miosina y de actina se deslizan unos sobre otros, incrementando su traslapamiento. Puede pensarse en una escalera de extensión. La longitud total de cada sección de la escalera cambia a medida que los extremos se aproximan o alejan entre sí, pero la longitud de cada sección de la escalera permanece igual. Las longitudes de la banda I y de la zona H disminuyen pero ninguno de los filamentos, el de actina o el de miosina, se acorta.

Las **neuronas motoras** transmiten mensajes desde el cerebro o la médula espinal a las fibras musculares. Cuando una neurona motora transmite un mensaje, libera el neurotransmisor **acetilcolina** hacia la **hendidura sináptica**, un pequeño espacio entre la neurona motora y cada fibra muscular. La acetilcolina se une con receptores en cada fibra muscular, ocasionando **despolarización**, un cambio en la distribución de carga eléctrica a través de su sarcolema. La despolarización puede provocar que en la fibra muscular se genere una señal eléctrica o **potencial de acción**.

En una fibra muscular, un potencial de acción es una onda de despolarización que se desplaza a lo largo del sarcolema hacia el sistema de membranas de los túbulos T. La despolarización de los túbulos T abre canales de calcio en el retículo sarcoplásmico y iones de calcio almacenados son liberados hacia las microfibrillas. Los iones de calcio se unen a la proteína troponina en los filamentos de actina, lo cual cambia la forma de la troponina. Este cambio resulta en que la troponina aleja la tropomiosina de los **sitios activos** en el filamento de actina (**FIGURA 40-11**). Estos sitios activos, también denominados **sitios de unión de la miosina**, se explican a continuación.

Un extremo de cada molécula de miosina está plegado en dos estructuras globulares denominadas *cabezas*. Las cabezas redondas de las moléculas de miosina se extienden lejos del cuerpo del filamento de miosina. Cada molécula de miosina también posee una cola larga que se une a otras colas de miosina para formar el cuerpo del filamento grueso. El ATP se une a la miosina cuando la fibra muscular está en reposo (no contraída). La miosina es una trifosfatasa de adenosina (ATPasa), una enzima que divide el ATP para formar ADP y fosfato inorgánico (P_i). La miosina convierte la energía química del ATP en la energía mecánica de los filamentos deslizantes.

Según el modelo actual de contracción muscular, cuando el ATP se divide, al ADP y el P_i inicialmente permanecen sujetos a la cabeza de miosina. La cabeza de miosina (con el ADP y el P_i aún unidos a ella) se encuentra en un estado energizado; está "cargada". La cabeza de miosina se une a un sitio activo expuesto en el filamento de actina, formando un **puente cruzado** que une los filamentos de miosina y actina. Luego se libera el fosfato inorgánico, lo que desencadena un cambio conformacional en la cabeza de miosina. La cabeza de miosina se dobla alrededor de 45 grados en un movimiento de flexión. Este movimiento, la *carrera de fuerza*, acerca el filamento de actina al centro del sarcómero. Durante la carrera de fuerza se libera el ADP.

Un nuevo ATP debe unirse a la cabeza de miosina antes de que la miosina pueda separarse de la actina. Si hay bastantes iones de calcio, el ciclo empieza de nuevo. Una vez energizadas nuevamente, las cabezas de miosina entran en contacto con un segundo conjunto de sitios activos sobre el filamento de actina; este siguiente conjunto está alejado del filamento, más próximo al extremo del sarcómero. El proceso se repite con un tercer conjunto de sitios activos y así sucesivamente. Esta serie de movimientos paso a paso tira del filamento de actina hacia el centro del sarcómero.

Cada vez que la cabeza de miosina se fija, se mueve 45 grados, se separa y luego vuelve a fijarse más lejos a lo largo del filamento de actina, el músculo se acorta. Una forma de visualizar este proceso es suponiendo que las cabezas de miosina participan en un "mano a mano" con los filamentos de actina. Cuando muchos sarcómeros se contraen simultáneamente, contraen al músculo como un todo. La secuencia de eventos en la contracción muscular puede resumirse como sigue:

1. Una neurona motora libera acetilcolina, que se une a receptores en la fibra muscular; la unión ocasiona despolarización y la generación de un potencial de acción.
2. El potencial de acción se dispersa a través de los túbulos T, ocasionando la liberación de Ca^{2+} del retículo sarcoplásmico.
3. El Ca^{2+} se une a la troponina, que entonces experimenta un cambio conformacional; se exponen los sitios activos en los filamentos de actina.
4. El ATP (sujeto a la miosina) se divide y la cabeza energizada de miosina se carga; se une al sitio activo en el filamento de actina, formando un puente cruzado.
5. La liberación de P_i de la cabeza de miosina desencadena la carrera de fuerza.
6. Durante la carrera de fuerza, las cabezas de miosina tiran del filamento de actina hacia el centro del sarcómero, acortando al músculo; se libera ADP.
7. La cabeza de miosina se une al ATP y se libera de la actina. Si la concentración de Ca^{2+} es suficientemente alta, la secuencia se repite desde el paso 3.

Cuando cesan los impulsos de la neurona motora, la enzima acetilcolinesterasa en la hendidura sináptica inactiva la acetilcolina. Las fibras musculares regresan a su estado de reposo. Los iones de calcio son bombeados de vuelta hacia el retículo sarcoplásmico por transporte activo, un proceso que requiere ATP. La eliminación de calcio es el paso clave en la relajación muscular. Sin Ca^{2+}, la tropomiosina cubre de nuevo los sitios activos en los filamentos de actina. Los filamentos de actina se deslizan de regreso a su posición original y el músculo se relaja. Esta serie completa de eventos ocurre en milisegundos.

El ATP da energía a la contracción muscular

Las células musculares a menudo actúan con vigor y necesitan grandes cantidades de energía. Como ya se ha observado, la fuente inmediata de energía para la contracción muscular es el ATP. La energía almacenada en las moléculas de ATP alimenta la carga, la fijación de las cabezas de miosina a los filamentos de actina, la flexión y la liberación de las cabezas de miosina. Observe que se requiere energía, pero no sólo para la atracción ejercida por los puentes cruzados sino también para su liberación de cada sitio activo.

PUNTO CLAVE Un músculo se contrae cuando los filamentos de actina y miosina se deslizan uno sobre otro. La longitud de cada filamento permanece igual

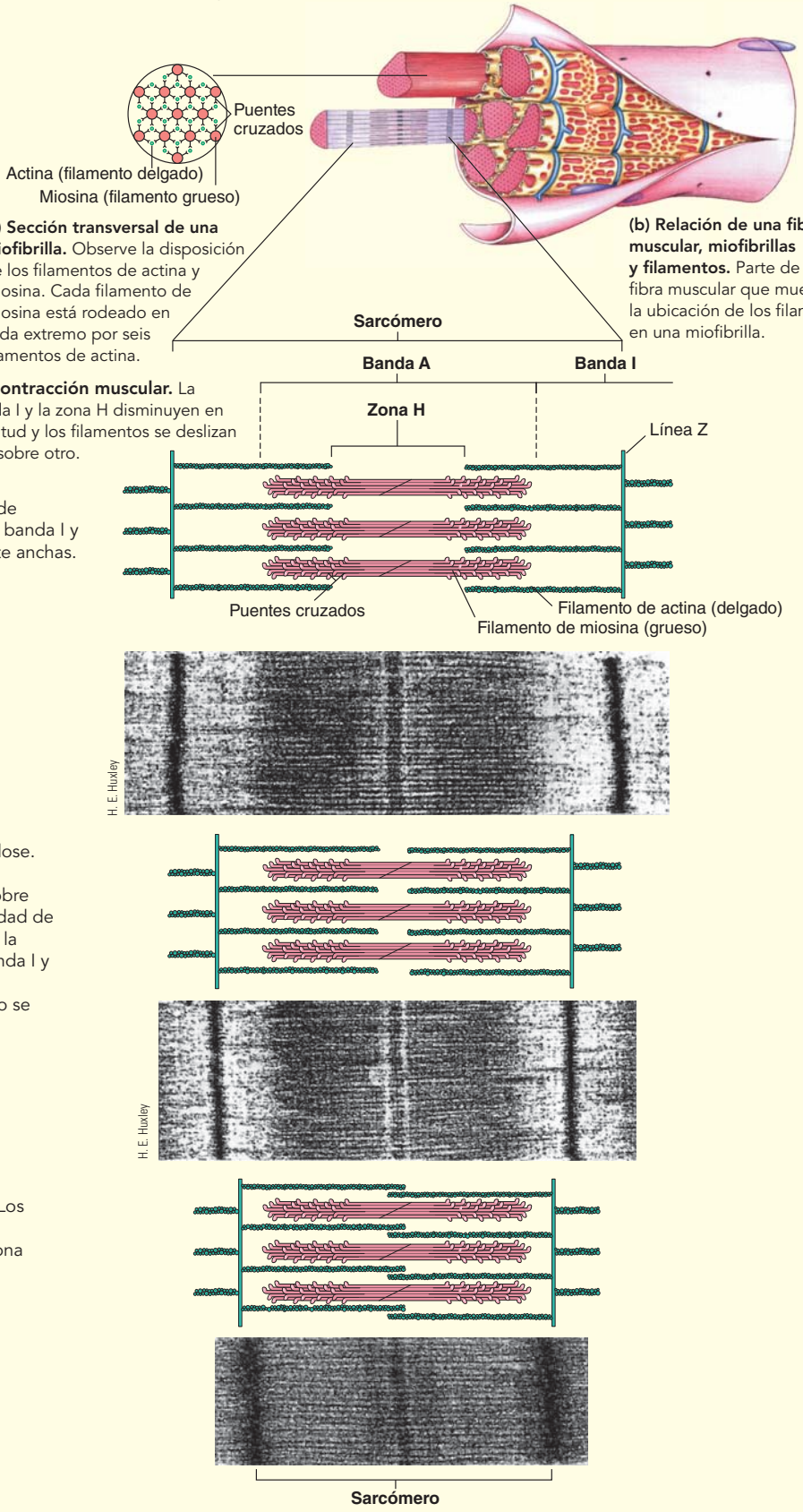


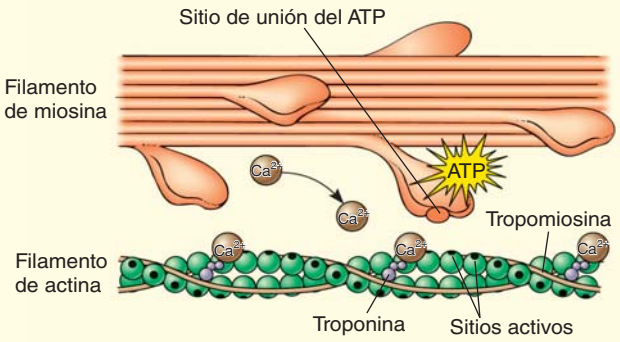
FIGURA 40-10 *Animada* **Modelo de filamentos deslizantes de la contracción muscular**

Los filamentos de miosina y actina están organizados en unidades repetitivas denominadas sarcómeros. A medida que los sarcómeros se achican, la fibra muscular se acorta, pero el tamaño de los filamentos no cambia. (La banda I consta de filamentos de actina de dos sarcómeros adyacentes).

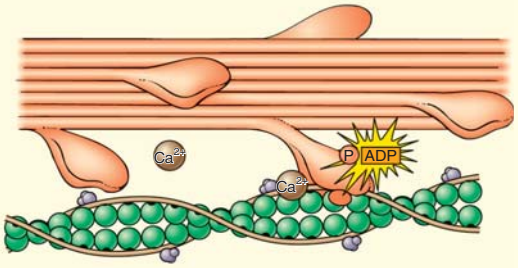
PUNTO CLAVE **La energía del ATP da energía a la contracción muscular. Durante la carrera de fuerza, las cabezas de miosina mueven los filamentos de actina hacia el centro del sarcómero, lo que acorta el músculo.**

1 La acetilcolina (liberada por la neurona motora) se combina con los receptores de las fibras musculares causando despolarización y un potencial de acción.

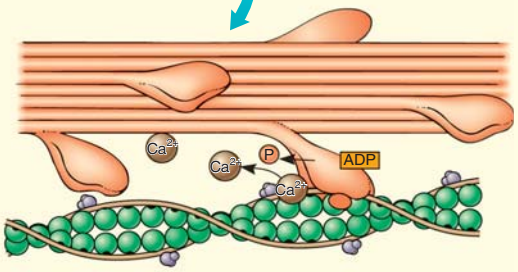
2 El impulso neuronal se dispersa a través de los túbulos T estimulando la liberación de Ca^{2+} desde el retículo sarcoplásmico.



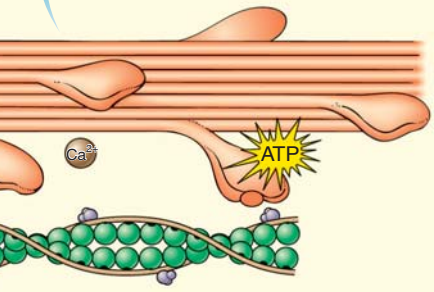
3 El Ca^{2+} se une a la troponina, originando un cambio en la forma. La troponina aleja la tropomiosina, exponiendo los sitios activos en los filamentos de actina.



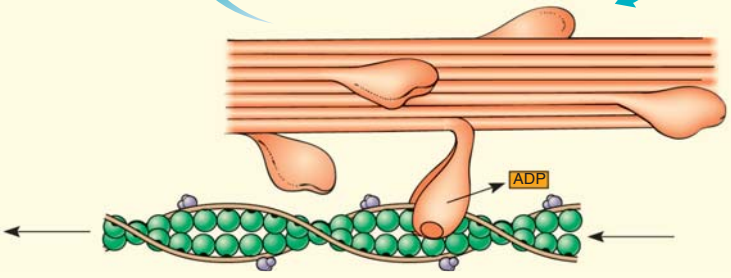
4 El ATP se divide. La cabeza de miosina, ahora cargada, se une al sitio activo expuesto, formando el puente cruzado.



5 Se libera P_i.



7 El complejo actina-miosina se une al ATP y la miosina se separa de la actina.



6 El puente cruzado se flexiona, y el filamento de actina es jalado hacia el centro del sarcómero. Este movimiento es la carrera de fuerza. Se libera ADP.

FIGURA 40-11 ***Animada*** **Contracción muscular: modelo de interacciones de actina y miosina**

Cuando los filamentos de actina se deslizan hacia el centro de sarcómeros individuales de una miofibrilla, el resultado son contracciones. Después del paso 7, el ciclo se repite desde el paso 3 si hay disponibles iones de calcio. En ausencia de iones de calcio, el músculo se relaja.

La *rigidez cadavérica*, la rigidez muscular temporal pero muy marcada que ocurre después de la muerte, resulta del agotamiento del ATP. Cuando ocurre la muerte, la respiración celular cesa y se agota el ATP. No obstante, en el instante de la muerte, muchas fibras musculares están en el proceso de contracción y se han formado puentes cruzados. Debido a que el ATP es esencial para la liberación de las cabezas de miosina, los puentes cruzados permanecen intactos. La rigidez cadavérica no persiste de manera indefinida porque todo el aparato contráctil de los músculos termina por descomponerse, restaurando la flexibilidad. El fenómeno depende de la temperatura, así que dada la temperatura imperante, un médico forense puede determinar la hora de fallecimiento de un cadáver a partir de su grado de rigidez cadavérica.

Las moléculas de ATP pueden proporcionar energía sólo durante unos cuantos segundos de actividad agotadora. Por fortuna, las fibras musculares tienen un compuesto de almacenamiento de energía de respaldo, el **fosfato de creatina**, que puede almacenarse. La energía almacenada en el fosfato de creatina se transfiere al ATP a medida que se necesita. Pero durante ejercicio vigoroso, el suministro de fosfato de creatina se agota rápidamente. Las células musculares deben reponer sus suministros de este compuesto rico en energía.

Las fibras musculares almacenan energía química en el **glicógeno**, un gran polisacárido formado a partir de cientos de moléculas de glucosa. El glicógeno puede ser degradado, produciendo glucosa, que a su vez se degrada en la respiración celular. Cuando se dispone de suficiente oxígeno, se captura suficiente energía de la glucosa para producir las cantidades necesarias de ATP y fosfato de creatina.

Durante un estallido de ejercicio vigoroso, el sistema circulatorio no puede entregar oxígeno suficiente para mantener la demanda de las fibras musculares que lo metabolizan rápidamente. Esto resulta en una **deuda de oxígeno**. En estas condiciones, las fibras musculares descomponen moléculas de combustible de manera anaeróbica (sin oxígeno) por períodos cortos. La fermentación de ácido láctico es un método de generación de ATP en forma anaeróbica, aunque no en grandes cantidades (vea la figura 8-14). El agotamiento del ATP resulta en contracciones más débiles y fatiga muscular. La acumulación del **ácido láctico** como producto residual también contribuye a la fatiga muscular. Los atletas bien entrenados desarrollan la habilidad de tolerar los altos niveles de ácido láctico generados durante la actividad de alto rendimiento. El período de respiración rápida que generalmente sigue al ejercicio extenuante paga la deuda de oxígeno por medio del consumo de ácido láctico.

El tipo de fibras musculares determina la fuerza y la resistencia

En los vertebrados se han identificado tres tipos principales de fibras musculares óseas: oxidativas lentas, glicolíticas rápidas y oxidativas rápidas (**TABLA 40-1**). Las **fibras oxidativas lentas** están bien adaptadas para actividades de resistencia como nadar y correr grandes distancias, y para mantener la postura. Se contraen y fatigan lentamente. Estas fibras requieren un suministro estable de oxígeno. Obtienen la mayor parte de su energía de la respiración aeróbica y son ricas en mitocondrias y capilaridades. Las fibras oxidativas lentas son ricas en **mioglobina**, un pigmento rojo semejante a la hemoglobina, que almacena oxígeno en los glóbulos rojos. La mioglobina mejora la rápida difusión de oxígeno de la sangre hacia los músculos durante el ejercicio agotador. Debido a su mioglobina, las fibras oxidativas lentas son rojas y algunas veces se denominan fibras rojas.

TABLA 40-1 Características de las fibras musculares óseas

Características	Fibras oxidativas lentas	Fibras glicolíticas rápidas	Fibras oxidativas rápidas
Velocidad de contracción	Lenta	Rápida	Rápida
Tasa de fatiga	Lenta	Rápida	Intermedia
Vía principal para la síntesis de ATP	Respiración aeróbica	Glicólisis	Respiración aeróbica
Mitocondrias	Muchas	Pocas	Muchas
Intensidad de contracción	Baja	Alta	Intermedia
Contenido de mioglobina	Alto	Bajo	Alto
Color de la fibra	Rojo	Blanco	Rojo

Las **fibras glicolíticas rápidas** generan bastante energía y realizan movimientos rápidos pero pueden sostener esta actividad sólo durante un corto período. Son importantes en actividades como carreras de velocidad y levantamiento de pesas. Las fibras glicolíticas rápidas se contraen rápidamente, tienen pocas mitocondrias y obtienen la mayor parte de su energía de la glicólisis. Una vez que se ha agotado su suministro de glucógeno, se fatigan con rapidez. Estas fibras tienen bajo contenido de mioglobina y son blancas. (Algunas veces se denominan fibras blancas). Las personas sedentarias tienen más fibras glicolíticas que las personas en buena forma física. Con entrenamiento físico, estas fibras se convierten en fibras oxidativas rápidas.

Las **fibras oxidativas rápidas**, también conocidas como *fibras intermedias*, se contraen rápidamente y tienen una tasa de fatiga intermedia. Así como las fibras oxidativas lentas, son ricas en mitocondrias y obtienen la mayor parte de su ATP de la respiración aeróbica. Tienen alto contenido de mioglobina y son de color rojo.

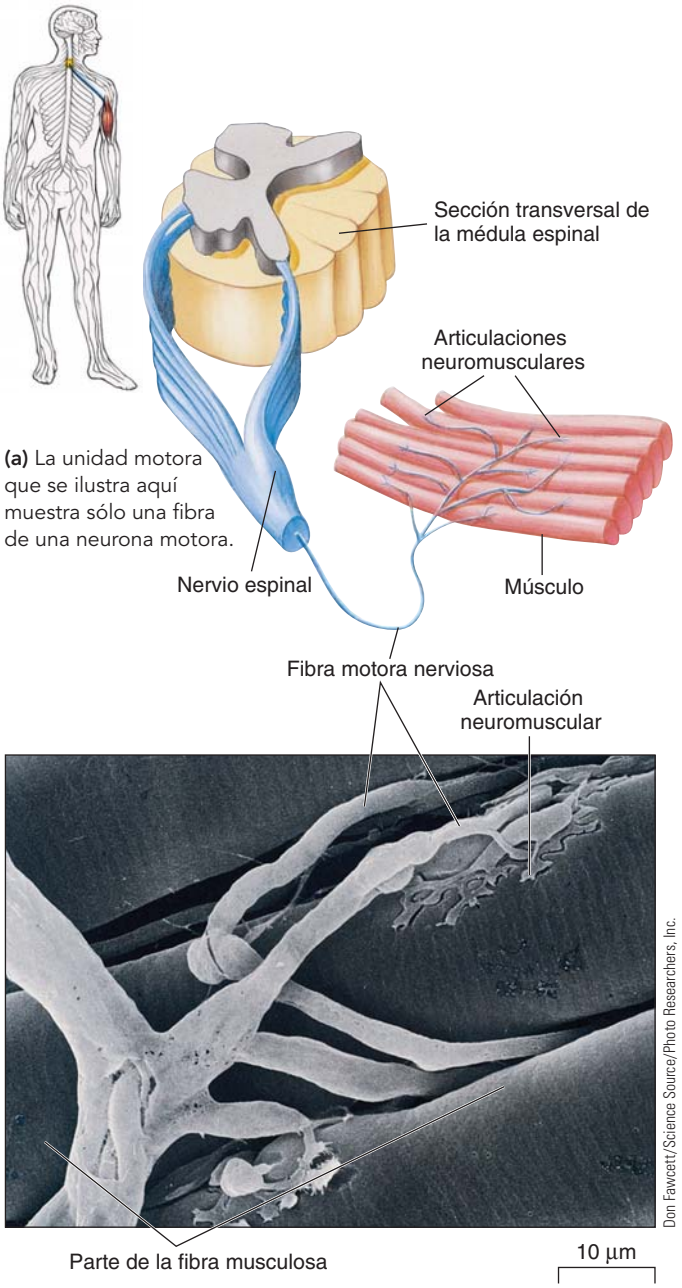
Los músculos completos se pueden especializar en respuestas rápidas o lentas. En los pollos, por ejemplo, los músculos blancos de la pechuga son eficientes para respuestas rápidas, tal vez porque el vuelo corto es un mecanismo de escape para los pollos. No obstante, caminan sobre el piso todo el día; la carne oscura (roja) de la pierna y el muslo es músculo especializado para realizar actividades más sostenidas. Las aves que vuelan tienen músculos pectorales rojos especializados en soportar una actividad sostenida.

En los humanos, la mayoría de los músculos tienen una mezcla de tipos diferentes de fibras. Las proporciones de los tipos de fibras varían entre individuos y de músculo a músculo en la misma persona. El ejercicio aeróbico, como el trote o el ciclismo, aumenta la resistencia. El *entrenamiento aeróbico* aumenta la densidad capilar, el número de mitocondrias y el contenido de mioglobina de las fibras musculares. En *entrenamiento de resistencia*; por ejemplo, levantamiento de pesas, músculos específicos se contraen repetidamente bajo cargas pesadas. Esta acción incrementa el número de filamentos en las fibras musculares, lo que aumenta el tamaño del músculo.

Varios factores afectan la intensidad de la contracción muscular

Además de los tipos de fibras musculares que forman el músculo, la contracción de todo un músculo depende del número de fibras

musculares que se contraen, la tensión desarrollada por cada fibra, la frecuencia de la estimulación, la condición del músculo; por ejemplo, si está fatigado o no, y la carga sobre el músculo. Mientras más fibras musculares se contraen, hay mayor tensión en el músculo. En una **unidad motora**, una neurona motora está conectada funcionalmente con un promedio de 150 fibras musculares (**FIGURA 40-12**). Sin embargo, algunas unidades motoras tienen menos de una docena de neuronas motoras y otras tienen varios cientos. Cada unión de una neurona motora con una fibra muscular se denomina **unión neuromuscular**.



(a) La unidad motora que se ilustra aquí muestra sólo una fibra de una neurona motora.

(b) Micrografía por escaneo de electrones de algunas de las fibras en una unidad motora. Observe cómo las neuronas se ramifican para inervar todas las fibras musculares en la unidad motora.

FIGURA 40-12 ***Animada*** **Una unidad motora**

Una unidad motora consta de una neurona motora y las fibras musculares que inerva.

Mensajes desde el cerebro o la médula espinal activan las unidades motoras. Entre más unidades motoras sean *reclutadas*, más fuertes son las contracciones.

Un factor importante que afecta la tensión de las fibras musculares que se contraen es la frecuencia de la estimulación. En respuesta a un simple y breve estímulo eléctrico, el músculo esquelético se contrae de manera simple y rápida denominada **contracción sencilla**. Cuando un segundo estímulo es recibido antes de que la primera contracción esté completa, las dos contracciones pueden agregarse, proceso denominado **suma** (**FIGURA 40-13**). Típicamente, el músculo esquelético recibe por separado una serie de estímulos sincronizados de modo que casi coinciden. La suma resulta en una contracción continua y sostenida denominada ***tétanos***. Dependiendo de la identidad y el número de las fibras musculares que se contraen tetánicamente, es posible ensartar una aguja, mecer a un bebé o correr un kilómetro.

Cuando una persona levanta un objeto pesado, pone una carga sobre los músculos involucrados. A medida que aumenta el peso de la carga, los músculos se contraen con más fuerza (dentro de límites).

Aun cuando una persona no está en movimiento, sus músculos se encuentran en un estado de contracción parcial denominada **tono muscular**. En cualquier momento dado, algunas fibras musculares están contraídas, estimuladas por mensajes de las neuronas motoras. El tono muscular es un proceso inconsciente que mantiene a los músculos preparados para la acción. Cuando se corta el nervio motor a un músculo, éste se vuelve débil (completamente relajado o flácido) y termina por atrofiarse (disminuye su tamaño).

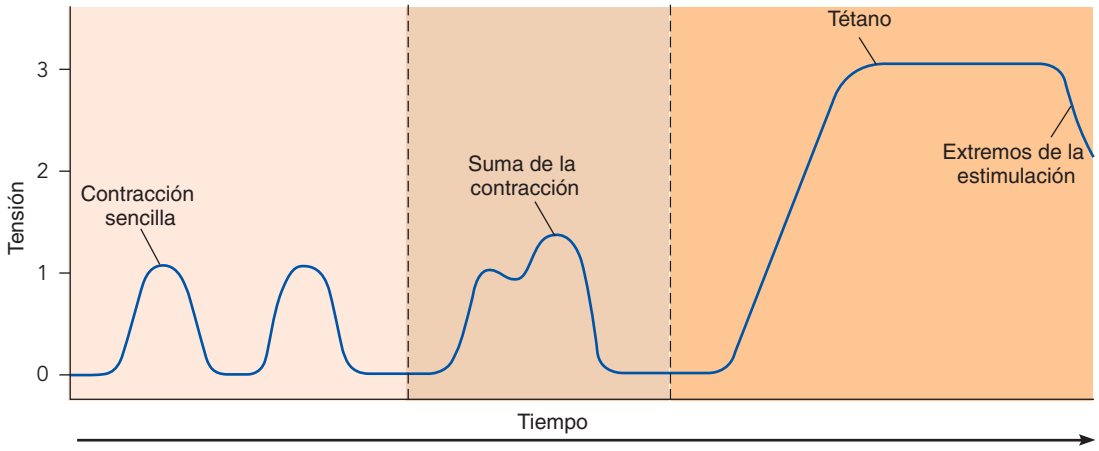
El músculo liso y el músculo cardiaco son involuntarios

En la tabla 39-3 se comparan los tres tipos de músculo vertebrado: esquelético, liso y cardiaco. Los tres tipos de músculo tienen filamentos delgados de actina que se deslizan a lo largo de gruesos filamentos de miocina en respuesta a un incremento en la concentración de iones de calcio. Los tres tipos de músculo usan ATP para alimentar la contracción. No obstante, cada tipo de músculo está especializado para tipos particulares de respuesta. Ni el músculo liso ni el músculo cardiaco están bajo control voluntario.

El **músculo liso** no está sujeto a huesos, sino que forma tubos que se estrechan como el tejido muscular en la pared del cuerpo de la lombriz de tierra. El músculo liso a menudo se contrae en respuesta a estiramiento simple y su acción tiende a ser sostenida. Está bien adaptado para efectuar tareas como regulación de la presión sanguínea mediante contracción sostenida de las paredes de las arteriolas. Aunque el músculo liso se contrae lentamente, se encoge mucho más que el músculo estriado; se estrecha de manera impresionante.

El músculo liso no es estriado porque sus filamentos de actina y miosina no están organizados en miofibrillas o en sarcómeros. Las fibras del tejido muscular liso funcionan como una unidad porque están conectadas por *uniones de brecha* o *uniones comunicantes* (vea el capítulo 5). Las uniones de brecha permiten que las señales eléctricas pasen con rapidez de fibra en fibra. Aunque la contracción del músculo liso básicamente se asemeja a la contracción del músculo esquelético (que ocurre por el mecanismo de filamentos deslizantes), los puentes cruzados en el tejido liso permanecen más tiempo en tensión. Es por esto que se requiere menos ATP para mantener un nivel alto de fuerza.

El **músculo cardiaco** se contrae y relaja a un ritmo alternado, propulsando sangre en cada contracción. ¡La contracción sostenida del músculo cardiaco podría ser desastrosa! Así como las fibras musculares lisas, las fibras musculares cardiacas están acopladas eléctricamente



(a) Cuando se permite que una fibra muscular se relaje por completo y luego es estimulada por segunda ocasión, la segunda contracción es de la misma magnitud que la primera.

(b) Cuando una fibra muscular es estimulada por segunda ocasión antes que esté completamente relajada, la segunda contracción se suma a la primera. El resultado es la suma.

(c) Una descarga de estímulos rápidos no permite que la fibra muscular se relaje entre estímulos. Ocurre una contracción sostenida, denominada tétano.

FIGURA 40-13 ***Animada*** **Suma y tétanos**

por uniones de brecha (denominadas discos intercalados). Cada latido del corazón es iniciado por un *marcapasos*, una masa especializada de músculo cardiaco. Un sistema de conducción transmite la señal a través de todo el músculo cardiaco y el corazón late a un ritmo regular independiente de una inervación. No obstante, la frecuencia cardiaca es regulada, según las necesidades del cuerpo, por neuronas en los centros cardiacos en la médula del cerebro (lo cual se analiza en el capítulo 44).

Repaso

- Describa una fibra muscular ósea. ¿Cuáles son sus dos tipos de filamentos?
- ¿Qué eventos ocurren cuando una fibra muscular se contrae (empieza con liberación de acetilcolina e incluye acción de puente cruzado)?
- ¿Cuál es el papel del ATP en la contracción muscular? ¿Cuáles son las funciones del fosfato de creatina y el glucógeno?
- ¿Qué es la suma?

RESUMEN: ENFOQUE EN LOS OBJETIVOS DE APRENDIZAJE

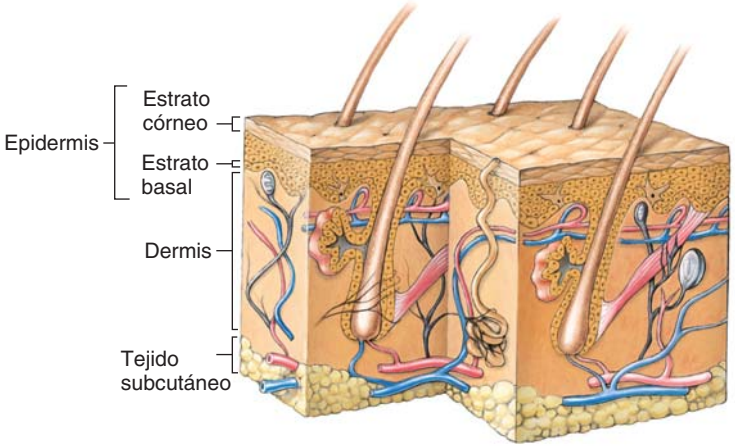
40.1 *(página 843)*

1 Comparar las funciones de los revestimientos epiteliales de invertebrados y vertebrados.

- El **tejido epitelial** protege tejidos subyacentes y puede estar especializado en funciones sensoriales o respiratorias. El epitelio exterior puede estar especializado para secretar sustancias antibacteriales o venenosas.
- En muchos invertebrados el epitelio exterior está especializado en la secreción de una **cutícula** o concha protectora.
- El **sistema integumentario** de los vertebrados incluye la piel y las estructuras que se desarrollan a partir de ésta. La piel de los mamíferos incluye pelo, garras o uñas, glándulas sudoríparas y receptores sensoriales.

2 Relacionar la estructura de la piel de los vertebrados con sus funciones.

- El plumaje de las aves y el pelaje de los mamíferos forman una capa aislante que ayuda a mantener una temperatura corporal constante. La piel de los mamíferos protege el cuerpo del desgaste y rasgaduras que ocurren a medida que interactúa con el ambiente externo. El **estrato córneo**, la capa más superficial de la **epidermis**, consta de células muertas, llenas de **queratina**, una proteína que proporciona resistencia mecánica a la piel y reduce la pérdida de agua. Las células en el **estrato basal** de la epidermis se dividen y son empujadas hacia la superficie de la piel. Estas células maduran, producen queratina y terminan por morir y desprenderse.
- La **dermis** consta de tejido conectivo denso y fibroso. En las aves y los mamíferos, la dermis está sobre una capa de **tejido subcutáneo** compuesto en gran medida por grasa aislante.



40.2 *(página 843)*

3 Comparar la estructura y las funciones de diferentes tipos de sistemas óseos, incluyendo el esqueleto hidrostático, el exoesqueleto y el endoesqueleto.

- El **sistema óseo** sostiene y protege el cuerpo y transmite fuerzas mecánicas generadas por los músculos. Muchos invertebrados de cuerpo suave tienen un **esqueleto hidrostático**; el fluido en un compartimiento corporal cerrado se usa para transmitir fuerzas generadas por células o músculos contráctiles.
- Los **exoesqueletos** son característicos de los moluscos y los artrópodos. El esqueleto artrópodo, compuesto parcialmente de **quitina**, está unido para ser flexible y adaptado para muchos estilos de vida. Este esqueleto inerte no crece, lo cual hace necesario que los artrópodos experimenten **ecdisis** (que **muden**) periódicamente.
- Los **endoesqueletos** de los equinodermos y cordados constan de tejido vivo, por lo que pueden crecer.

4 Describir las divisiones principales del esqueleto de los vertebrados y los huesos que forman cada división.

- El esqueleto vertebrado consta de un **esqueleto axial** y un **esqueleto apendicular**. El esqueleto axial consta de **cráneo**, **columna vertebral**, **caja torácica** y **esternón**. El esqueleto apendicular consta de huesos de los miembros, **cintura escapular** y **cintura pélvica**.

5 Describir la estructura de un hueso largo típico y diferenciar entre los desarrollos endocondrial e intramembranoso del hueso.

- Un hueso largo típico consta de una delgada capa externa de **hueso compacto** que rodea al **hueso esponjoso** interior y una cavidad central que contiene **médula espinal**.
- Los huesos largos se desarrollan a partir de plantillas de cartílago durante el **desarrollo endocondrial del hueso**. Otros, como los huesos planos del cráneo, se desarrollan a partir de un modelo de tejido conectivo no cartilaginoso por **desarrollo intramembranoso del hueso**.
- Los **osteoblastos**, células que producen hueso, y los **osteoclastos**, células que descomponen el hueso, trabajan juntos para darle forma al hueso y remodelarlo.

CENGAGENOW™ **Aprenda más sobre el sistema óseo humano y un hueso largo típico haciendo clic en las figuras en CengageNOW.**

6 Comparar los tipos principales de articulaciones en los vertebrados.

- Las **articulaciones** son uniones de dos o más huesos. Los **ligamentos** son bandas de tejido conectivo que unen los huesos y limitan el movimiento en la articulación. Las suturas del cráneo son **articulaciones inmóviles**. Las articulaciones entre las vértebras son **articulaciones ligeramente móviles**. Una **articulación con libertad de movimiento** está encerrada por una cápsula de la articulación revestida con una membrana que secreta **líquido sinovial**.

40.3 *(página 848)*

7 Relacionar la estructura de los músculos de vuelo de los insectos con su función.

- Un gran número de mitocondrias y tráqueas (tubos de aire) presentes en los músculos de vuelo de los insectos sostienen la alta tasa metabólica requerida para volar.

8 Describir la estructura de los músculos esqueléticos y sus acciones antagónicas.

- Un **sistema muscular** se encuentra en la mayoría de los filos invertebrados y en los vertebrados. A medida que el tejido muscular se contrae (encoge), mueve partes del cuerpo al tirar de ellas.
- Los músculos del esqueleto vertebrado tiran sobre **tendones**, cuerdas de tejido conectivo que fijan los músculos a los huesos. Cuando un músculo se contrae, tira de un hueso hacia otro hueso que lo articula o lejos de éste.
- Los músculos esqueléticos actúan de manera **antagónica** entre sí. El músculo que produce una acción particular es el **agonista**; el **antagonista** produce el movimiento opuesto.
- Un músculo esquelético como el bíceps es un órgano constituido por cientos de **fibras musculares**. Cada fibra consta de **miofibrillas** filiformes compuestas de **miofilamentos** o simplemente **filamentos** más pequeños. Las estrías de las fibras musculares óseas reflejan el traslape de sus **filamentos de actina** y sus **filamentos de miosina**. Un **sarcómero** es una unidad contráctil de filamentos de actina (delgados) y miosina (gruesos).

9 Enumerar, en sucesión, los eventos que ocurren durante la contracción muscular.

- La **acetilcolina** liberada por una neurona motora se une con receptores sobre la superficie de una fibra muscular. Esto puede ocasionar **despolarización** del sarcolema y la transmisión de un **potencial de acción**. El potencial de acción se dispersa a través de los **túbulos T**, liberando iones de calcio desde el **retículo sarcoplásmico**.
- Los iones de calcio se unen a la **troponina** en los filamentos de actina, ocasionando que la troponina cambie de forma. La troponina lleva a la **tropomiosina** lejos de los sitios de unión en los filamentos de actina.
- El ATP se une a la miosina; el ATP se divide, colocando la cabeza de miosina en un estado energético alto (se "carga"). Las cabezas de miosina energizada se fijan a los sitios de unión expuestos en los filamentos de actina, formando **puentes cruzados** que unen los filamentos de miosina y actina.
- Después de que la miosina se fija al filamento de actina, el puente cruzado se flexiona a medida que se libera fosfato. Ésta es la carrera de fuerza, que tira del filamento de actina hacia el centro del sarcómero. Durante la carrera de fuerza se libera ADP.
- La cabeza de miosina se une a un nuevo ADP, que deja que la cabeza de miosina se suelte de la actina. En la medida que la concentración de iones de calcio permanece elevada, el nuevo ATP se divide y la secuencia se repite. La miosina se fija a los nuevos sitios activos de modo que los filamentos se deslizan uno sobre el otro y el músculo continúa encogiéndose.

10 Comparar los papeles del glicógeno, el fosfato de creatina y el ATP en el suministro de energía para la contracción muscular.

- El ATP es la fuente de energía inmediata para la contracción muscular. La hidrólisis del ATP proporciona la energía para "cargar" la miosina. El tejido muscular tiene un compuesto de almacenamiento de energía intermedio, **fosfato de creatina**. El **glicógeno** es el combustible almacenado en las fibras musculares.

11 Comparar las estructuras y funciones de los tres tipos de fibras musculares óseas.

- Las **fibras oxidativas lentas** están especializadas para realizar actividades de resistencia. Se contraen y se fatigan lentamente, son ricas en mitocondrias y obtienen la mayor parte de su ATP de la respiración aeróbica. Estas fibras son de color rojo porque poseen un alto contenido de **mioglobina**, un pigmento rojo que almacena oxígeno.
- Las **fibras glicolíticas rápidas** generan una gran cantidad de energía durante un breve período. Estas fibras blancas se contraen y se fatigan rápido, tienen pocas mitocondrias y usan glicólisis como vía principal para la síntesis de ATP.
- Las **fibras oxidativas rápidas** están especializadas en respuesta rápida. Se contraen rápido, tienen una tasa de fatiga intermedia, son ricas en mitocondrias y obtienen la mayor parte de su ATP de la respiración aeróbica. Poseen alto contenido de mioglobina y son de color rojo.

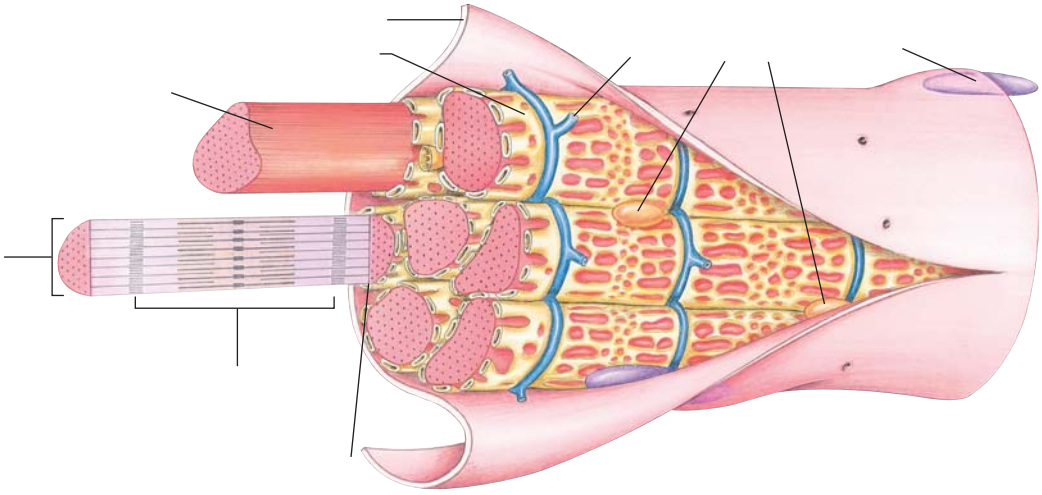
12 Describir factores que influyen en la contracción.

- La contracción de todo un músculo depende de varios factores, incluyendo el número de fibras musculares que se contraen, la tensión desarrollada por cada fibra, la frecuencia de la estimulación, la condición del músculo y la carga sobre él.
- Una **unidad motora** consta de todas las fibras musculares óseas estimuladas por una sola neurona motora. Los mensajes del cerebro o la médula espinal activan unidades motoras. Mientras más unidades motoras sean *reclutadas*, más fuertes son las contracciones.
- Cuando un músculo esquelético es excitado por un breve estímulo eléctrico, responde con una **contracción sencilla**. Cuando un segundo estímulo es recibido antes de que la primera contracción esté completa, las dos contracciones pueden sumarse, un proceso denominado **suma**. Típicamente, el músculo esquelético es excitado por una serie de estímulos separados, sincronizados de modo que prácticamente coinciden y responde con una contracción continua y sostenida denominada ***tétanos***.
- El **tono muscular** es el estado de contracción parcial característica de los músculos.

CENGAGENOW™ **Explore la acción, estructura y contracción de los músculos, así como de la suma y el tétano haciendo clic en las figuras en CengageNOW.**

EVALÚE SU COMPRENSIÓN

1. En la piel de los vertebrados, las células se dividen activamente en (a) el estrato basal (b) el estrato córneo (c) la dermis (d) la capa con células que contienen queratina (e) estrato basal y estrato córneo
2. Un endoesqueleto (a) suele estar compuesto por tejido muerto (b) está caracterizado por un fluido en un compartimiento cerrado (c) se encuentra principalmente en equinodermos y vertebrados (d) es típico de los equinodermos y los artrópodos (e) requiere que el animal mude
3. ¿Cuál de las siguientes opciones *no* forma parte del esqueleto axial? (a) cráneo (b) columna vertebral (c) cintura pélvica, (d) caja torácica (e) esternón
4. La delgada capa exterior de un hueso largo está hecha de (a) hueso compacto (b) hueso esponjoso (c) epífisis (d) cartílago (e) principalmente condrocitos
5. En el desarrollo endocondrial del hueso, (a) los osteoclastos producen hueso (b) las articulaciones unen fibras (c) el esqueleto consta de cartílago (d) los huesos se desarrollan a partir de plantillas de cartílago (e) los huesos se forman en tejido conectivo no cartilaginoso
6. Todos los animales tienen (a) músculos (b) actina (c) huesos (d) endoesqueleto o exoesqueleto (e) dermis
7. Un compuesto de almacenamiento de energía que puede guardarse en células musculares para uso a corto plazo es (a) la mioglobina (b) el ADP (c) la troponina (d) la miosina (e) el fosfato de creatina
8. La miosina se une a la actina formando un puente cruzado. ¿Qué ocurre a continuación? (a) se libera acetilcolina (b) iones de calcio estimulan la exposición de sitios activos (c) los filamentos se deslizan unos sobre otros y la fibra muscular se encoge (d) se activa la miosina (e) se libera P_i y el puente cruzado se dobla
9. Iones de calcio son liberados desde el retículo sarcoplásmico. ¿Qué ocurre a continuación? (a) se libera acetilcolina (b) se exponen los sitios activos sobre los filamentos de actina (c) los filamentos se deslizan unos sobre otros y la fibra muscular se encoge (d) se activa la miosina (e) se libera P_i y el puente cruzado se dobla
10. Cuando un músculo esquelético es excitado por una serie de estímulos separados sincronizados de modo que prácticamente coinciden, (a) las fibras blancas responden (b) ocurre una contracción sencilla (c) responde con una contracción continua y sostenida denominada tétano (d) las fibras rojas responden (e) se inhibe la suma
11. Los músculos de vuelo de los insectos (a) trabajan mejor a baja temperatura (b) evolucionaron después que las alas de las aves (c) no crean mucha elevación (d) poseen una tasa metabólica extremadamente alta (e) suelen estar fijos directamente al ala y forman la mayor parte de ésta
12. Etiquete el diagrama. (Consulte la figura 40-9c para verificar sus respuestas).

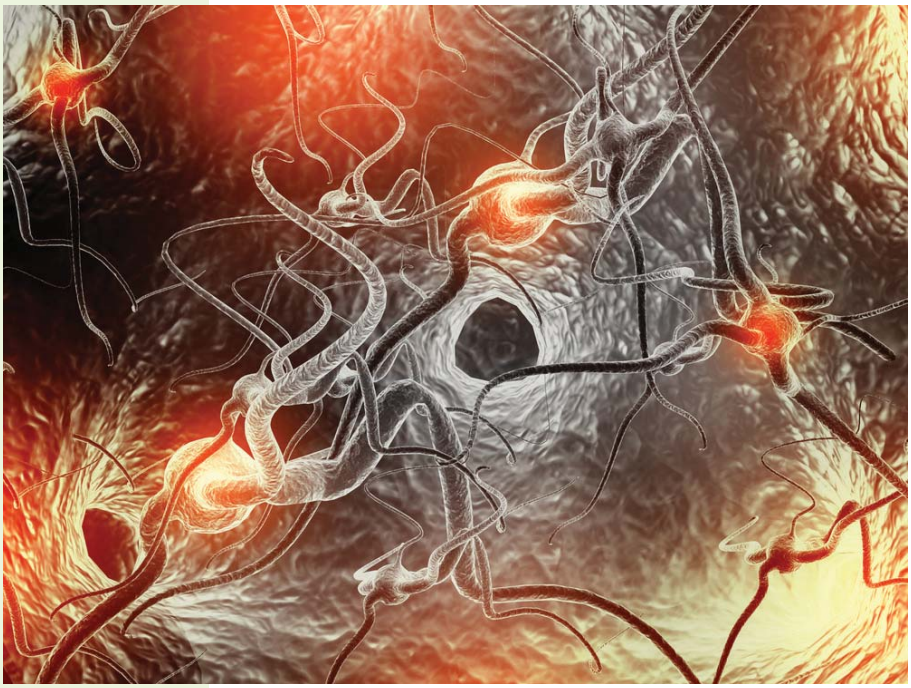


PENSAMIENTO CRÍTICO

1. ¿Cuáles son algunos ejemplos de sostén hidrostático en las plantas?
2. ¿Por qué es importante que un músculo sea capaz de cambiar funciones, funcionando algunas veces como agonista y otras como antagonista?
3. ¿Cuál es la relación funcional entre los tejidos óseo y muscular?
4. **VÍNCULO CON LA EVOLUCIÓN.** En artrópodos y vertebrados han evolucionado sistemas óseos (esqueletos) muy diferentes. ¿Cuáles son algunos beneficios y algunas desventajas de cada tipo de sistema? ¿De qué forma el esqueleto de un insecto es una adaptación al estilo de vida de los insectos?
5. **ANÁLISIS DE DATOS.** Analice la figura 40-13. Con base en la suma de dos estímulos que se muestra en esta gráfica, trace una curva que muestre la suma cuando la fibra muscular es estimulada tres veces.

CENGAGENOW™ **Preguntas adicionales están disponibles en CengageNOW en www.cengage.com/login.**

41 Señalización neuronal



© Rosedesigns/Shutterstock

Células especializadas en el sistema nervioso. Las neuronas activan las células nerviosas en el sistema nervioso humano.

CONCEPTOS CLAVE

41.1 La señalización neuronal implica recepción, transmisión, integración y acción por efectores.

41.2 Las neuronas están especializadas para recibir estímulos y transmitir señales; las células gliales sostienen, protegen y alimentan a las neuronas y pueden modificar las señales neuronales.

41.3 El potencial de reposo de una neurona es mantenido por diferencias en las concentraciones de iones específicos dentro de la célula con respecto al líquido extracelular y por la permeabilidad selectiva de la membrana plasmática a estos iones. La despolarización de la membrana plasmática neuronal en el nivel de umbral genera un potencial de acción, una señal eléctrica que se desplaza como una onda de despolarización a lo largo del axón.

41.4 La mayoría de las neuronas envían señales a otras células al liberar neurotransmisores en sinapsis químicas.

41.5 Durante la integración, las señales neuronales entrantes se suman; las adiciones temporal y espacial pueden llevar a una neurona al nivel de umbral.

41.6 Las neuronas están organizadas en vías específicas denominadas circuitos neuronales que, a su vez, están organizados para formar redes neuronales.

La habilidad de un animal para sobrevivir y mantener la homeostasis depende bastante de cuán eficazmente detecta y responde a los *estímulos*: cambios en su entorno. La mayoría de los animales cuentan con un *sistema nervioso* que toma información, la transmite a la médula espinal y al cerebro, donde es integrada, y luego responde. El sistema nervioso está compuesto principalmente de dos tipos especializados de células: las *neuronas* y las *células gliales* (vea la fotografía). La manera exacta en que los animales responden a estímulos depende de cómo están organizadas y conectadas sus neuronas entre sí. Una sola neurona en el cerebro de los vertebrados puede estar conectada funcionalmente con miles de otras neuronas.

El sistema nervioso es el sistema regulatorio más importante en los animales. La regulación requiere comunicación, y el sistema nervioso transmite información hacia todas las partes del cuerpo y desde ellas. Como aprenderá el lector, el sistema endocrino trabaja con el sistema nervioso para regular muchos comportamientos y procesos fisiológicos. En general, el sistema endocrino proporciona una regulación relativamente lenta y a largo plazo, mientras el sistema nervioso responde en forma rápida, pero breve.

La neurobiología es una de las áreas más emocionantes de la investigación biológica. Algunas áreas activas de investigación incluyen a los *neurotransmisores*, los mensajeros químicos usados por las neuronas para enviar señales a otras neuronas, y los *receptores* que se unen con los neurotransmisores. Algunos neurobiólogos están enfocados en cómo funcionan las redes neuronales en el cerebro en la experiencia cognitiva y emocional. Por ejemplo, los investigadores han identificado recientemente un área de la corteza prefrontal importante en el autocontrol y en la toma de

decisiones. También han identificado circuitos neuronales que parecen ser responsables de nuestras experiencias de dolor y placer físicos.

Un área de investigación muy activa se enfoca en la neurogénesis, la producción de nuevas neuronas. Uno de los puntos de vista más consagrados por el tiempo sobre la función del sistema nervioso era que el cerebro de los mamíferos no puede generar nuevas neuronas después del nacimiento. El premio Nobel Santiago Ramón y Cajal promovió esta idea a principios del siglo XX y el concepto de que se nace con todas las células cerebrales que se tendrán por siempre fue ampliamente aceptado durante casi un siglo. Otra idea perdurable era que las células gliales, las células más comunes en el cerebro, simplemente proporcionan servicios de soporte para las neuronas. Como se analiza en este capítulo, se ha demostrado que estas dos ideas son incorrectas.

Este capítulo se enfoca en la manera en que la información es comunicada por las neuronas y las células gliales. En el capítulo 42 se abordarán los sistemas nerviosos y en el capítulo 43 se explora la recepción sensorial.

41.1 SEÑALIZACIÓN NEURONAL: UNA VISIÓN GENERAL

OBJETIVO DE APRENDIZAJE

1 Describir los procesos presentes en la señalización neuronal: recepción, transmisión, integración y acción por los efectores.

Miles de estímulos bombardean de manera constante a un animal. La supervivencia depende de identificar estos estímulos y responder eficazmente. La información acerca de cada estímulo debe transmitirse *al* sistema nervioso y luego es necesario enviarla *del* sistema nervioso a los músculos (y glándulas). Los animales responden a cambios de temperatura, sonidos, luz, olores y movimientos que pueden indicar la presencia de un depredador o una presa. Señales internas, como hambre, dolor, fluctuaciones en la presión sanguínea o cambios en la concentración de azúcar en la sangre, también demandan respuestas. En la mayoría de los animales, las respuestas a los estímulos dependen de la **señalización neuronal**, transferencia de información por medio de redes de células nerviosas, denominadas **neuronas**. En la mayoría de los animales, la señalización neuronal implica cuatro procesos: recepción, transmisión, integración y acción por los efectores (músculos o glándulas).

La **recepción**, el proceso de detección de un estímulo, es el trabajo de las neuronas y de *receptores sensoriales* especializados como los que hay en la piel, los ojos y los oídos (**FIGURA 41-1**). La **transmisión** es el proceso de enviar mensajes a lo largo de una neurona, de una neurona a otra o de una neurona a un músculo o glándula. En los vertebrados, un mensaje neuronal se transmite de un receptor al **sistema nervioso central** (**SNC**), que consta del cerebro y la médula espinal. Las neuronas que transmiten información al SNC se denominan **neuronas aferentes** (que significa "que llevan a"), o **neuronas sensoriales**.

Las neuronas aferentes suelen transmitir información a las **interneuronas,** o neuronas de asociación, en el SNC. La mayoría de las neuronas, tal vez 99%, son interneuronas. Su función consiste en integrar datos entrantes y salientes. La **integración** implica ordenar e interpretar información sensorial entrante y determinar la respuesta idónea.

Los mensajes neuronales son transmitidos desde el SNC por **neuronas eferentes** (que significa "que se llevan") a **efectores**, músculos y glándulas. Las neuronas eferentes que señalan al músculo esquelético se denominan **neuronas motoras**. La **acción** realizada **por los efectores**

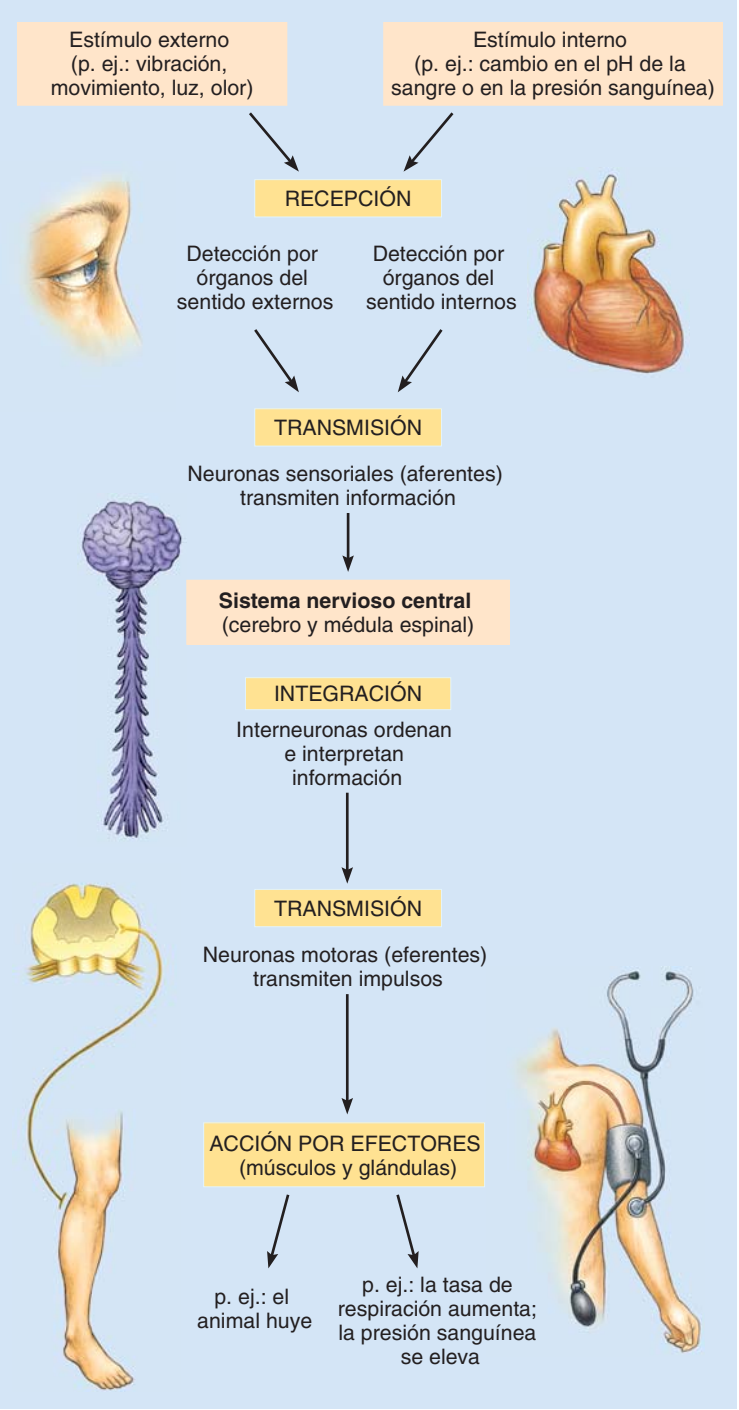


FIGURA 41-1 ***Animada*** **Respuesta a un estímulo**
Sin importar que el estímulo se origine en el mundo exterior o dentro del cuerpo, la información debe ser recibida, transmitida al sistema nervioso central, integrada y luego transmitida a los efectores, que son músculos o glándulas que llevan a cabo alguna acción, la respuesta real.

es la respuesta real al estímulo. Los receptores sensoriales y las neuronas aferentes y eferentes forman parte del **sistema nervioso periférico** (**SNP**). En resumen, la información fluye a través del sistema nervioso en la siguiente secuencia:

recepción por el receptor sensorial ⟶ transmisión por la neurona aferente ⟶ integración por interneuronas en el SNC ⟶ transmisión por la neurona eferente ⟶ acción por los efectores

Repaso

- Suponga que usted está nadando y de repente detecta una aleta de tiburón que se desplaza hacia usted. ¿Qué procesos deben llevarse a cabo en su sistema nervioso antes que pueda escapar?
- ¿Qué ocurre después que las señales neuronales se integran en el SNC?

41.2 NEURONAS Y CÉLULAS GLIALES

OBJETIVOS DE APRENDIZAJE

2 Describir la estructura de una neurona típica y mencionar la función de cada una de sus partes.

3 Mencionar los tipos principales de células gliales y describir las funciones de cada una.

Las neuronas y las células gliales son únicas en el sistema nervioso. Las neuronas están especializadas en recibir y enviar información. Las células gliales sostienen y protegen las neuronas y llevan a cabo muchas funciones regulatorias.

Las neuronas reciben estímulos y transmiten señales neuronales

La neurona está altamente especializada en recibir y transmitir información. Las neuronas producen y transmiten señales eléctricas denominadas **impulsos nerviosos** o *potenciales de acción*. La neurona se diferencia de todas las demás células por sus largos **procesos** (extensiones citoplasmáticas). Analice la estructura de un tipo común de neurona, la neurona multipolar mostrada en la **FIGURA 41-2**.

La porción más grande de la neurona, el **cuerpo de la célula**, contiene al núcleo, la mayor parte del citoplasma y casi todos los organelos. Por lo común, dos tipos de procesos se proyectan desde el cuerpo de la célula de una neurona multipolar. Numerosas dendritas se prolongan desde un extremo, y un largo y único axón se prolonga desde el extremo opuesto. Las **dendritas** son procesos típicamente cortos bastante ramificados especializados en recibir estímulos y enviar señales al cuerpo de la célula. El cuerpo de la célula integra las señales de entrada.

Aunque su diámetro es microscópico, el **axón** puede medir 1 m o más de longitud y puede dividirse, formando ramas denominadas **colaterales del axón**. El axón conduce impulsos nerviosos del cuerpo de la célula a otra neurona o a un músculo o una glándula. El axón se divide en su extremo, formando muchas **ramas terminales** que acaban en **terminales sinápticas**. Las terminales sinápticas liberan **neurotransmisores**, productos químicos que transmiten señales de una neurona a otra o de una neurona a un efector. La unión entre una terminal sináptica y otra neurona (o efector) se denomina **sinapis**. Por lo regular hay un pequeño espacio entre estas dos células.

En los vertebrados, los axones de muchas neuronas fuera del SNC están rodeados por una serie de **células de Schwann**. Las membranas plasmáticas de estas células gliales contienen **mielina**, un material blanco y graso. Las células de Schwann envuelven al axón con sus membranas plasmáticas, formando una cubierta aislante denominada **vaina de mielina**. Los espacios en la vaina de mielina, llamados **nodos de Ranvier**, existen entre células de Schwann consecutivas. En estos puntos el axón no está aislado con mielina. Los axones de más de 2 μm de diámetro tienen vainas de mielina y se describen como *mielinizados*. Los axones cuyo diámetro es menor suelen ser amielínicos.

Ciertas regiones del SNC producen nuevas neuronas

Al principio del capítulo se describió la idea de Ramón y Cajal de que la **neurogénesis**, la producción de nuevas neuronas, no ocurre en el SNC. El cambio de paradigma que ha ocurrido con respecto a este enfoque

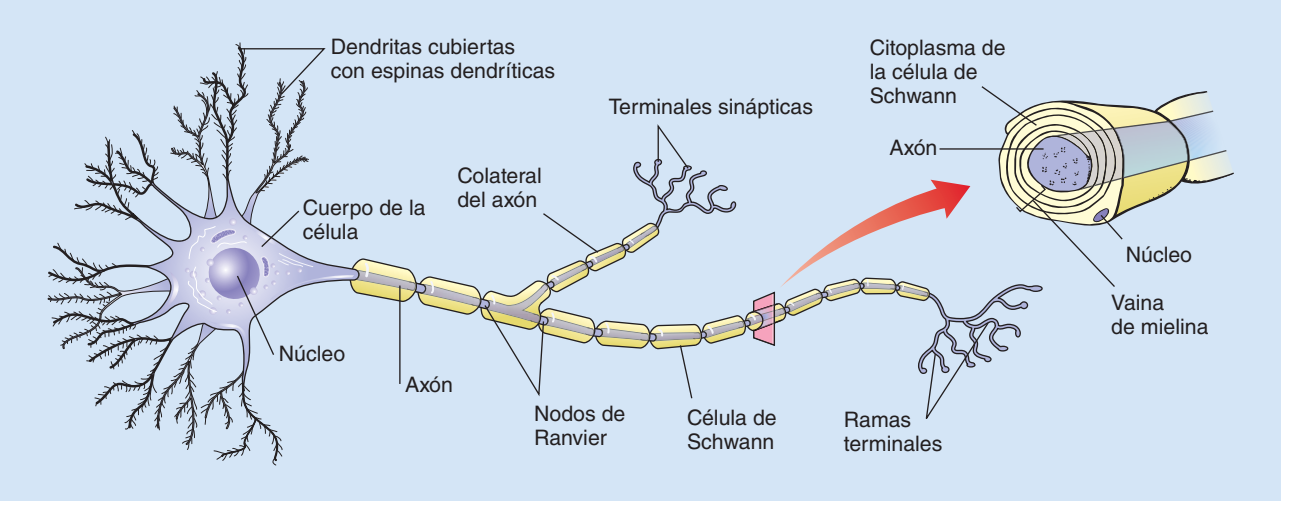


FIGURA 41-2 ***Animada*** **Estructura de una neurona multipolar**

El cuerpo de la célula contiene la mayoría de los organelos. Muchas dendritas y un solo axón se extienden desde el cuerpo de la célula. Las células de Schwann forman una vaina de mielina que rodea el axón envolviendo sus propias membranas plasmáticas alrededor de la neurona a la manera de un rollo de jalea.

demuestra el poder y la importancia del avance de la ciencia. La idea de Ramón y Cajal estaba tan arraigada que durante muchos años los investigadores que intentaron estudiar la cuestión fueron desanimados e ignorados. Incluso las imágenes producidas por un microscopio electrónico que mostraban neuronas dividiéndose fueron ridiculizadas y rechazadas.

Durante la década de 1980, estudios efectuados sobre el cerebro de monos rhesus parecieron apoyar la idea de Ramón y Cajal. No se encontraron neuronas nuevas en los cerebros de los monos. Parecía que la cuestión estaba resuelta. No obstante, en la ciencia este tipo de cuestiones no se resuelven casi nunca. Los investigadores dedicados al estudio de una variedad de problemas en apariencia no relacionados hicieron observaciones que arrojaron nueva luz al tema de la neurogénesis. Durante más de 25 años, Fernando Nottebohm en la Universidad Rockefeller ha estudiado el canto de los pájaros, incluyendo su base neuronal. Nottebohm encontró que los pájaros producen a diario nuevas neuronas en el centro cerebral que regula su canto. Su trabajo fue rechazado al principio como un fenómeno peculiar de los pájaros y no relevante para los mamíferos.

No obstante, otros investigadores, más notablemente la fisióloga Elizabeth Gould en la Universidad de Princeton, han proporcionado datos adicionales que en conjunto han descalificado el concepto de Ramón y Cajal. Gould demostró la proliferación de neuronas en primates. Ella y su equipo de investigación también descubrieron que el estrés daña el cerebro e inhibe la mitosis en las neuronas. Estresaron a ratas recién nacidas al separarlas de sus madres durante 3 horas diarias. Estas ratas no aprendieron cómo manejar el estrés y ya adultas tenían menos neuronas en ciertas áreas de sus cerebros que las ratas de control. Las primeras investigaciones pudieron haber fracasado en mostrar nuevas neuronas en el cerebro porque los animales motivo de estudio estaban en una condición de estrés y la neurogénesis estaba inhibida. Los neurobiólogos coinciden ahora en que la neurogénesis ocurre de manera regular en el cerebro de mamíferos adultos, por lo menos en el bulbo olfatorio y el hipocampo. El paradigma ha cambiado.

Los axones se agregan para formar nervios y tractos

Un **nervio** consta de cientos e inclusive miles de axones envueltos entre sí en tejido conectivo (**FIGURA 41-3**). Es posible comparar un nervio con un cable telefónico. Los axones individuales corresponden a los alambres que corren a lo largo del cable, y las vainas y los revestimientos de tejido conectivo corresponden al aislamiento. Dentro del SNC, los haces de axones se denominan **tractos** o **vías**, en lugar de nervios.

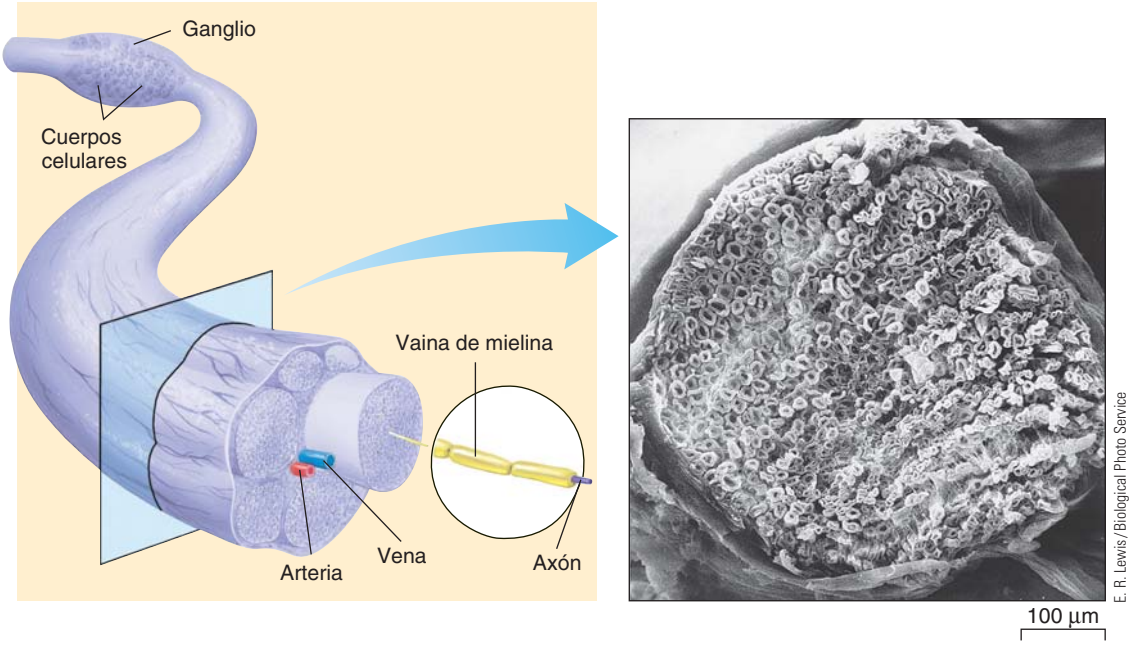
Fuera del SNC, los cuerpos celulares de las neuronas suelen estar agrupados en masas denominadas **ganglios**. Dentro del SNC, los grupos de cuerpos celulares suelen denominarse *núcleos*, en vez de *ganglios*.

Las células gliales desempeñan un papel crítico en la función neuronal

Las **células gliales** en conjunto forman la **neuroglia** (literalmente, "pegamento de los nervios"). Hasta hace poco se consideraba que las células gliales eran pasivas, que simplemente sostenían y protegían a las neuronas. Dotados de tecnología más sofisticada, los investigadores están descubriendo que las células gliales comunican y realizan funciones regulatorias fundamentales.

Más de 75% de las células en el SNC humano son células gliales. Representan alrededor de 50% del volumen del cerebro porque no se ramifican tanto como las neuronas. En el SNC de los vertebrados se encuentran cuatro tipos de células gliales: astrocitos, oligodendrocitos, células ependimarias y microglia (**TABLA 41-1**).

Los **astrocitos** son células gliales en forma de estrella que proporcionan sostén físico para las neuronas, así como suministro de nutrientes. Los astrocitos ayudan a regular la composición del líquido extracelular en el SNC al eliminar el exceso de iones potasio. Esta acción ayuda a mantener la excitabilidad normal de la neurona. Algunos astrocitos ubican los extremos de sus largos procesos sobre vasos sanguíneos en el cerebro. En respuesta, las células endoteliales que revisten las células

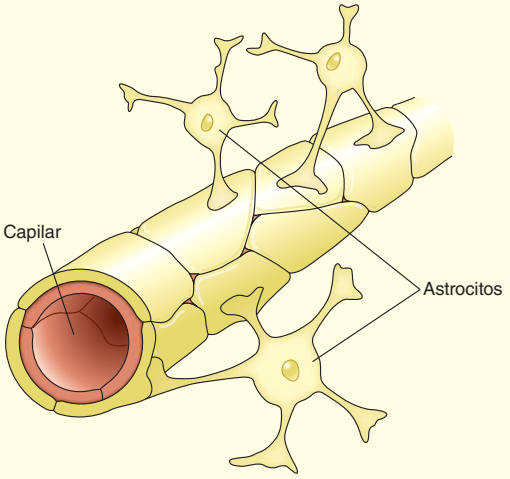
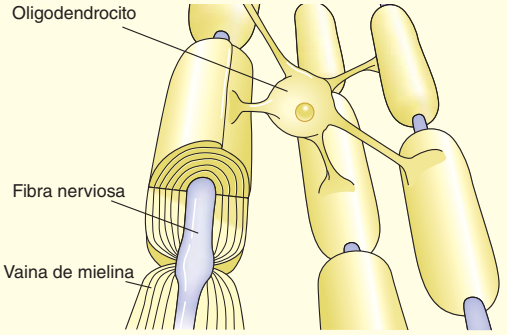
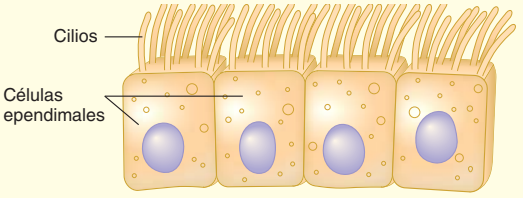
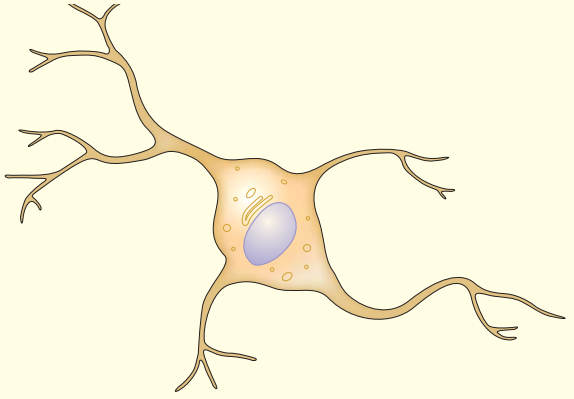


(a) Un nervio consta de haces de axones mantenidos juntos por tejido conectivo. Los cuerpos celulares que pertenecen a los axones de un nervio están agrupados en un ganglio.

(b) Micrografía por escaneo de electrones que muestra una sección transversal a través de un nervio aferente mielinizado de una rana toro.

FIGURA 41-3 ***Animada*** **Estructura de un nervio mielinizado**

TABLA 41-1 Funciones de las células gliales

Tipo de célula glial	Funciones
Astrocitos 	Sostienen físicamente a las neuronas Suministran nutrientes a las neuronas Eliminan el exceso de K^+, lo que ayuda a regular la composición de fluido extracelular en el SNC Inducen a los vasos sanguíneos a formar la barrera hematoencefálica Se comunican entre sí y con las neuronas Inducen la formación de sinapsis y refuerzan la actividad de las sinapsis Responden a los neurotransmisores y ayudan a mantener la recaptación de neurotransmisores Pueden ser importantes en la memoria y el aprendizaje Guían a las neuronas durante el desarrollo embrionario
Oligodendrocitos 	Forman vainas de mielina alrededor de las neuronas en el SNC
Células ependimales 	Revisten cavidades del SNC Ayudan a producir y circular el líquido cefalorraquídeo Pueden funcionar como células madre neuronales
Microglia 	Fagocitosis de bacterias y desechos Liberación de moléculas de señalización que median en la inflamación

sanguíneas forman *uniones estrechas* (vea el capítulo 5) que impiden que muchas sustancias en la sangre entren en el tejido cerebral. Esta pared protectora es la *barrera hematoencefálica*.

Los neurobiólogos han demostrado que los astrocitos están conectados funcionalmente en todo el cerebro. Estas interesantes células gliales pueden participar en la señalización de información al coordinar la actividad entre las neuronas. Se comunican a través de *uniones de brecha* o *uniones comunicantes* y con moléculas de señalización. Aunque los astrocitos pueden generar sólo señales eléctricas débiles, se comunican entre sí y con las neuronas por medio de señales químicas. Parece que los astrocitos responden a neurotransmisores liberados por las neuronas. También ayudan a regular la recaptación del exceso de neurotransmisores de las sinapsis. Los neurobiólogos han demostrado que los neurotransmisores inducen la formación de sinapsis y pueden reforzar la actividad de las sinapsis en el cerebro. Parece que sus acciones son importantes en el aprendizaje y en la memoria.

Los astrocitos desempeñan un papel en el desarrollo al guiar a las neuronas hacia ubicaciones idóneas en el cuerpo. Los neurobiólogos han demostrado que ciertos astrocitos funcionan como células madre en el cerebro y en la médula espinal. Estas células pueden originar nuevas neuronas, androcitos adicionales y ciertas células gliales distintas. Si se les lleva fuera de su entorno normal en el cerebro de los ratones adultos, los androcitos pueden originar células de todas las capas germinales (las capas de tejido embrionario: ectodermo, mesodermo y endodermo). Los androcitos humanos podrían ser usados algún día para producir tipos específicos de células necesarias para tratar varias condiciones médicas.

Los **oligodendrocitos** son células gliales que envuelven a las neuronas en el SNC, formando vainas de mielina aislante a su alrededor. Debido a que la mielina es un excelente aislante eléctrico, su presencia acelera la transmisión de impulsos neurológicos. En la enfermedad neurológica llamada **esclerosis múltiple**, que afecta aproximadamente a 400,000 personas sólo en Norteamérica, los parches de mielina se deterioran a intervalos irregulares a lo largo de los axones en el SNC y son remplazados por tejido cicatrizante. Este daño interfiere con la conducción de impulsos neurológicos, y la víctima sufre pérdida de coordinación, temblor y parálisis parcial o total de partes del cuerpo.

No hay que confundir los oligodendrocitos con las células de Schwann. Aunque algunas veces se consideran como células gliales, las células de Schwann están ubicadas fuera del SNC. Las células de Schwann forman vainas de mielina alrededor de axones de muchas neuronas que forman parte del SNC.

Las **células ependimales** son células gliales ciliadas que revisten las cavidades internas del SNC. Las células ependimales ayudan a producir y hacer circular el *líquido cefalorraquídeo* que irriga al cerebro y la médula espinal de los vertebrados (lo cual se estudia en el capítulo 42). Los investigadores han sugerido recientemente que las células ependimales podrían funcionar como células madre neuronales.

Las **microglias** son en realidad macrófagos especializados (células fagocíticas que ingieren y digieren restos celulares y bacterias). Las microglias responden a señales de las neuronas y son importantes en la mediación de respuestas a daños o enfermedades. Estas células se encuentran cerca de los vasos sanguíneos. Cuando el cerebro está lesionado o infectado, las microglias se multiplican y dirigen a la zona afectada. Ahí eliminan bacterias y restos celulares por fagocitosis. También liberan moléculas de señalización (producidas además por macrófagos y otras células en el sistema inmune) que median la inflamación.

Repaso

- ¿Cuáles son las funciones de (1) las dendritas, (2) las terminales sinápticas y (3) la vaina de mielina?
- ¿Cuál es la diferencia entre una neurona y un nervio?
- ¿Cuáles son las funciones de los astrocitos? ¿Y de las microglias?

41.3 TRANSMISIÓN DE INFORMACIÓN A LO LARGO DE LA NEURONA

OBJETIVOS DE APRENDIZAJE

4 Explicar cómo la neurona desarrolla y mantiene un potencial de reposo.
5 Comparar un potencial graduado con un potencial de acción y describir la producción y transmisión de cada uno.
6 Contrastar la conducción continua con la conducción saltatoria.

La mayoría de las células animales tienen una diferencia en carga eléctrica a través de la membrana plasmática, la carga eléctrica dentro de la célula es más negativa que la carga eléctrica del líquido extracelular. Se dice que la membrana plasmática está **polarizada** eléctricamente, lo cual significa que un lado, o polo, tiene una carga diferente al del otro lado. Cuando las cargas eléctricas están separadas de esta manera, existe una diferencia de energía potencial a través de la membrana.

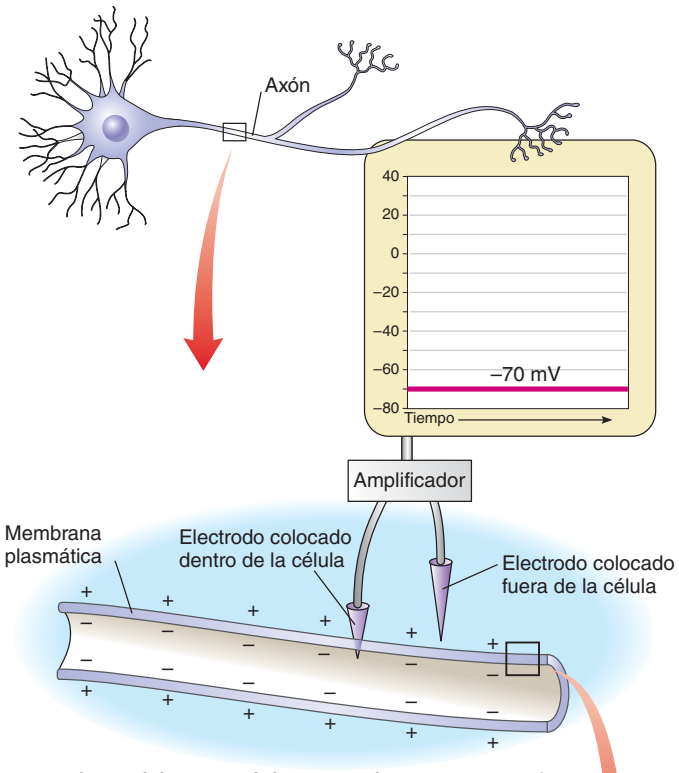
La diferencia en carga eléctrica a través de la membrana plasmática origina un *gradiente de potencial*. El voltaje es la fuerza que hace que las partículas cargadas fluyan entre dos puntos. El voltaje medido a través de la membrana plasmática se denomina **potencial de membrana**. Si se permite que las cargas vengan juntas, tienen la capacidad de realizar trabajo. Así, puede pensarse que la célula es una batería biológica. En células excitables, como las neuronas y las células musculares, el potencial de membrana puede cambiar rápidamente. Tales cambios pueden transmitir señales a otras células.

Los canales iónicos y las bombas iónicas mantienen el potencial de reposo de la neurona

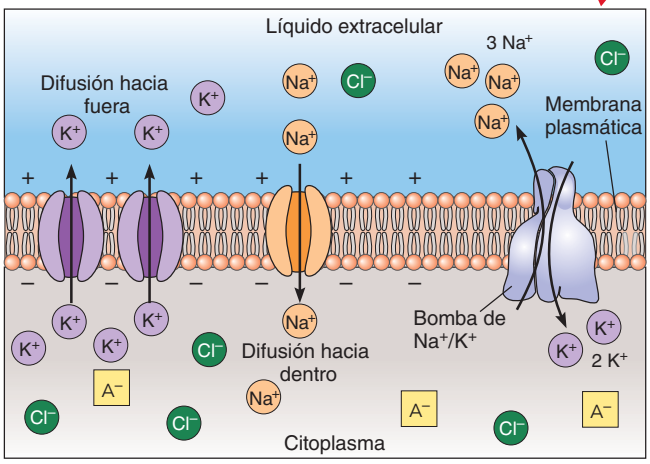
El potencial de membrana en una neurona o célula muscular en reposo (no excitada) es su **potencial de reposo**. El potencial de reposo suele expresarse en unidades denominadas *milivoltios* (mV). (Un milivoltio es la milésima parte de un voltio.) Así como otras células que pueden producir señales eléctricas, la neurona tiene un potencial de reposo de aproximadamente 70 mV. Por convención, esto se expresa como −70 mV porque el citosol próximo a la membrana plasmática está cargado negativamente con respecto al líquido extracelular (**FIGURA 41-4a**).

Los biólogos pueden medir el potencial a través de la membrana al colocar un electrodo dentro de la célula y un segundo electrodo fuera de ella y conectarlos por medio de un voltímetro u osciloscopio muy sensible. Si los dos electrodos se colocan sobre la superficie externa de la neurona, no se registra ninguna diferencia de potencial entre ambos. (Todos los puntos sobre el mismo lado de la membrana tienen la misma carga.) Sin embargo, una vez que uno de los electrodos penetra la célula, el voltaje cambia desde cero hasta aproximadamente −70 mV.

Dos factores principales determinan la magnitud del potencial de membrana: (1) las diferencias en las concentraciones entre iones específicos dentro de la célula y los que están en el líquido extracelular y (2) la permeabilidad selectiva de la membrana plasmática hacia esos iones. La distribución de iones dentro de las neuronas y en el líquido extracelular que las rodea es similar a la de la mayoría de las demás células en el cuerpo. La concentración del ion potasio (K^+) es alrededor de 10 veces mayor dentro de la célula que en su exterior. En contraste, la concentración del ion sodio (Na^+) es alrededor de 10 veces mayor fuera



(a) Medición del potencial de reposo de una neurona. El axón está cargado negativamente en comparación con el líquido extracelular circundante. La diferencia en carga eléctrica a través de la membrana plasmática se mide al colocar un electrodo dentro de la neurona y un segundo electrodo en el líquido extracelular fuera de la membrana plasmática.



(b) Permeabilidad de la membrana neuronal. La membrana es menos permeable a Na^+ que a K^+. Canales iónicos pasivos permiten que el K^+ se difunda junto con su gradiente de concentración. Los iones potasio son los principales responsables del voltaje a través de la membrana. Bombas de sodio-potasio en la membrana plasmática bombean de manera activa Na^+ fuera de la membrana plasmática y K^+ hacia dentro. La membrana plasmática es permeable a Cl^- cargado negativamente, que contribuye un poco a la carga negativa. Grandes aniones (A^-) como las proteínas también contribuyen a la carga negativa.

FIGURA 41-4 ***Animada*** **Potencial de reposo**

de la célula que en el interior. Esta distribución asimétrica de iones a través de la membrana plasmática se lleva a cabo por la acción de canales iónicos selectivos y bombas de iones. En las neuronas de los vertebrados (y en las fibras musculares óseas) el potencial de reposo de la membrana depende principalmente de la difusión de iones por sus *gradientes de concentración* (consulte el análisis de la difusión en el capítulo 5).

Los iones cruzan la membrana plasmática por difusión a través de canales iónicos

Recuerde que el movimiento de iones ocurre desde una zona de mayor concentración de ese tipo de ion a una de menor concentración. Las proteínas de la membrana forman canales iónicos que por lo regular sólo permiten el paso de tipos específicos de iones. Las neuronas tienen tres tipos de canales iónicos: *canales iónicos pasivos*, *canales iónicos activados por voltaje* y *canales iónicos activados químicamente*. Los **canales iónicos pasivos** permiten el paso de iones específicos como Na^+, K^+, Cl^- y Ca^{2+} (**FIGURA 41-4b**). A diferencia de los canales iónicos activados por voltaje y activados químicamente, los canales iónicos pasivos no están controlados por puertas.

Los canales de potasio son el tipo más común de canales iónicos pasivos en la membrana plasmática y las células son más permeables al potasio que a otros iones. De hecho, en la neurona en reposo, la membrana plasmática es hasta 100 veces más permeable al K^+ que al Na^+. Cuando el Na^+ es bombeado fuera de la neurona, el Na^+ no puede volver fácilmente hacia la célula. No obstante, el K^+ bombeado hacia la neurona se difunde fácilmente hacia fuera.

Los iones potasio se filtran a través de canales iónicos pasivos siguiendo su gradiente de concentración. A medida que los iones K^+ se difunden hacia fuera de la neurona, incrementan la carga positiva en el líquido extracelular con respecto a la carga dentro de la célula. El cambio resultante en el gradiente eléctrico a través de la membrana afecta el flujo de iones. Este gradiente eléctrico obliga a algunos de los iones de potasio con carga positiva a volver hacia la célula.

El potencial de membrana en el que el flujo (caudal) de K^+ hacia dentro (debido al gradiente eléctrico) es igual al flujo de K^+ hacia fuera (debido al gradiente de concentración) es el **potencial de equilibrio** para el K^+. El potencial de equilibrio para cualquier ion particular es un estado estacionario en el que los flujos opuestos químico y eléctrico son iguales y en el ion no hay movimiento neto. El potencial de equilibrio para el K^+ en una neurona típica es −80 mV. El potencial de equilibrio para el Na^+ es −40 mV; difiere del potencial de equilibrio del K^+ debido a la diferencia en concentración de Na^+ a través de la membrana (la concentración es alta fuera de la célula y baja dentro de ésta). Debido a que la membrana es mucho más permeable al K^+ que al Na^+, el potencial de reposo de la neurona está más próximo al potencial de equilibrio del potasio que al potencial de equilibrio del sodio (recuerde que el potencial de reposo de la neurona es de alrededor de −70 mV).

El potencial de reposo es establecido principalmente por el flujo neto de K^+ hacia la neurona. Sin embargo, el flujo neto de Na^+ hacia fuera contribuye al potencial de reposo. Debido a que la membrana plasmática es permeable a iones cloruro cargados negativamente, el Cl^- también contribuye un poco. Estos iones se acumulan en el citosol próximo a la membrana plasmática. Las cargas negativas en moléculas grandes como las proteínas se suman a la carga negativa en el citosol. Estos grandes aniones no pueden cruzar la membrana plasmática.

El bombeo de iones mantiene los gradientes que determinan el potencial de reposo

La membrana plasmática de la neurona cuenta con **bombas de sodio-potasio** muy eficientes que transportan activamente Na^+ fuera de la célula y K^+ hacia la célula (vea la figura 41-4b; vea también la figura 5-17). Estas bombas requieren ATP para bombear Na^+ y K^+ contra su concentración

y gradientes eléctricos. Por cada tres Na^+ bombeados fuera de la célula, dos K^+ son bombeados hacia dentro de ella. Así, más iones positivos son bombeados hacia fuera que hacia dentro. Las bombas de sodio-potasio mantienen una mayor concentración de K^+ dentro de la célula que afuera y una mayor concentración de Na^+ fuera que dentro.

En resumen, el desarrollo del potencial de reposo depende principalmente de la difusión de K^+ fuera de la célula. No obstante, una vez que la neurona alcanza un estado estacionario, la difusión neta de Na^+ hacia la célula es mayor que la difusión de K^+ fuera de ella. Esta situación es compensada por las bombas de sodio-potasio que bombean tres Na^+ hacia fuera de la célula por cada dos K^+ bombeados hacia dentro.

Las señales locales graduadas varían en magnitud

Las neuronas son células excitables. Responden a estímulos y pueden convertir estímulos en impulsos nerviosos. Un estímulo eléctrico, químico o mecánico puede modificar el potencial de reposo al incrementar la permeabilidad de la membrana a los iones sodio.

Cuando un estímulo ocasiona que el potencial de membrana se haga menos negativo (más próximo a cero) que el potencial de reposo, esa región de la membrana está **despolarizada**. Debido a que la despolarización aproxima más una neurona a la transmisión de un impulso neuronal, se describe como *excitatoria*. Por el contrario, cuando el potencial de membrana se vuelve más negativo que el potencial de reposo, la membrana está **hiperpolarizada**. La hiperpolarización es *inhibitoria*; disminuye la habilidad de la neurona para generar un impulso neuronal.

Un estímulo puede cambiar el potencial en una región relativamente pequeña de la membrana plasmática. Este **potencial graduado** es una respuesta local. Funciona como una señal sólo en una distancia muy corta porque se desvanece muy pocos milímetros después de su punto de origen. Un potencial graduado varía en magnitud; es decir, la carga potencial cambia dependiendo de la intensidad del estímulo aplicado. Mientras más grande sea el estímulo, mayor es el cambio en permeabilidad y mayor es el cambio en el potencial de membrana.

Los axones transmiten señales denominadas potenciales de acción

Cuando un estímulo es suficientemente fuerte, ocurre un cambio rápido y grande en el potencial de membrana, despolarizando esta última hasta un punto crítico denominado **nivel de umbral**. En dicho punto, la neurona dispara un impulso nervioso, o **potencial de acción**, una señal eléctrica que se desplaza con rapidez por el axón hacia las terminales sinápticas. Todas las células pueden generar potenciales graduados, pero sólo las neuronas, las células musculares y unas cuantas células de los sistemas endocrino e inmune pueden generar potenciales de acción.

En una serie de experimentos realizados en la década de 1940, los investigadores ingleses pioneros Alan Hodgkin y Andrew Huxley insertaron electrodos en largos axones encontrados en calamares. Al medir los cambios de voltaje a medida que variaban las concentraciones de iones, estos investigadores demostraron que el paso de iones Na^+ *hacia* la neurona y iones K^+ *fuera* de la misma resultaba en un potencial de acción. El proceso del Na^+ apresurándose hacia la célula puede compararse con el pedal del acelerador del potencial de acción, mientras que el proceso del K^+ saliendo de la célula frena el potencial de acción. En 1963, Hodgkin y Huxley fueron galardonados con el Premio Nobel de Fisiología o Medicina por esta investigación.

Ahora se sabe que los cambios de voltaje regulan **canales iónicos activados por voltaje** específicos (también denominados **canales iónicos dependientes del voltaje**) en la membrana plasmática del axón y el cuerpo de la célula. Los biólogos pueden estudiar estos canales al usar la técnica de parche de sujeción para medir corrientes a través de toda la membrana (**FIGURA 41-5**). El parche de membrana medido es tan pequeño que puede contener un solo canal.

Los biólogos han usado ciertas toxinas que afectan el sistema nervioso para investigar cómo funcionan los canales de la membrana. Por ejemplo, el veneno tetrodotoxina (TTX) se une a los canales de Na^+ activados por voltaje, bloqueando el paso de Na^+. Al usar TTX y otras toxinas, los investigadores pudieron identificar la proteína del canal. La TTX fue aislada primero del pez globo japonés, que se consume como una delicia (**FIGURA 41-6**). En pequeñas cantidades, la TTX hormiguea las papilas gustativas, pero en dosis mayores puede impedir la respiración. (¡El gobierno japonés opera un programa de certificación para chefs de pez globo!).

Los investigadores han establecido que los canales iónicos activados por voltaje han cargado regiones que actúan como puertas. Los canales de Na^+ activados por voltaje tienen dos puertas: una *puerta de activación* y una *puerta de inactivación* (**FIGURA 41-7a**). Los canales de K^+ activados por voltaje tienen una sola puerta (**FIGURA 41-7b**).

Anestésicos locales como la procaína (novocaína) y la lidocaína (xilocaína), así como la cocaína, se unen a canales de Na^+ activados por voltaje y los bloquean. Los canales no pueden abrirse en respuesta a la despolarización y la neurona no puede transmitir un impulso a través de la región anestesiada. Las señales no llegan al cerebro, de modo que no se experimenta dolor.

Un potencial de acción es generado cuando el voltaje alcanza el nivel de umbral

La membrana de casi todas las neuronas puede despolarizarse en aproximadamente 15 mV; es decir, hasta un potencial de alrededor de −55 mV, sin iniciar un potencial de acción. No obstante, cuando la despolarización es mayor que −55 mV, se alcanza el nivel de umbral y se genera un potencial de acción. La membrana de la neurona llega rápido al potencial cero e inclusive **llega más allá** hasta +35 mV o más mientras se lleva a cabo una inversión de la polaridad. La fuerte subida y caída del potencial de acción se denomina *punta*. La **FIGURA 41-8a** en la página 870 ilustra un potencial de acción registrado al colocar un electrodo dentro de un axón y otro justo fuera.

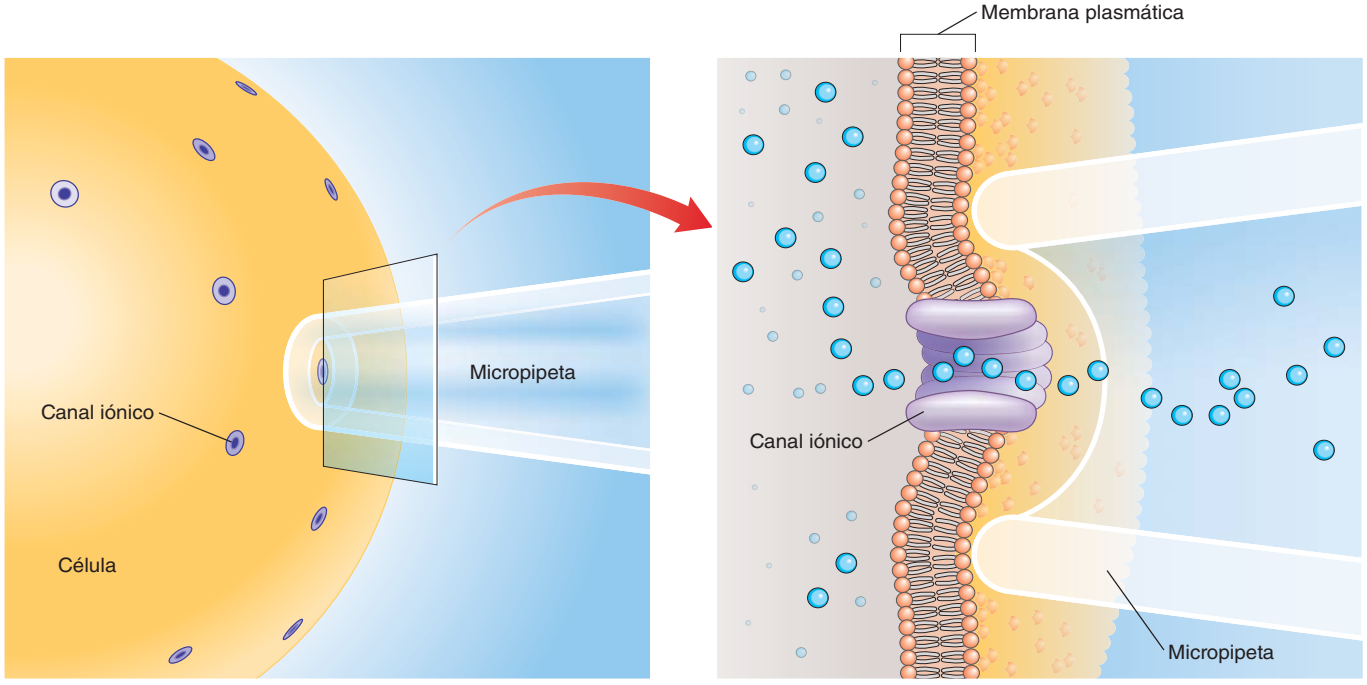
A potenciales de reposo, las puertas de activación de los canales de Na^+ activados por voltaje están cerradas y el Na^+ no puede pasar hacia la neurona (**FIGURA 41-8b**; siga los pasos ilustrados en esta figura a medida que lee sobre la transmisión de los potenciales de acción, la repolarización y el regreso al estado de reposo). Cuando el voltaje llega al nivel de umbral, las proteínas del canal cambian de forma, abriendo las puertas de activación. Luego, los iones sodio pueden circular a través de los canales de Na^+ activados por voltaje. Como resultado, el interior de la neurona adquiere carga positiva con respecto al líquido fuera de la membrana plasmática, generando un potencial de acción. Las puertas de inactivación que están abiertas en la neurona en reposo se cierran lentamente en respuesta la despolarización. Los iones sodio pueden pasar a través del canal sólo durante el breve período en que están abiertas tanto las puertas de activación como las puertas de inactivación.

La generación de un potencial de acción depende de un **sistema de retroalimentación positiva**. (Recuerde del capítulo 39 que en un sistema de retroalimentación positiva, un cambio en alguna condición desencadena una respuesta que *intensifica* el cambio). Como acaba de analizarse, cuando una neurona está despolarizada, se abren los canales de Na^+ activados por voltaje, incrementando la permeabilidad de la membrana al

MÉTODO DE INVESTIGACIÓN

¿Por qué se utiliza?

La técnica de parche de sujeción permite a los investigadores estudiar la acción de un solo canal iónico a lo largo del tiempo, inclusive en células muy pequeñas. Este método de investigación fue desarrollado a mediados de la década de 1970 por Erwin Neher y Bert Sakmann, ambos del Instituto Max Planck en Alemania. Ganaron el Premio Nobel en 1991 por este trabajo.



¿Cómo se hace esto?

La punta de una micropipeta se sella herméticamente a un parche de membrana tan pequeño que por lo general contiene un solo canal iónico. El flujo de iones a través del canal se puede medir usando un dispositivo de registro extremadamente sensible. Los biólogos celulares han encontrado que el flujo de corriente es intermitente, y corresponde a la apertura y el cierre del canal iónico. La permeabilidad del canal afecta a la magnitud de la corriente.

FIGURA 41-5 La técnica de parche de sujeción

La técnica de parche de sujeción ha sido modificada de varias maneras y ha sido aplicada a estudios sobre los papeles de los canales iónicos en una amplia gama de procesos celulares tanto en plantas como en animales. Por ejemplo, hasta hace poco los neurocientíficos consideraban que la transmisión de potenciales de acción era un proceso bastante ineficiente. Pensaban que había un alto grado de superposición entre el tiempo en que el Na^+ llega hasta la célula y el K^+ sale de la misma. Esto sería un desperdicio de energía porque sería como pisar el acelerador y el freno a la vez. Henrik Alle, un neurocientífico del Max Planck Institute for Brain Research en Frankfurt, Alemania, y sus colegas han utilizado recientemente la técnica de parche de sujeción para registrar corrientes en neuronas de las zonas del aprendizaje y la memoria de cerebros de ratas. Encontraron que el flujo de Na^+ y de K^+ estaba casi por completo separado en el tiempo. El Na^+ ya casi había terminado de entrar en la neurona antes de que los iones K^+ empezaran a salir. En contraste con estimaciones previas de 30% de eficiencia para la transmisión de señales a lo largo de la neurona, las neuronas pueden transmitir potenciales de acción con más de 70% de eficiencia.

Na^+. Los iones de sodio se difunden hacia la célula, moviéndose de una zona de mayor concentración a una de menos concentración. A medida que el Na^+ fluye hacia la célula, el citosol se carga positivamente con respecto al líquido extracelular. Esta carga despolariza aún más la neurona, de modo que más canales de Na^+ activados por voltaje se abren, lo cual incrementa la permeabilidad de la membrana al Na^+.

La neurona se repolariza y vuelve a un estado de reposo

Luego de cierto período, las puertas de inactivación cierran los canales de Na^+ activados por voltaje y la membrana nuevamente se vuelve impermeable al Na^+. Esta inactivación inicia el proceso de **repolarización**, durante el cual el potencial de membrana regresa a su nivel de reposo. Los canales de K^+ activados por voltaje se abren lentamente en respuesta a la despolarización. Cuando el Na^+ casi ha dejado de correr hacia la neurona, los canales de K^+ se abren y el K^+ se filtra fuera de la neurona. Esta disminución en el K^+ intracelular devuelve el interior de la membrana a su estado relativamente negativo, repolarizando la membrana. Los canales de K^+ activados por voltaje se abren hasta que el potencial de reposo se ha restaurado.

A medida que una onda de despolarización se desplaza por la membrana de la neurona, el estado normal de polarización se restablece rápi-

Jeffrey L. Rotman/Peter Arnold, Inc.

FIGURA 41-6 Pez globo japonés

Un veneno, tetradotoxina, aislado de este pez (*Fugu rubripes*) se une a los canales del ion sodio activados por voltaje, permitiendo que los neurobiólogos lo estudien.

damente detrás de ella. Todo el proceso, polarización y despolarización, puede llevarse a cabo en menos de 1 milisegundo.

Durante el milisegundo o el instante en que es despolarizada, la membrana del axón está en un **período refractario absoluto**: no puede transmitir otro potencial de acción sin importar cuán grande sea el estímulo aplicado porque los canales de Na^+ activados por voltaje están inactivos. Hasta que sus puertas se restablecen, no pueden volver a abrirse. Una vez que suficientes puertas de canales de Na^+ se han restablecido, la neurona entra en un **período refractario relativo** que dura unos cuantos milisegundos más. Durante este período, el axón puede transmitir impulsos, pero el umbral es más alto (menos negativo). Incluso con los límites impuestos por sus períodos refractarios, la mayoría de las neuronas pueden transmitir varios cientos de impulsos por segundo.

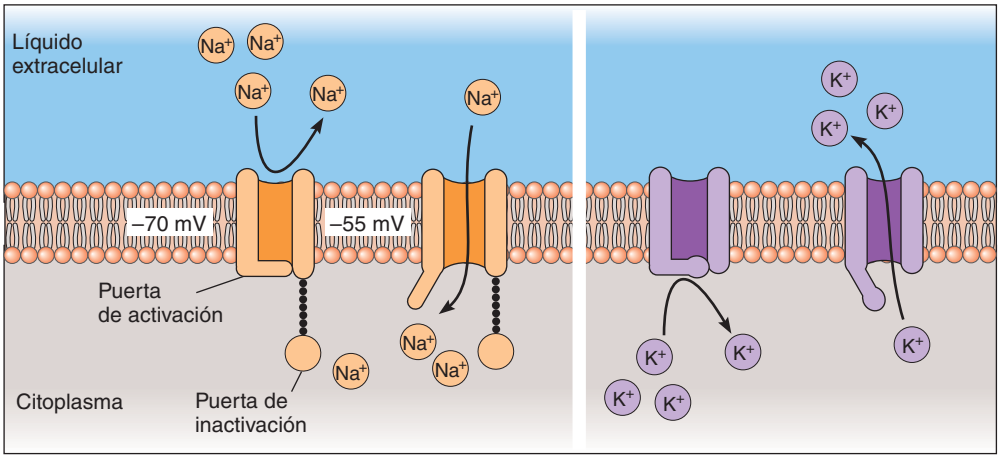
En resumen, la acción neuronal procede como sigue:

neurona en estado de reposo ⟶ el estímulo ocasiona despolarización ⟶ se alcanza el umbral ⟶ el potencial de acción transmite la señal ⟶ repolarización y vuelta al estado de reposo

El potencial de acción es una respuesta total o nula

Ningún estímulo demasiado débil para despolarizar la membrana plasmática hasta el nivel de umbral puede disparar la neurona. Simplemente establece una señal local que se desvanece y extingue a unos cuantos milímetros del punto de estímulo. Sólo un estímulo suficientemente intenso para despolarizar la membrana hasta su nivel de umbral crítico resulta en la transmisión de un impulso a lo largo del axón. Un potencial de acción es una **respuesta total o nula** porque ocurre o no ocurre. No existe variación en la intensidad de un solo impulso.

Si la ley total o nula es válida, ¿cómo se pueden explicar las diferencias en los niveles de intensidad de las sensaciones? Después de todo no hay dificultad en distinguir entre un fuerte dolor de muelas y el de una ligera cortada en el brazo. Es factible explicar esta inconsistencia aparente al comprender que la intensidad de la sensación depende de varios factores, incluyendo *el número de neuronas estimuladas* y su *frecuencia de descarga*. Por ejemplo, suponga que usted se quema una mano. Si la quemadura es grande, más receptores de dolor son estimulados y más neuronas se despolarizan. Además, cada neurona transmite más potenciales de acción por unidad de tiempo.

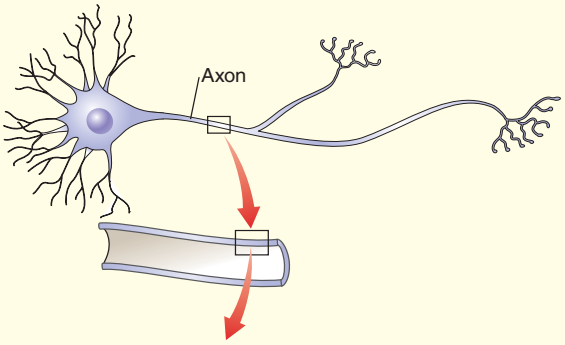


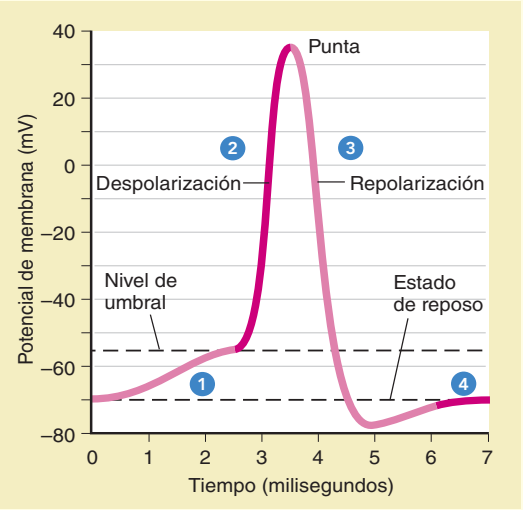
(a) Canales de sodio. En estado de reposo, los canales de Na^+ activados por voltaje están cerrados (*izquierda*). Cuando el voltaje alcanza el nivel de umbral, las puertas de activación se abren rápidamente, dejando que el Na^+ pase hacia la célula (*derecha*). Al cabo de un tiempo, las puertas de inactivación se cierran, bloqueando los canales (no se muestra). Las puertas de inactivación se abren cuando una neurona está en el estado de reposo; se cierran lentamente en respuesta a la despolarización. El canal iónico se abre sólo durante el breve período en que ambas puertas, de activación e inactivación, están abiertas.

(b) Canales de potasio. Los canales de K^+ activados por voltaje tienen puertas de activación que se abren lentamente en respuesta a la despolarización. Las puertas de activación se cierran después de que se ha restaurado el potencial de reposo. Los canales de potasio no tienen puertas de inactivación.

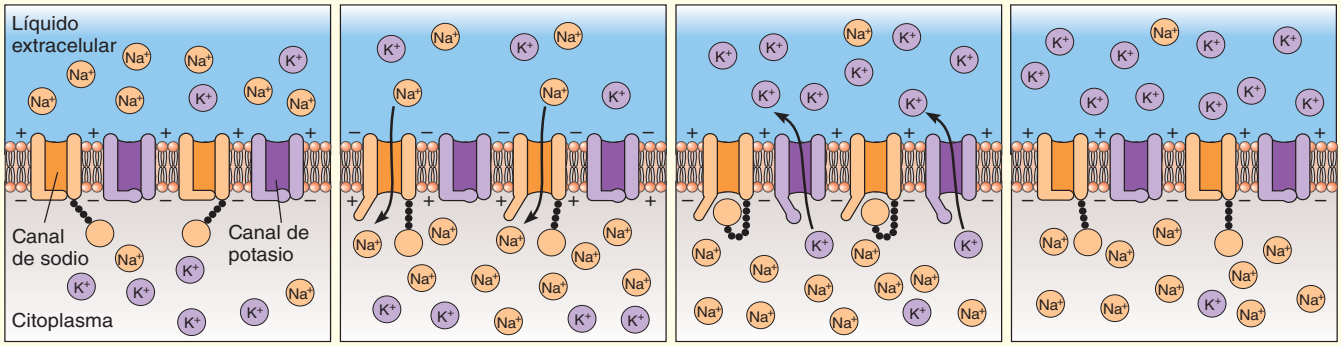
FIGURA 41-7 Canales iónicos activados por voltaje

PUNTO CLAVE Cuando la membrana plasmática se despolariza hasta el nivel de umbral, los canales de Na^+ activados por voltaje se abren y el Na^+ entra, provocando mayor despolarización; se genera un potencial de acción.





(a) Potencial de acción. Cuando el axón se despolariza hasta aproximadamente −55 mV se genera un potencial de acción. (Los valores numéricos varían para diferentes células nerviosas).



1 **Estado de reposo.** Los canales de Na^+ y K^+ activados por voltaje se cierran.

2 **Despolarización.** En el umbral, Los canales de Na^+ activados por voltaje se abren, el Na^+ se dirige hacia la neurona, ocasionando más despolarización. Se genera un potencial de acción.

3 **Repolarización.** Los canales de Na^+ activados por voltaje se vuelven inactivos. Los canales de K^+ activados por voltaje se abren; el K^+ se difunde fuera de la célula, restaurando la carga negativa en el interior de la célula.

4 **Vuelta al estado de reposo.** Los canales de Na^+ y K^+ activados por voltaje se cierran. Las bombas de Na^+/K^+ (no se muestran) mueven Na^+ hacia fuera de la célula y K^+ hacia dentro, restaurando la distribución original de iones.

(b) La acción de los canales iónicos en la membrana plasmática determina el estado de la neurona.

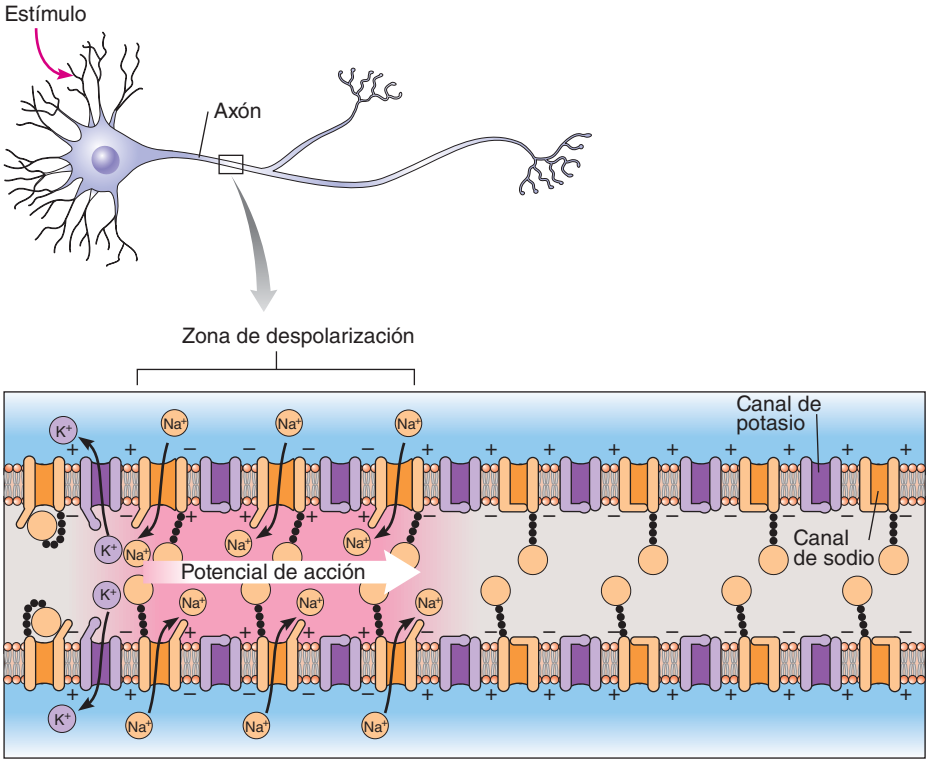
FIGURA 41-8 ***Animada*** **Señalización neuronal a lo largo de una neurona**

La generación de un potencial de acción depende de la actividad de los canales iónicos en la membrana plasmática.

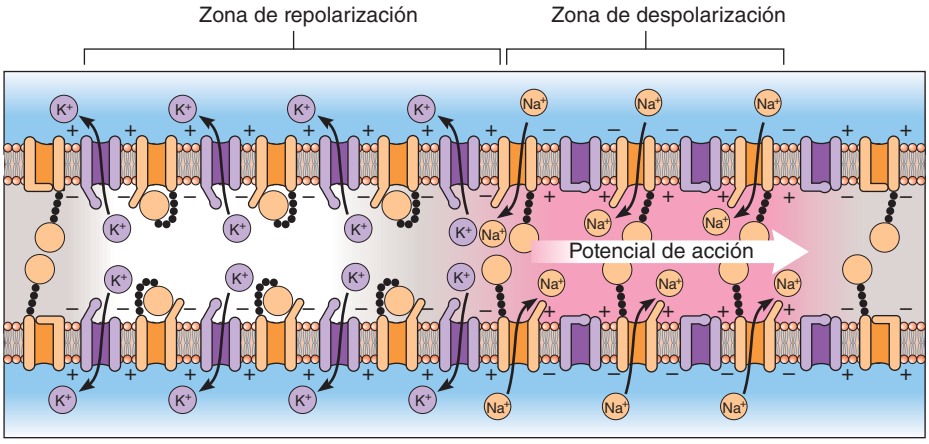
Un potencial de acción se propaga por sí mismo

Una vez iniciado, un potencial de acción continúa a lo largo de la neurona. Durante la despolarización, el área afectada de la membrana es más positiva con respecto a regiones adyacentes donde la membrana sigue en el potencial de reposo. La diferencia en potenciales entre las regiones activas y en reposo de la membrana ocasiona que los iones fluyan entre ambas (una corriente eléctrica). El flujo de Na^+ hacia la región adyacente induce la apertura de los canales de Na^+ activados por voltaje en esa zona de la membrana (**FIGURA 41-9**). El proceso se repite como una reacción en cadena hasta que se alcanza el extremo del axón. Así, un potencial de acción es una **onda de despolarización** que se desplaza a lo largo del axón.

La transmisión de un potencial de acción algunas veces se compara con una llama que se mueve a lo largo de un rastro de pólvora. Una vez que la pólvora se enciende en un extremo del rastro, la llama se mueve de manera continua hacia el otro extremo al quemar las partículas de pólvora que se encuentran delante de ella. Una diferencia asombrosa es que, al cabo de un breve período refractario, la neurona se recupera y es capaz de transmitir otro potencial de acción.



1 El potencial de acción se transmite como una onda de despolarización que recorre el axón. En la región de despolarización, el Na^+ se difunde hacia dentro de la célula.



2 A medida que el potencial de acción avanza a lo largo del axón, la repolarización ocurre rápidamente detrás.

FIGURA 41-9 Transmisión de un potencial de acción a lo largo del axón

Cuando las dendritas (o cuerpo celular) de una neurona son estimuladas lo suficiente para despolarizar la membrana hasta su nivel de umbral, un fuerte impulso de cambio de voltaje recorre el axón. Este impulso es un potencial de acción.

Varios factores determinan la velocidad de un potencial de acción

En comparación con el flujo de electrones en un cableado eléctrico o con la velocidad de la luz, un impulso nervioso se desplaza más lentamente. La mayoría de los axones transmiten impulsos a entre 1 y 10 m por segundo. La incesante y progresiva transmisión de impulsos recién descrita, denominada **conducción continua**, ocurre en neuronas amielínicas. En estos axones, la velocidad de transmisión es proporcional al diámetro del axón. Los axones con diámetros más grandes transmiten más rápido que los de menor diámetro porque un axón con diámetro grande presenta menos resistencia interna a los iones que fluyen a lo largo de su longitud. Los calamares y otros invertebrados poseen axones gigantes, que miden hasta 1 mm de diámetro, lo que les permite responder rápidamente cuando huyen de depredadores.

En los vertebrados ha evolucionado otra estrategia que acelera la transmisión: las neuronas mielinizadas. La mielina actúa como un aislante eléctrico efectivo alrededor del axón. No obstante, el axón no está mielinizado en los nodos de Ranvier. En éstos, la membrana plasmática del axón establece contacto directo con el líquido extracelular circundante. Los canales de Na^+ y K^+ activados por voltaje están concentrados en los nodos. De hecho, en las neuronas mielinizadas, el movimiento de iones a través de la membrana ocurre sólo en los nodos.

La actividad iónica en un nodo activo resulta en la difusión de iones a lo largo del axón que despolariza el nodo siguiente. El potencial de acción parece saltar de un nodo de Ranvier al siguiente (**FIGURA 41-10**). Este tipo de transmisión de impulso se denomina **conducción saltatoria** (de la palabra latina *saltus*, que significa "salto").

En las neuronas mielinizadas, la distancia entre nodos de Ranvier consecutivos afecta la velocidad de transmisión. Cuando los nodos están más alejados entre sí, menos del axón debe despolarizarse y el axón conduce más rápido el impulso. Al usar conducción saltatoria, un axón mielinizado puede conducir un impulso hasta 50 veces más rápido que el axón amielínico más rápido.

La conducción saltatoria tiene otra ventaja sobre la conducción continua: requiere menos energía. Los iones se mueven a través de la membrana plasmática sólo en los nodos, de modo que menos iones de Na^+ y K^+ son desplazados. Como resultado, las bombas de sodio-potasio no gastan tanto ATP para restablecer las condiciones de reposo cada vez que un impulso es conducido.

Repaso

- ¿Cómo contribuyen los canales iónicos y las bombas de iones de sodio-potasio al potencial de reposo?
- ¿Qué secuencia de eventos ocurre cuando el nivel de umbral se alcanza en una neurona?
- ¿Cómo trabajan los canales iónicos activados por voltaje?
- ¿Cuál es la diferencia entre un potencial de acción y un potencial graduado?
- ¿Cuáles son los beneficios de la conducción saltatoria en comparación con la conducción continua?

PUNTO CLAVE En la conducción saltatoria, el Na^+ se difunde rápidamente de un nodo de Ranvier al siguiente en una neurona mielinizada. Parece que el potencial de acción salta de nodo en nodo.

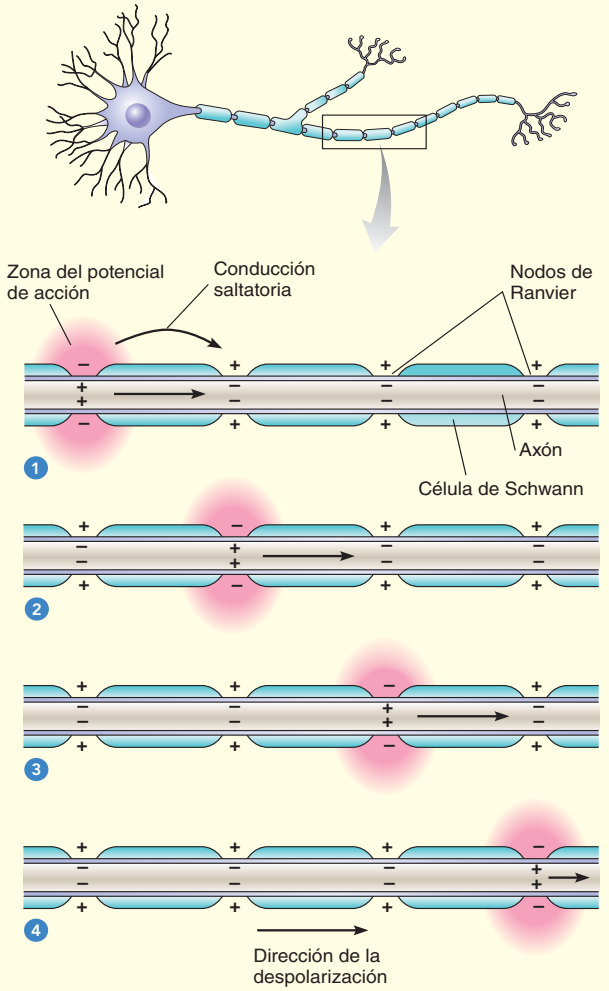


FIGURA 41-10 ***Animada*** **Conducción saltatoria**
Esta secuencia de diagramas (pasos 1 a 4) ilustra la transmisión de un potencial de acción en una neurona mielinizada. Las flechas en los axones indican difusión del Na^+.

41.4 TRANSMISIÓN DE INFORMACIÓN A TRAVÉS DE LAS SINAPSIS

OBJETIVOS DE APRENDIZAJE

7 Describir las acciones de los neurotransmisores identificados en el capítulo.
8 Seguir los eventos que se llevan a cabo en la transmisión sináptica y elaborar diagramas que apoyen su descripción.
9 Comparar las señales excitatorias e inhibitorias y sus efectos.

Una **sinapsis** es una unión entre dos neuronas o entre una neurona y un efector, como entre una neurona y una célula muscular. Una neurona que *termina* en una sinapsis específica se denomina **neurona presináptica**, mientras una neurona que *empieza* en una sinapsis es una **neurona postsináptica**. Observe que estos términos son con respecto a una sinapsis específica. Una neurona que es postsináptica con respecto a una sinapsis puede ser presináptica con respecto a la siguiente sinapsis en la secuencia.

Las señales a través de sinapsis pueden ser eléctricas o químicas

Con base en cómo se comunican las neuronas presinápticas o postsinápticas se han identificado dos tipos de sinapsis: sinapsis eléctricas y sinapsis químicas. En las **sinapsis eléctricas**, las neuronas presinápticas y postsinápticas están muy próximas entre sí (a menos de 2 nm una de otra) y forman *uniones de brecha* o *uniones comunicantes* (vea el capítulo 5). Los interiores de las dos células están comunicados físicamente por un canal de proteínas. Las sinapsis eléctricas dejan que los iones pasen de una célula a otra, permitiendo que un impulso sea transmitido directa y rápidamente de una neurona presináptica a una neurona postsináptica. Las respuestas de escape de muchos animales implican sinapsis eléctricas. Por ejemplo, la respuesta de escape de "sacudir la cola" del cangrejo de río implica neuronas gigantes en el cordón nervioso que forman sinapsis eléctricas con grandes neuronas motoras. Las neuronas motoras indican a músculos abdominales que se contraigan. Asimismo, las sinapsis eléctricas son importantes en el sistema nervioso de los mamíferos. Por ejemplo, muchas interneuronas se comunican por medio de sinapsis eléctricas.

La mayoría de las sinapsis son **sinapsis químicas**. Las neuronas presinápticas y postsinápticas están separadas por un espacio, la **hendidura sináptica**, que mide alrededor de 20 nm de ancho (menos de la millonésima parte de un centímetro). Debido a que la despolarización es una propiedad de la membrana plasmática, cuando un potencial de acción llega al extremo de un axón, no puede saltar la brecha. La señal eléctrica debe convertirse en una señal química. Los **neurotransmisores** son los mensajeros químicos que conducen la señal neuronal a través de la sinapsis y se unen a canales iónicos activados químicamente en la membrana de la neurona postsináptica. Esta unión provoca que canales iónicos específicos habilitados se abran (o cierren), resultando en cambios en la permeabilidad de la membrana postsináptica. Cuando una neurona postsináptica llega a su nivel de umbral de despolarización, transmite un potencial de acción.

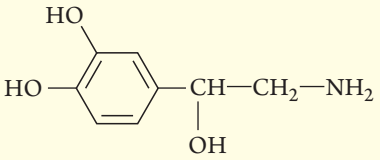
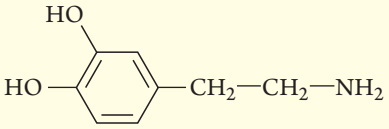
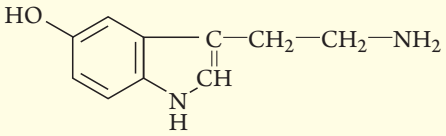
Las neuronas usan neurotransmisores para enviar señales a otras células

Ahora se sabe o sospecha que muchos compuestos químicos funcionan como neurotransmisores, mensajeros químicos usados por las neuronas para enviar señales a otras neuronas o a células musculares o glandulares. Es posible clasificar a los neurotransmisores en varios grupos químicos, incluyendo acetilcolina, aminas biogénicas, aminoácidos, neuropéptidos y neurotransmisores gaseosos (**TABLA 41-2**).

La **acetilcolina** es un neurotransmisor de bajo peso molecular que es liberado de las neuronas motoras y desencadena la contracción muscular. La acetilcolina también es liberada por algunas neuronas en el cerebro y en el sistema nervioso autónomo (consulte *Preguntas acerca de: La enfermedad de Alzheimer*; también consulte el capítulo 42). Las células que liberan acetilcolina se denominan **neuronas colinérgicas**.

Las neuronas que liberan norepinefrina se denominan **neuronas adrenérgicas**. La **norepinefrina**, la **epinefrina** y el neurotransmisor

TABLA 41-2 Neurotransmisores selectos

Neurotransmisor	Estructura	Sitio de acción	Acción
Acetilcolina	$H_2C—C(=O)—O—CH_2—CH_2—N^+—[CH_3]_3$	SNC, articulaciones neuromusculares	Efecto excitatorio sobre el músculo esquelético; efecto inhibitorio sobre el músculo cardiaco; excitatorio o inhibitorio en otros sitios; la concentración de acetilcolina en el cerebro disminuye durante el avance de la enfermedad de Alzheimer.
Aminas biogénicas			
Norepinefrina		SNC, SNP	Excitatoria o inhibitoria; la concentración en el cerebro afecta el estado de ánimo, el sueño, el desvelo, la atención
Dopamina		SNC	Ayuda a mantener el equilibrio entre la excitación e inhibición de las neuronas, es importante en funciones motoras, la concentración en el cerebro afecta el estado de ánimo, también participa en la motivación y la recompensa
Serotonina 5-hidroxitriptamina, 5-HT		SNC	Efecto excitatorio sobre vías que controlan la acción muscular, efecto inhibitorio sobre vías sensoriales, ayuda a regular la ingesta de alimentos, el sueño, el desvelo; afecta el estado de ánimo
Aminoácidos			
Glutamato	$H_2N—CH(COOH)—CH_2—CH_2—COOH$	SNC, articulaciones neuromusculares de invertebrados	Es el neurotransmisor excitatorio más importante en el cerebro de los vertebrados, funciona en el aprendizaje y en la memoria, efecto excitatorio en las articulaciones neuromusculares de invertebrados
Aspartato	$H_2N—CH(COOH)—CH_2—COOH$	SNC	Excitatorio, funciona en el aprendizaje y en la memoria
Glicina	$H_2N—CH_2—COOH$	SNC	Inhibitorio (principalmente en la médula espinal)
Ácido gamma aminobutírico (GABA)	$H_2N—CH_2—CH_2—CH_2—COOH$	SNC, articulaciones neuromusculares de invertebrados	Es el neurotransmisor inhibitorio más importante en el cerebro de los mamíferos
Neuropéptidos			
Endorfinas y encefalinas	Y—G—G—F—M* (Metionina encefalina)	SNC, SNP	Opiáceos endógenos, se unen con receptores opiáceos sobre fibras aferentes que transmiten señales de dolor, inhiben la liberación de la sustancia P
Sustancia P	R—P—K—P—Q—Q—F—F—G—L—M	SNC, SNP	Activa vías ascendentes que transmiten señales de dolor
Neurotransmisores gaseosos			
Óxido nítrico	NO	¿La mayoría de las neuronas?	Mensajero retrógrada; transmite señales de una neurona postsináptica a una neurona presináptica
Monóxido de carbono	CO	¿La mayoría de las neuronas?	Puede ser un neuromodulador

*Las letras representan aminoácidos; consulte la figura 3-17.

dopamina son **catecolaminas**. Las catecolaminas y los neurotransmisores **serotonina** e **histamina** pertenecen a una clase de compuestos denominados **aminas biogénicas**, las cuales afectan el estado de ánimo y su desequilibrio ha sido vinculado con varios trastornos, incluyendo depresión mayor, trastornos de ansiedad, trastorno por déficit de atención e hiperactividad (TDAH) y esquizofrenia.

LA ENFERMEDAD DE ALZHEIMER

¿Qué es la enfermedad de Alzheimer y qué la origina? La **enfermedad de Alzheimer** (**EA**) es un trastorno cerebral progresivo y degenerativo en el que la señalización neuronal es interrumpida y las neuronas son dañadas y mueren prematuramente. La EA es la causa principal de demencia senil, pérdida de la memoria, juicio y capacidad de razonar que algunas veces se relaciona con el envejecimiento. La EA puede afectar la capacidad de reconocer a miembros de la familia y llevar a cabo actividades de la vida diaria, como vestirse, bañarse y alimentarse. Más de cinco millones de personas en Estados Unidos padecen la EA, que es una de las 10 primeras causas de fallecimiento.

El desarrollo de la EA puede ser un proceso de toda la vida. Un estudio sorprendente demostró que la enfermedad puede predecirse en la escritura de una persona a temprana edad. En los adultos jóvenes cuya escritura tiene menor densidad de ideas hay mayor probabilidad de desarrollar la enfermedad. Un método para detectar el desarrollo de la EA es el uso de escaneos con tomografía por emisión de positrones (PET por sus siglas en inglés) para estudiar la absorción de glucosa en el cerebro. Una baja absorción de glucosa en ciertas zonas del cerebro sugiere que las neuronas en dichas zonas podrían estar dañadas. Recientemente se han identificado nuevos marcadores genéticos para la EA.

En la EA, las neuronas están dañadas en ciertas partes del cerebro, incluyendo la corteza cerebral y el hipocampo, zonas que son importantes para pensar y recordar. Las neuronas que secretan el neurotransmisor acetilcolina se ven especialmente afectadas. Los investigadores han demostrado que dos de las anormalidades que se desarrollan en el tejido cerebral a medida que se envejece, *placas de amiloides* y *ovillos neurofibrilares*, son especialmente características de la EA. La comprensión de las bases bioquímicas y genéticas tanto de las placas como de los ovillos puede proporcionar pistas para las causas y curas de la EA.

Las **placas amiloides** fueron identificadas por primera vez en 1906 en cerebros a los que el médico alemán Alois Alzheimer practicó la autopsia. Estas placas son depósitos extracelulares de un péptido denominado beta-amiloide (β-amiloide). Las neuronas próximas a estas placas parecen hinchadas y deformes. Las microglias suelen estar presentes, lo que sugiere un intento para eliminar las células dañadas o las placas mismas.

Los investigadores han encontrado que la β-amiloide se corta de una proteína precursora llamada β-APP (por sus siglas en inglés), una gran proteína transmembránica codificada por un gen en el cromosoma 21. Las moléculas β-amiloides normales tienen 40 aminoácidos. No obstante, alrededor de 10% de los péptidos producidos tienen dos aminoácidos adicionales. Este péptido más grande parece formar las placas. Los investigadores han identificado mutaciones en genes específicos que resultan en la producción de β-amiloide anormal.

Se ignora la manera precisa en que esta β-amiloide más larga conduce a la EA. Parece que el péptido anormal interrumpe la regulación de calcio, matando las neuronas en el cerebro. El péptido también podría dañar las mitocondrias, liberando radicales libres dañinos. Parece que la EA empieza con cambios sutiles en la función sináptica en el hipocampo, una región del cerebro importante en la memoria. Un síntoma temprano es la disminución en la capacidad para codificar nuevos recuerdos. La pérdida de la función sináptica puede ser producida por β-amiloide anormal. Mutaciones en otras dos proteínas, presenilina 1 y presenilina 2, han sido vinculadas con la EA. Estas proteínas también reducen la capacidad de regular la concentración de calcio. (Afectan la liberación de Ca^{2+} del retículo endoplasmático).

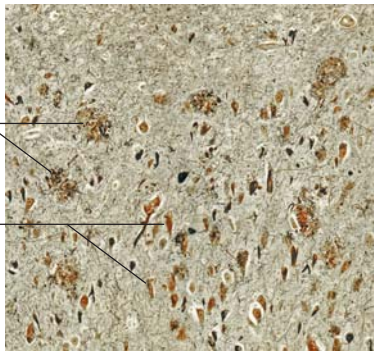
Estudios recientes han vinculado la β-amiloide con la privación del sueño. La privación del sueño a corto plazo (tres semanas) parece incrementar la deposición de placas amiloides en modelos con ratones. Otro grupo de investigadores ha demostrado que la β-amiloide puede destruir ciertos tipos de bacterias y por tanto puede tener una función inmune.

Las marañas u **ovillos neurofibrilares**, que se forman en el citoplasama de la neurona, constituyen otra pieza del rompecabezas de la EA. La proteína tau del citoesqueleto normalmente se asocia con la proteína tubulina, que forma microtúbulos. Mutaciones en el gen *tau* pueden interferir en la manera en que la proteína tau se une a los microtúbulos, resultando en microtúbulos anormales que no pueden transportar eficazmente materiales a través de los axones. Proteínas tau anormales se acumulan en el citoplasma, formando depósitos de fibroides que constituyen los ovillos neurofibrilares (vea la figura). Estos ovillos interfieren en la señalización neuronal.

Los mecanismos que producen las placas de beta-amiloide y los ovillos neurofibrilares están relacionados. Mediante el uso de ratones transgénicos, los investigadores han demostrado que depósitos de β-amiloide en el cerebro son responsables de la formación de ovillos neurofibrilares en zonas del cerebro que se sabe son afectadas en la enfermedad de Alzheimer.

El fármaco memantina (Namenda), uno de los pocos fármacos aprobados para el tratamiento de la EA, retrasa el deterioro cognitivo pero no impide el daño final que ocurre en el cerebro. La memantina bloquea un tipo de receptores de glutamato (receptores NMDA), lo que parece ayudar a restaurar el balance de calcio. El donepezilo (Aricept) inhibe la acetilcolinesterasa, de modo que no degrada la acetilcolina tan rápido. La acetilcolina es un neurotransmisor en el cerebro importante para la memoria y el pensamiento.

Varios otros fármacos diseñados para disminuir el avance de la enfermedad de Alzheimer están en ensayos clínicos. Uno de los desafíos del desarrollo de un fármaco ha sido hacer que el medicamente se reciba a través de la barrera hematoencefálica. Algunos fármacos bloquean la formación de β-amiloide, mientras otros disuelven los depósitos de β-amiloide anormal que ya están presentes. Están investigándose mecanismos inmunes que se dirigen a la β-amiloide. También están siendo probados fármacos antiinflamatorios como estrategias que pueden impedir o reducir al desarrollo de la EA.



Thomas Deerinck, NCMIR/Photo Researchers, Inc.

Tejido de la corteza cerebral de un paciente con enfermedad de Alzheimer que muestra las placas amiloides características (zonas cafés redondas) y ovillos neurofibrilares (zonas oscuras en forma de lágrima).

Varios aminoácidos funcionan como neurotransmisores. El **glutamato** es el neurotransmisor excitatorio más importante en el cerebro. Un tipo de receptor de glutamato es el objetivo de varias drogas que alteran la mente, incluyendo la fenciclidina ("polvo de ángel").

El aminoácido **glicina** y un aminoácido modificado, el **aminoácido gamma-aminobutírico** (**GABA** por sus siglas en inglés) son neurotransmisores que inhiben las neuronas en la médula espinal y en el cerebro. La glicina es el neurotransmisor inhibidor más importante en la médula espinal. El GABA es el neurotransmisor usado en las sinapsis inhibitorias más rápidas en todo el cerebro. Muchos fármacos que reducen la ansiedad mejoran la acción del GABA al permitir que menores concentraciones de GABA abran los canales de Cl^-. Estos fármacos incluyen benzodiacepinas, como el diazepam (Valium), alprazolam (Xanax) y los barbitúricos, como el fenobarbital.

Los **neuropéptidos**, como las endorfinas y encefalinas, parecen funcionar principalmente como **neuromoduladores**, moléculas mensajeras que estimulan cambios a largo plazo que mejoran o inhiben la función sináptica. Algunos neurobiólogos los consideran un grupo de neurotransmisores, aunque otros los clasifican como un grupo por separado. Las **endorfinas**, como la **beta-endorfina** y las **encefalinas** son los opioides endógenos propios del cuerpo. Las drogas opiáceas, por ejemplo la morfina y la codeína, son analgésicos poderosos, fármacos que alivian el dolor sin provocar pérdida de conciencia. Las endorfinas y las encefalinas se unen a receptores opioides (los mismos receptores a los que se unen las drogas opiáceas) y bloquean señales de dolor. Los opioides modulan el efecto de otros neurotransmisores, incluyendo la **sustancia P**, que activa vías que transmiten señales de dolor desde ciertas neuronas sensoriales hasta el SNC. (La percepción del dolor se aborda en el capítulo 43).

La molécula de señalización **óxido nítrico** (**NO** por sus siglas en inglés) es un gas que actúa como *mensajero retrógrado* en algunas sinapsis. Transmite información desde la neurona postsináptica hasta la neurona presináptica, la dirección opuesta de transmisión de otros neurotransmisores. El monóxido de carbono también ha sido identificado como un neurotransmisor gaseoso que puede funcionar como neuromodulador. Algunos neurobiólogos consideran que el óxido nítrico y el monóxido de carbono son segundos mensajeros, en lugar de neurotransmisores.

Los neurotransmisores se unen con receptores en neuronas postsinápticas

Los neurotransmisores están almacenados en terminales sinápticas dentro de cientos de pequeños sacos cerrados por membranas denominados **vesículas sinápticas** (**FIGURA 41-11a**). Cada vez que un potencial de acción llega a una terminal sináptica, los canales de Ca^{2+} activados por voltaje se abren. Luego, los iones de calcio del líquido extracelular fluyen hacia la terminal sináptica. El Ca^{2+} induce a las vesículas sinápticas para fusionarse con la membrana presináptica y liberar moléculas neurotransmisoras hacia la hendidura sináptica por exocitosis (**FIGURA 41-11b**).

Las moléculas neurotransmisoras se difunden a través de la hendidura sináptica y se unen con receptores específicos sobre las dendritas o cuerpos celulares de neuronas postsinápticas (o sobre las membranas plasmáticas de células efectoras). Muchos receptores de neurotransmisores son canales activados químicamente conocidos como **canales iónicos cuyo efecto depende de ligandos.** (Vea el capítulo 6). Cuando el neurotransmisor, el *ligando*, se une con el receptor, el canal iónico se abre (**FIGURA 41-11c**). (Recuerde que un ligando es una molécula que se une a un sitio específico en un receptor). El receptor acetilcolina, por ejemplo, es un canal iónico cuyo efecto depende de ligandos que permite el paso de Na^+ y K^+.

Algunos neurotransmisores, como la serotonina, operan con un mecanismo diferente. Trabajan indirectamente a través de un **segundo mensajero**. La unión del neurotransmisor con un receptor activa una **proteína G**. La proteína G activa entonces una enzima, como adenilil ciclasa, en la membrana postsináptica. La adenilil ciclasa convierte el ATP en **AMP cíclico** (**AMPc**), que actúa como segundo mensajero (vea los capítulos 6 y 49). El AMP cíclico activa una quinasa que fosforiliza una proteína, la cual cierra luego los canales de K^+.

Para que una neurona postsináptica se repolarice rápidamente, en la hendidura sináptica debe eliminarse cualquier neurotransmisor en exceso. Algunos neurotransmisores son inactivados por enzimas. Por ejemplo, la acetilcolina es degradada en sus componentes químicos, colina y acetato, por la enzima acetilcolinesterasa. Otros neurotransmisores, como las aminas biogénicas, son transportados activamente de vuelta a las terminales sinápticas, proceso conocido como **recaptación**. Estos neurotransmisores son reempacados en vesículas y se reciclan.

Muchos fármacos inhiben la recaptación de neurotransmisores. Por ejemplo, algunos antidepresivos son inhibidores selectivos de la recaptación de serotonina (ISRS). Los ISRS como fluoxetina (Prozac) y escitalopram (Lexapro) inhiben de manera selectiva la recaptación de serotonina en el cerebro. Esta acción concentra la serotonina en la hendidura sináptica, elevando el estado de ánimo. Algunos antidepresivos (y la cocaína) también inhiben la recaptación de dopamina.

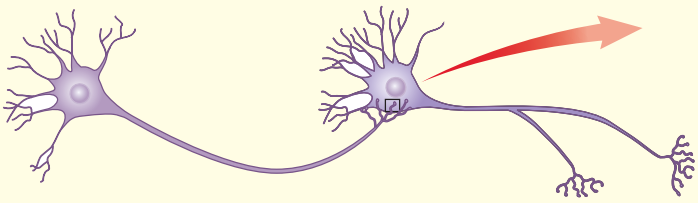
Los receptores activados pueden enviar señales excitatorias o inhibitorias

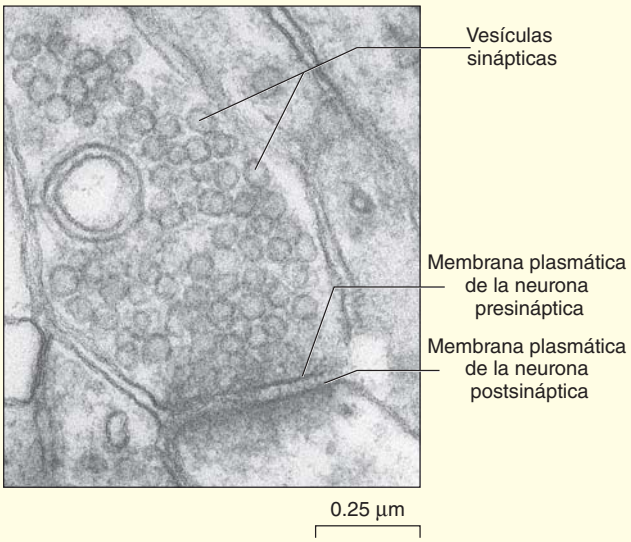
Una neurona postsináptica puede tener receptores para varios tipos de neurotransmisores. Algunos de sus receptores pueden ser excitatorios y otros, inhibitorios. Dependiendo del tipo de receptor postsináptico con el que se combina, el mismo neurotransmisor puede tener diferentes efectos. Por ejemplo, la acetilcolina tiene un efecto excitatorio sobre el músculo esquelético y un efecto inhibitorio sobre el músculo cardiaco.

Cuando las moléculas neurotransmisoras se unen a receptores, el receptor activado puede abrir o cerrar directa o indirectamente canales iónicos; esta acción cambia la permeabilidad de la membrana postsináptica a ciertos iones. La redistribución resultante de los iones cambia el potencial eléctrico de la membrana, y ésta puede despolarizarse. Por ejemplo, cuando las moléculas neurotransmisoras se combinan con receptores que abren canales de Na^+, la afluencia resultante de Na^+ despolariza parcialmente la membrana. Si una despolarización local es suficientemente intensa, puede detonar un potencial de acción.

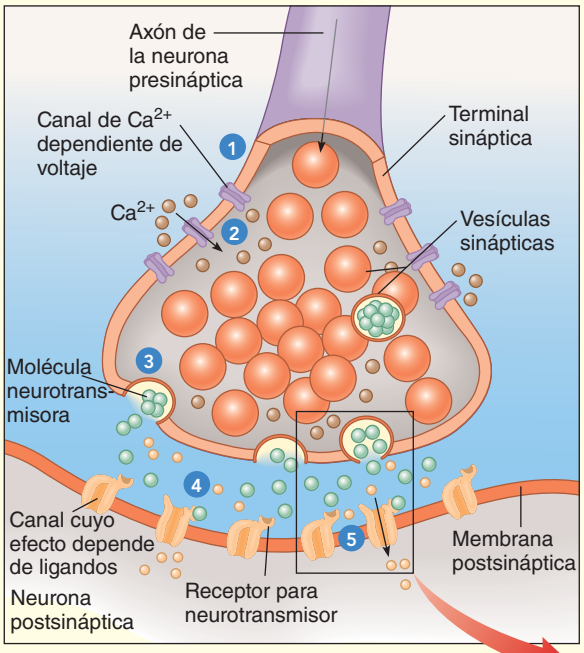
Un cambio en el potencial de membrana que acerca más la neurona a su estado de disparo se denomina **potencial postsináptico excitatorio** (**PPSE**). Suponga que suficientes iones de sodio entran para cambiar el potencial de membrana de −70 mV a −60 mV. La membrana estaría a sólo −5 mV del umbral. En estas condiciones, un estímulo adicional relativamente débil, causante de una pequeña afluencia de Na^+, podría ocasionar el disparo de la neurona. *Observe que a diferencia de los potenciales de acción, los potenciales postsinápticos son respuestas graduadas.*

PUNTO CLAVE En la mayoría de las sinapsis, el potencial de acción no puede saltar a través de la hendidura sináptica entre las dos neuronas. Este problema es resuelto por señalización química a través de sinapsis.



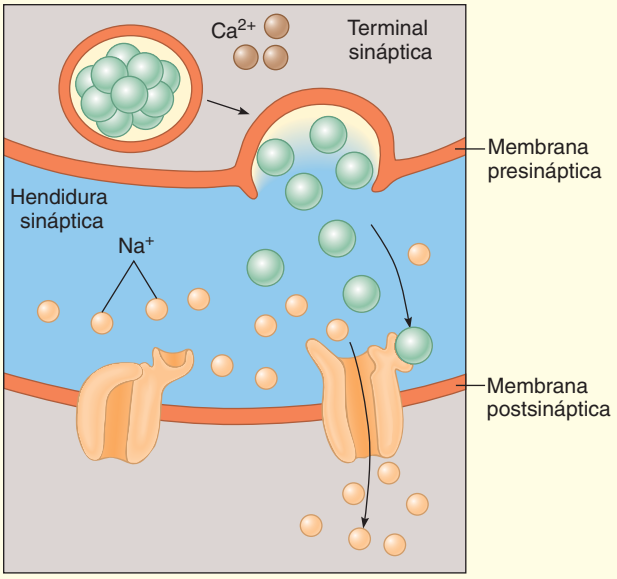


(a) La micrografía por transmisión de electrones muestra terminales sinápticas llenas de vesículas sinápticas.



(b) Manera en que se transmite un impulso neuronal a través de una sinapsis.

1. El potencial de acción llega a las terminales sinápticas al final de la neurona presináptica.
2. Los canales de calcio se abren en la membrana, permitiendo que el Ca^{2+} del líquido extracelular penetre a la terminal sináptica.
3. El Ca^{2+} hace que las vesículas sinápticas se fusionen con la membrana plasmática y liberen el neurotransmisor hacia la hendidura sináptica.
4. El neurotransmisor se une con receptores sobre la membrana de la neurona postsináptica.
5. En respuesta, canales de iones específicos se abren o cierran, resultando en despolarización o hiperpolarización. Cuando la despolarización llega al nivel de umbral, un potencial de acción se genera en la neurona postsináptica.



(c) El neurotransmisor se une con el receptor. El canal cuyo efecto depende de ligandos se abre, resultando en despolarización.

FIGURA 41-11 *Animada* **Señalización neuronal a través de una sinapsis**

Algunas combinaciones neurotransmisor-receptor hiperpolarizan la membrana postsináptica. El potencial de membrana se vuelve más negativo. Debido a que una acción así aleja aún más la neurona del nivel de disparo, un cambio de potencial en esta dirección se denomina **potencial postsináptico inhibitorio** (**PPSI**). Por ejemplo, si el potencial de membrana cambia de −70 mV a −80 mV, la membrana está aún más lejos del umbral y se requiere un estímulo más fuerte para disparar la neurona.

Así como un PPSE, un PPSI puede ser producido de varias formas. Se sabe que dos tipos de receptores GABA producen PPSI. Cuando el GABA se une a un receptor $GABA_B$, los canales de K^+ se abren. A medida que el K^+ se difunde hacia fuera, la neurona se vuelve más negativa, hiperpolarizando la membrana. Los receptores $GABA_A$ activados producen PPSI al abrir los canales de Cl^-. En este caso, la afluencia de iones negativos hiperpolariza la membrana. Aunque los mecanismos son diferentes, el efecto inhibitorio del GABA es el mismo en ambos casos.

En resumen, la señalización neuronal a través de sinapsis implica la siguiente secuencia de eventos:

el potencial de acción llega a las terminales sinápticas ⟶ calcio ⟶ los iones entran en la terminal sináptica ⟶ las vesículas sinápticas liberan neurotransmisor hacia la hendidura sináptica ⟶ el neurotransmisor se difunde a través de la hendidura sináptica ⟶ el neurotransmisor se une con los receptores en la membrana de la neurona postsináptica ⟶ los canales de iones se abren o cierran, resultando en despolarización o hiperpolarización de la membrana postsináptica

Repaso

- ¿Cuáles son algunas funciones de las aminas biogénicas? ¿Y del GABA?
- ¿Qué eventos se llevan a cabo en una sinapsis química?
- ¿Cómo se producen los PPSE? ¿Y los PPSI?

41.5 INTEGRACIÓN NEURONAL

OBJETIVO DE APRENDIZAJE

10 Definir *integración neuronal* y describir cómo una neurona postsináptica integra estímulos entrantes y "decide" si disparar o no.

Cada neurona puede hacer sinapsis con cientos de otras neuronas. En efecto, miles de terminales sinápticas de neurona presinápticas pueden cubrir hasta 40% de la superficie dendrítica y el cuerpo celular de una neurona postsináptica. La función de las dendritas y del cuerpo celu lar de cada neurona consiste en integrar los mensajes que continuamente los bombardean.

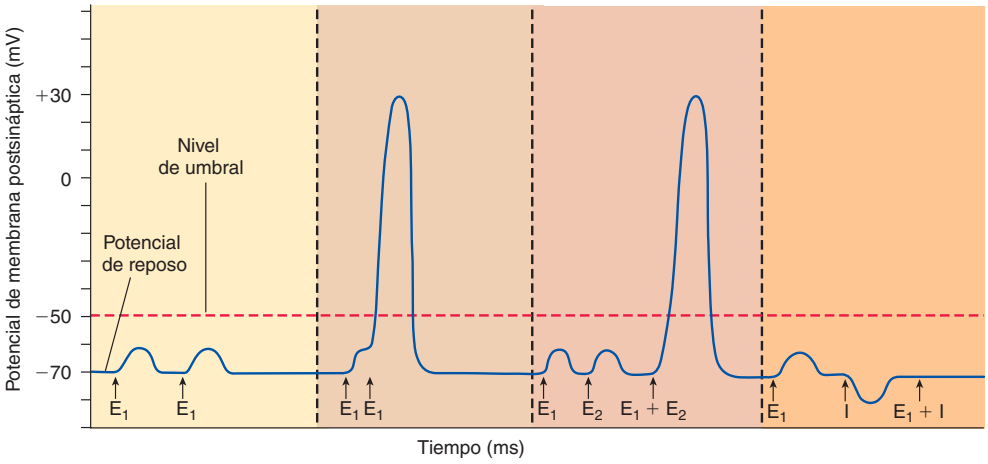
La **integración neuronal** es el proceso de sumar, o integrar, señales entrantes. En las neuronas postsinápticas son producidos continuamente PPSE y PPSI, y los PPSI cancelan el efecto de algunos PPSE. Es importante recordar que cada PPSE y PPSI no es una respuesta total o nula. Más bien, cada uno es una respuesta graduada que no se desplaza como un potencial de acción sino que puede ser sumada o restada de otros PPSE o PPSI.

A medida que la membrana de la neurona postsináptica actualiza de manera continua sus tabulaciones moleculares, la neurona puede ser inhibida o llevada al nivel de umbral. Este mecanismo integra cientos de señales (PPSE o PPSI) antes de que un potencial de acción sea transmitido a lo largo del axón de una neurona postsináptica. Respuestas locales permiten a la neurona y todo el sistema nervioso un intervalo de respuestas mucho más grande del que sería posible si todo PPSE generase un potencial de acción.

Los potenciales postsinápticos se suman en el tiempo y el espacio

Cada PPSE o PPSI es un potencial graduado que varía en magnitud dependiendo de la intensidad del estímulo aplicado. Un PPSE suele ser demasiado débil para activar un potencial de acción por sí mismo. Su efecto está por debajo del nivel de umbral. No obstante, aunque los PPSE debajo del umbral no producen un potencial de acción, sí afectan el potencial de membrana. Los PPSE pueden sumarse en un proceso denominado **suma** (**FIGURA 41-12**).

Ocurre **suma temporal** cuando estímulos repetidos provocan que nuevos PPSE se desarrollen antes de que PPSE previos hayan decaído. La suma de varios PPSE puede llevar a la neurona al nivel de disparo crítico.



(a) Subumbral (no hay suma). Cada estímulo está en un nivel por debajo del umbral, de modo que no se genera ningún potencial de acción.

(b) Adición temporal. El segundo PPSE ocurre antes de que el primero se extinga, de modo que los dos PPSE se suman. Se genera un potencial de acción.

(c) Adición espacial. Los PPSE generados por la entrada de dos neuronas presinápticas diferentes se suman.

(d) Adición espacial de PPSE y PPSI. Los PPSE y PPSI también se suman y pueden cancelarse entre sí.

FIGURA 41-12 Integración neuronal

E_1 y E_2 son estímulos excitatorios. I representa un estímulo inhibitorio.

La adición espacial también puede llevar a la neurona postsináptica al nivel de umbral. La **adición espacial** ocurre cuando varias terminales sinápticas muy próximas entre sí liberan neurotransmisores en forma simultánea. La neurona postsináptica es estimulada en varios sitios a la vez.

Las neuronas también suman PPSI. A medida que los PPSI se suman entre sí como resultado de adición temporal y espacial, alejan aún más al potencial de membrana del umbral.

¿Dónde se lleva a cabo la integración neuronal?

En el nivel molecular cada neurona ordena los miles de bits de información que la bombardean de manera simultánea. En los vertebrados, más de 90% de las neuronas en el cuerpo están ubicadas en el SNC, de modo que la integración neuronal se lleva a cabo ahí, dentro del cerebro y la médula espinal. Estas neuronas son responsables de tomar la mayoría de las "decisiones". En el siguiente capítulo se analizarán con mayor detalle el cerebro y la médula espinal.

Repaso

- ¿Qué es la integración neuronal?
- ¿Cuál es la diferencia entre adición temporal y adición espacial?
- En los vertebrados, ¿dónde se lleva a cabo la mayor parte de la integración neuronal?

41.6 CIRCUITOS NEURONALES: SEÑALIZACIÓN DE INFORMACIÓN COMPLEJA

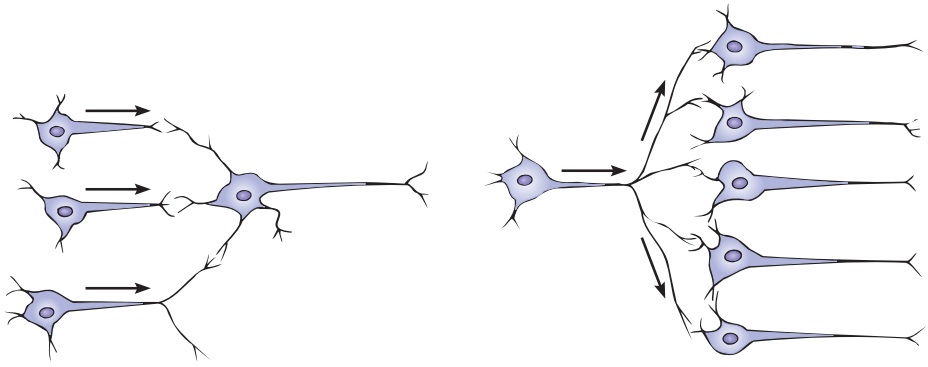
OBJETIVO DE APRENDIZAJE

11 Distinguir entre convergencia y divergencia, y explicar por qué cada una es importante.

El SNC contiene millones de neuronas, pero no se trata simplemente de una masa enmarañada de células nerviosas. Sus neuronas están organizadas en **redes neuronales** y dentro de cada red las neuronas están dispuestas en vías específicas o **circuitos neuronales**. Aunque cada red presenta algunas características especiales, los circuitos neuronales en todas las redes comparten muchas características organizacionales. Por ejemplo, es probable que la convergencia y la divergencia sean características comunes a todas las redes.

En la **convergencia** una sola neurona es controlada por señales convergentes de dos o más neuronas presinápticas (**FIGURA 41-13a**). Por ejemplo, una interneurona en la médula espinal puede recibir información convergente de neuronas sensoriales que entran en la médula, de neuronas que traen información de varias partes del cerebro y de neuronas que provienen de diferentes niveles de la médula espinal. La información de todas estas fuentes debe integrarse antes de que un potencial de acción sea transmitido y una neurona motora idónea sea estimulada. La convergencia es un mecanismo importante mediante el cual el SNC integra la información que incide sobre él desde varias fuentes.

En la **divergencia** una sola neurona presináptica estimula muchas neuronas postsinápticas (**FIGURA 41-13b**). Cada neurona presináptica puede ramificarse y hacer sinapsis con miles de neuronas postsinápticas diferentes. Por ejemplo, una sola neurona que transmite un impulso desde el área motora del cerebro puede hacer sinapsis con cientos de interneuronas en la médula espinal y cada una de éstas a su vez puede divergir, de modo que cientos de fibras musculares son estimuladas.



(a) Convergencia de entrada neuronal. Varias neuronas presinápticas llevan a cabo sinapsis con una neurona postsináptica.

(b) Divergencia de entrada neuronal. Una sola neurona presináptica lleva a cabo sinapsis con muchas neuronas postsinápticas.

FIGURA 41-13 Circuitos neuronales

Repaso

- ¿Cuál es la diferencia entre convergencia y divergencia?

RESUMEN: ENFOQUE EN LOS OBJETIVOS DE APRENDIZAJE

41.1 *(página 861)*

1 Describir los procesos presentes en la señalización neuronal: recepción, transmisión, integración y acción por los efectores.

- La señalización neuronal implica (1) **recepción** de información por un receptor sensorial, (2) **transmisión** por una neurona aferente al **sistema nervioso central** (**SNC**) que consta del cerebro y la médula espinal, (3) **integración** por **interneuronas** en el sistema nervioso central, (4) transmisión por una **neurona eferente** a otras neuronas o a un efector y (5) **acción por efectores**, los músculos y las glándulas. Receptores sensoriales y neuronas fuera del SNC forman el **sistema nervioso periférico** (**SNP**).

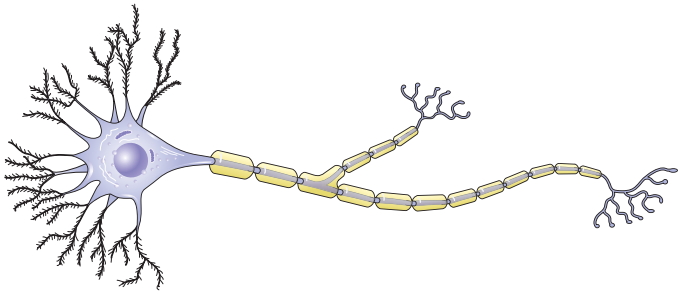
41.2 *(página 862)*

2 Describir la estructura de una neurona típica y mencionar la función de cada una de sus partes.

- Las **neuronas** están especializadas para recibir estímulos y transmitir señales eléctricas y químicas. En una neurona típica, el **cuerpo de la célula** contiene al núcleo y la mayoría de los orgánulos. Muchas **dendritas** ramifi-

cadas se extienden desde el cuerpo de la célula; están especializadas para recibir estímulos y enviar señales al cuerpo de la célula.

- Un solo **axón** largo se extiende desde el cuerpo de la célula y forma ramas denominadas **colaterales del axón**. El axón transmite señales hacia sus **ramas terminales**, que acaban en **terminales sinápticas**. Muchos axones están rodeados por una **vaina de mielina** aislante. En el SNP, la vaina de mielina está formada por células de Schwann. En el SNC, la vaina está formada por otras células gliales. Los **nodos de Ranvier** son brechas en la vaina entre células de Schwann consecutivas. Un **nervio** consta de varios cientos de axones envueltos en tejido conectivo; un **ganglio** es una masa de cuerpos de células neuronales en el SNP.



CENGAGENOW™ **Aprenda más sobre la estructura de las neuronas y los nervios haciendo clic en las figuras en CengageNOW.**

3 Mencionar los tipos principales de células gliales y describir las funciones de cada una.

- Las **células gliales** sostienen y nutren a las neuronas y son importantes en la comunicación neuronal. Los **astrocitos** son células gliales que físicamente sostienen a las neuronas. Ayudan a regular la composición del líquido extracelular en el SNC absorbiendo el exceso de iones potasio. Los astrocitos se comunican entre sí y con las neuronas; también inducen y estabilizan las sinapsis.
- Los **oligodendrocitos** son células gliales que forman vainas de mielina alrededor de los axones en el SNC; las células de Schwann forman vainas alrededor de los axones en el SNP.
- Las **células ependimarias** llenan las cavidades en el SNC y ayudan a producir y hacer circular el líquido cefalorraquídeo. También pueden servir como células madre neuronales.
- Las **microglia** son células fagocíticas.

41.3 *(página 865)*

4 Explicar cómo la neurona desarrolla y mantiene un potencial de reposo.

- Las neuronas usan señales eléctricas para transmitir información a lo largo de los axones. La membrana plasmática de una neurona en reposo, una que no está transmitiendo un impulso, está **polarizada**. La superficie interior de la membrana plasmática está cargada negativamente con respecto al líquido extracelular fuera de la membrana.
- El **potencial de reposo** es la diferencia de potencial de aproximadamente −70 mV que existe a través de la membrana. La magnitud del potencial de reposo está determinada por (1) diferencias en las concentraciones de iones específicos (principalmente Na^+ y K^+) dentro de la célula con respecto al líquido extracelular y (2) permeabilidad selectiva de la membrana plasmática a estos iones.
- Los iones pasan a través de **canales iónicos pasivos** específicos. El K^+ se filtra hacia fuera más fácilmente de lo que el Na^+ puede filtrarse hacia dentro. El potencial de reposo se debe principalmente al flujo neto de K^+ hacia la neurona. El Cl^- y grandes aniones dentro de la neurona contribuyen con las cargas negativas.
- Los gradientes que determinan el potencial de reposo son mantenidos por **bombas de sodio-potasio** que requieren ATP y que continuamente transportan tres Na^+ fuera de la neurona por cada dos K^+ transportados dentro.

5 Comparar un potencial graduado con un potencial de acción y describir la producción y transmisión de cada uno.

- Si un estímulo provoca que el potencial de membrana se vuelva menos negativo, la membrana se vuelve **despolarizada**. Si el potencial de membrana se vuelve más negativo que el potencial de reposo, la membrana está **hiperpolarizada**.
- Un **potencial graduado** es una respuesta local que varía en magnitud dependiendo de la intensidad del estímulo aplicado. Un potencial graduado se desvanece a unos cuantos milímetros de su punto de origen.
- Si el voltaje a través de la membrana desciende hasta un **nivel de umbral crítico**, se abren los **canales de iones activados por voltaje**, dejando que el Na^+ fluya hacia la neurona y se genera un **potencial de acción**. El potencial de acción es una **onda de despolarización** que se mueve por el axón.
- A medida que el potencial de acción se mueve por el axón, detrás de él ocurre **repolarización**. Durante la despolarización, el axón entra en un **período refractario absoluto**, un tiempo en el que no puede transmitir otro potencial de acción. Cuando se han restablecido suficientes puertas que controlan canales de Na^+, la neurona entra en un **período refractario relativo**, un tiempo en el que el umbral para disparar la neurona es más alto.

CENGAGENOW™ **Aprenda más sobre los canales de iones y los potenciales de acción haciendo clic en las figuras en CengageNOW.**

- El potencial de acción se ajusta a una respuesta total o nula; no hay variación en la intensidad de un solo impulso. Ocurre una de dos cosas: el potencial de membrana excede al nivel de umbral, llevando a la transmisión de un potencial de acción o no lo hace. Una vez que ha empezado, un potencial de acción se autopropaga.

6 Contrastar la conducción continua con la conducción saltatoria.

- La **conducción continua**, que implica a toda la membrana plasmática del axón, se lleva a cabo en neuronas amielínicas.
- La **conducción saltatoria**, que es más rápida que la conducción continua, se lleva a cabo en neuronas mielinizadas. La despolarización parece saltar a lo largo del axón de un nodo de Ranvier al siguiente; éstos son sitios donde el axón no está cubierto por mielina y donde se concentran los canales de Na^+.

41.4 *(página 872)*

7 Describir las acciones de los neurotransmisores identificados en el capítulo.

- La unión entre dos neuronas o entre una neurona y un efector es una **sinapsis**. Aunque hay sinapsis eléctricas, la mayoría de las sinapsis son químicas. En una transmisión sináptica, una **neurona presináptica** libera un **neurotransmisor**, un mensajero químico, de sus **vesículas sinápticas**.
- La **acetilcolina** acciona la contracción del músculo esquelético.
- Las **aminas biogénicas** incluyen la **norepinefrina**, **epinefrina**, **serotonina** e **histamina**. Estos neurotransmisores desempeñan papeles importantes en la regulación del estado de ánimo. La dopamina también es importante en la función motora.
- Varios aminoácidos funcionan como neurotransmisores, incluido el **glutamato**, el principal neurotransmisor excitatorio en el cerebro, y el **GABA**, un neurotransmisor inhibitorio generalizado.
- Los neuropéptidos, que son opioides, incluyen las **endorfinas** (por ejemplo, la **beta-endorfina**) y las **encefalinas**.
- El óxido nítrico (**NO**), un neurotransmisor gaseoso, transmite señales desde una neurona postsináptica hasta una neurona presináptica, en dirección opuesta a la de la mayoría de los neurotransmisores.

8 Seguir los eventos que se llevan a cabo en la transmisión sináptica y elaborar diagramas que apoyen su descripción.

- Los iones calcio inducen la fusión de las vesículas sinápticas con la membrana presináptica y liberen un neurotransmisor hacia la **hendidura sináptica**. El neurotransmisor se difunde a través de la hendidura sináptica y se combina con receptores específicos sobre una neurona postsináptica.
- Muchos receptores de neurotransmisores son proteínas que forman **canales iónicos cuyo efecto depende de ligandos**. Otros activan una proteína G y trabajan a través de un **segundo mensajero** como **AMPc**.

CENGAGENOW™ **Aprenda más sobre la transmisión sináptica haciendo clic en la figura en CengageNOW.**

9 Comparar las señales excitatorias e inhibitorias y sus efectos.

- La unión de un neurotransmisor con un receptor puede ocasionar un **potencial postsináptico excitatorio (PPSE)** o un **potencial postsináptico inhibitorio (PPSI)**, dependiendo del tipo de receptor. Los PEPS acercan a la neurona a su nivel de disparo. Los PIPS alejan a la neurona de su nivel de disparo.

41.5 *(página 877)*

10 Definir *integración neuronal* y describir cómo una neurona postsináptica integra estímulos entrantes y "decide" si disparar o no.

- La **integración neuronal** es el proceso de **sumar**, o **integrar**, señales entrantes.
- Cada PPSE o PPSI es un potencial graduado que varía en magnitud dependiendo de la intensidad del estímulo aplicado. La **adición** es el proceso de sumar y restar señales entrantes. Por medio de la suma de varios PEPS, la neurona puede llevarse al nivel de disparo crítico.
- La **adición temporal** ocurre cuando estímulos repetidos originan el desarrollo de nuevos PEPS antes que PEPS previos hayan decaído. La **adición espacial** ocurre cuando varias terminales sinápticas muy próximas entre sí liberan neurotransmisores de manera simultánea, estimulando la neurona postsináptica en varios sitios diferentes.

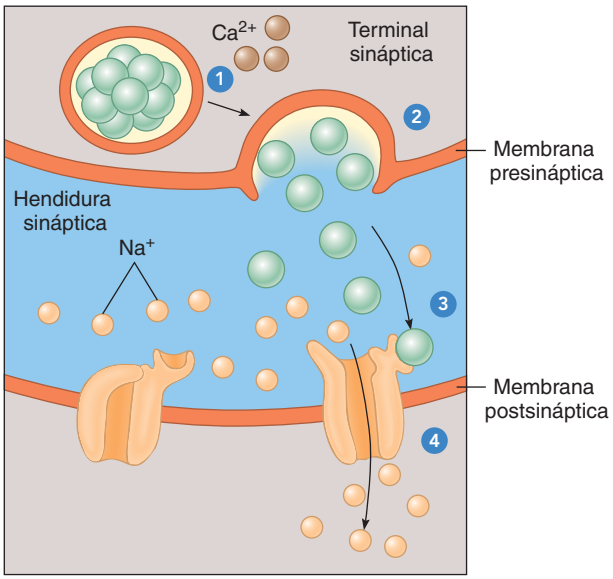
41.6 *(página 878)*

11 Distinguir entre convergencia y divergencia, y explicar por qué cada una es importante.

- Los **circuitos neuronales** complejos son posibles debido a asociaciones como convergencia y divergencia. En la **convergencia**, una sola neurona es afectada por señales convergentes de dos o más neuronas presinápticas. La convergencia permite que el SNC integre información entrante de varias fuentes. En la **divergencia**, una sola neurona presináptica estimula a muchas neuronas postsinápticas, permitiendo un efecto generalizado.

EVALÚE SU COMPRENSIÓN

1. La suma de señales neuronales entrantes es parte de la (a) recepción (b) transmisión (c) integración (d) acción por efectores (e) transmisión de neuronas aferentes
2. Los potenciales de acción son transmitidos a terminales sinápticas por (a) los ganglios (b) el axón (c) las dendritas (d) el cuerpo de la célula (e) los nodos
3. La vaina de mielina es producida alrededor de los axones en el SNP por (a) los axones (b) los cuerpos de las células neuronales (c) las dendritas (d) las células de Schwann (e) los oligodendrocitos
4. ¿Cuál de los siguientes *no* contribuye al potencial de reposo de una neurona? (a) las bombas de sodio-potasio (b) los canales de iones (c) las diferencias en la concentración de iones a través de la membrana (d) las diferencias en la permeabilidad a ciertos iones (e) los potenciales graduados
5. ¿Cuál de los siguientes hechos ocurre primero cuando el voltaje llega al nivel de umbral? (a) las puertas de ciertos canales iónicos activados por voltaje se abren (b) los canales de K^+ se cierran (c) la membrana se hiperpolariza (d) el neurotransmisor es liberado (e) la recaptura del neurotransmisor se lleva a cabo en la sinapsis
6. La conducción saltatoria (a) requiere más energía que la conducción continua (b) ocurre en neuronas amielínicas (c) ocurre cuando el potencial de acción salta de un nodo de Ranvier al siguiente (d) hace más lenta la transmisión de un impulso (e) depende de la acción del GABA
7. La acetilcolina es (a) una amina biogénica (b) se recicla (c) es liberada por las neuronas motoras y por algunas neuronas en el cerebro (d) es desactivada por proteínas G (e) se une con receptores opioides
8. Los receptores para la serotonina y algunos otros neurotransmisores (a) son canales iónicos activados por voltaje (b) permiten la afluencia de iones cloro, llevando a despolarización de la membrana (c) trabajan a través de un segundo mensajero (d) inhiben la recaptación del neurotransmisor (e) son canales iónicos pasivos
9. Los PPSI (a) excitan las neuronas presinápticas (b) excitan las neuronas postsinápticas (c) pueden cancelar los efectos de algunos PPSE (d) liberan grandes cantidades de neurotransmisores (e) son liberados por cuerpos de células postsinápticas
10. Una neurona presináptica en el cerebro transmite información a cientos de otras neuronas. Este es un ejemplo de (a) convergencia (b) divergencia (c) adición temporal (d) adición espacial (e) un potencial graduado
11. En la adición espacial (a) estímulos repetidos ocasionan el desarrollo de nuevos PPSE antes que PPSE previos decaigan (b) ocurre divergencia en dos o más sinapsis (c) los PPSE y los PPSI se cancelan entre sí en el espacio del axón (d) dos o más PPSE transmiten una señal química sumada (e) varias terminales sinápticas muy próximas entre sí liberan el neurotransmisor simultáneamente
12. Describa las acciones que se llevan a cabo en cada uno de los pasos numerados. Use la figura 41-11c para comprobar sus respuestas.

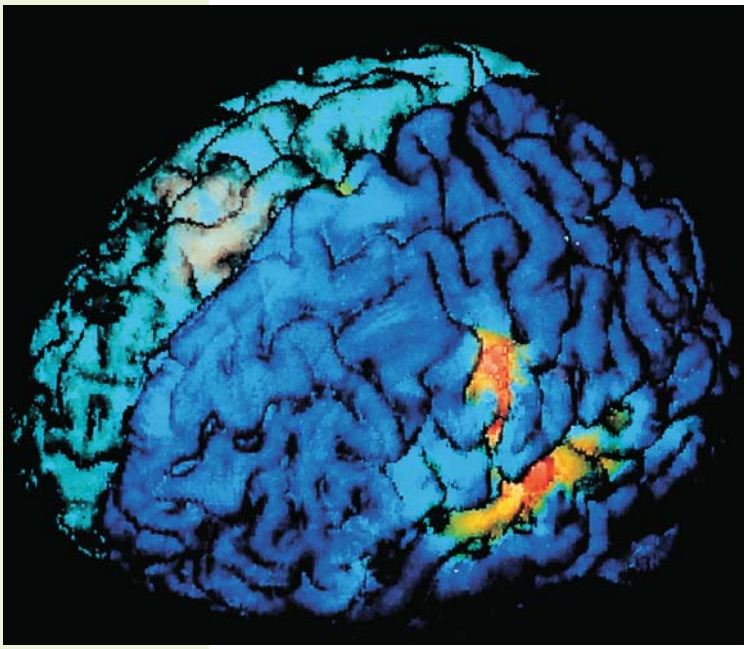


PENSAMIENTO CRÍTICO

1. Analice varias formas específicas en las que el sistema nervioso ayuda a mantener la homeostasis.
2. Fármacos estimulantes como las anfetaminas incrementan la actividad del sistema nervioso. Describa dos mecanismos que impliquen transmisión sináptica que pudieran explicar la acción de tales fármacos.
3. Establezca una hipótesis para explicar el hecho de que la acetilcolina tiene un efecto excitatorio sobre el músculo esquelético pero un efecto inhibitorio sobre el músculo cardiaco.
4. **VÍNCULO CON LA EVOLUCIÓN.** Desde la perspectiva de la adaptación, conjeture las ventajas de los circuitos neuronales caracterizados por una gran cantidad de convergencia y divergencia.
5. **ANÁLISIS DE DATOS.** Establezca si cada uno de lo siguiente sería resultado de un PPSE o un PPSI (explique su respuesta): (a) Na^+ entra en una neurona postsináptica; (b) K^+ se difunde fuera de una neurona postsináptica; (c) Cl^- entra en una neurona postsináptica.
6. **CIENCIA, TECNOLOGÍA Y SOCIEDAD.** En el mercado hay una pueba para evaluar el riesgo de padecer la enfermedad de Alzheimer. Con base en marcadores de genes que pueden identificarse en una muestra de saliva, una persona sana puede conocer su riesgo aproximado de contraer la enfermedad de Alzheimer. ¿Considera usted que esta información será de utilidad para las personas? ¿Se preocuparía usted por las consecuencias psicológicas de una persona al saber que presenta un alto riesgo? ¿Quisiera saber cuál es el suyo?
7. **CIENCIA, TECNOLOGÍA Y SOCIEDAD.** Los investigadores han modificado genéticamente células para producir acetilcolina, dopamina, GABA y otros neurotransmisores. ¿De qué maneras podrían ser útiles estas células en una investigación neurobiológica? ¿Cómo podrían ser útiles en medicina clínica?

CENGAGENOW™ **Preguntas adicionales están disponibles en CengageNOW en www.cengage.com/login.**

42 Regulación neuronal



Volker Steger/Peter Arnold, Inc.

El encéfalo durante el habla. En esta imagen de resonancia magnética funcional (fMRI por sus siglas en inglés) del encéfalo, el color rojo indica áreas de mayor activación durante el habla; el color amarillo indica activación media.

CONCEPTOS CLAVE

42.1 Las tendencias en la evolución del sistema nervioso de los invertebrados incluyen un mayor número y concentración de neuronas e interneuronas, más contactos sinápticos complejos, especialización de funciones y cefalización.

42.2 El sistema nervioso de los vertebrados consta de un sistema nervioso central (SNC) que incluye al encéfalo y la médula espinal y un sistema nervioso periférico (SNP) que incluye a receptores sensoriales y nervios.

42.3 Aunque regiones diferentes del encéfalo están especializadas en varias clases de vertebrados, el encéfalo se desarrolla de la misma manera y tiene la misma estructura básica; durante la evolución del encéfalo de los vertebrados, el cerebro y el cerebelo se han vuelto más grandes y complejos.

42.4 Igual que en otros vertebrados, el SNC humano recibe información sensorial del ambiente tanto interno como externo, la integra y determina respuestas idóneas. Las áreas de asociación de cerebro son responsables del aprendizaje, la memoria, el lenguaje, el pensamiento y el juicio.

42.5 El sistema nervioso periférico tiene dos divisiones: la división somática transmite información entre el ambiente externo y el SNC, mientras la división autónoma transmite información entre el ambiente interno y el SNC.

42.6 Muchos fármacos prescritos e ilegales afectan el estado de ánimo al modificar las concentraciones de neurotransmisores en el encéfalo.

Una rana agita su lengua a la velocidad del rayo para atrapar una mosca, un conejo escapa de su depredador y usted aprende biología, tal vez no tan rápido. En un sistema nervioso complejo, millones de neuronas trabajan juntas para transmitir información desde el ambiente externo hasta el sistema nervioso central (SNC). Luego que la información es integrada, señales neuronales son transmitidas a los efectores que pueden producir respuestas adecuadas.

El sistema nervioso también regula la frecuencia cardiaca, la respiración y cientos de otras actividades internas. Los nervios deben transmitir información desde todos los órganos del cuerpo hacia el SNC. Luego, otros nervios transmiten de regreso la información que permite a los órganos hacer los ajustes necesarios para mantener la homeostasis. Los investigadores se han enfocado bastante en cómo interactúan las neuronas y apenas están empezando a comprender los mecanismos que permiten las muchas funciones vitales del sistema nervioso.

Los neurobiólogos usan varios métodos para estudiar los mecanismos de la función neuronal. Por ejemplo, la mejora en los métodos de obtención de imágenes ha revolucionado el estudio del cerebro. Imágenes por resonancia magnética funcional (fMRI por sus siglas en inglés) han proporcionado a los investigadores una ventana a través de la cual observar la función del cerebro. Las imágenes por resonancia magnética funcional permiten a los neurobiólogos estudiar las respuestas de redes neuronales en el cerebro mientras un individuo está realizando una tarea en ese momento, como hablar (vea la fotografía). Durante el desempeño de la tarea, un área del cerebro se vuelve activa y el flujo de sangre oxigenada a dicha área se incrementa. La MRI funcional detecta cambios que se llevan a cabo

en respuesta a un estímulo muy breve. Por ejemplo, un estímulo visual que dura sólo 30 milisegundos incita una activación del cerebro que puede ser detectada por la fMRI.

En este capítulo se comparan varios tipos de sistemas nerviosos. A continuación examinamos la estructura y función del sistema nervioso de los vertebrados, con énfasis en la función del cerebro humano. Exploramos algunas de las fronteras de la neurobiología, como los mecanismos implicados en el procesamiento de la información y la drogadicción.

42.1 SISTEMAS NERVIOSOS DE LOS INVERTEBRADOS: TENDENCIAS EN LA EVOLUCIÓN

OBJETIVOS DE APRENDIZAJE

1. Contrastar sistemas nerviosos radiales y con redes nerviosas con sistemas nerviosos bilaterales.
2. Identificar tendencias en la evolución del sistema nervioso de los invertebrados.

El estilo de vida de un animal está estrechamente relacionado con la organización y complejidad de su sistema nervioso. Las especies del género *Hydra* y otros cnidarios tienen una **red nerviosa** que consta de neuronas interconectadas sin ningún órgano de control central. Las células sensoriales están localizadas en la epidermis y el cnidario puede responder a estímulos provenientes de cualquier dirección (vea el capítulo 31). Cuando una neurona es estimulada, señales eléctricas son enviadas de neurona en neurona en todas las direcciones (**FIGURA 42-1**). Las respuestas pueden implicar grandes partes del cuerpo.

Una ventaja de la red nerviosa es que los cnidarios responden efectivamente a un depredador o presa que se aproxime desde cualquier dirección. La hidra responde al descargar nematocitos (estructuras urticantes) y coordinando los movimientos de sus tentáculos para capturar alimentos. Algunos cnidarios poseen dos o más redes nerviosas. En algunas medusas, una lenta red nerviosa coordina el movimiento de los tentáculos y una segunda red nerviosa, que es más rápida, coordina la natación.

El **sistema nervioso radial** de la estrella de mar y otros equinodermos (vea el capítulo 32) es una red nerviosa modificada. Este sistema muestra algún grado de organización selectiva de las neuronas en más que una red difusa. Consta de un anillo de nervios alrededor de la boca, a partir de la cual se extiende un largo nervio radial hacia cada brazo. Las ramas de estos nervios, que forman una red algo semejante al conjunto de nervios de la hidra, coordina el movimiento del animal.

Los animales bilateralmente simétricos tienen un **sistema nervioso bilateral**. En los platelmintos, la región de la cabeza contiene concentraciones de células cerebrales denominadas **ganglios cerebrales** (**FIGURA 42-2**). Éstos funcionan como un cerebro primitivo y tienen algún control sobre el resto del sistema nervioso. Por lo común, dos cordones nerviosos sólidos, ventrales y longitudinales se extienden desde los ganglios hasta el extremo posterior del cuerpo. Nervios transversales conectan entre sí los dos cordones nerviosos y el cerebro con las manchas oculares. Esta disposición se denomina sistema nervioso "tipo escalera".

Los anélidos y los artrópodos suelen tener un cordón nervioso ventral sólido (**FIGURA 42-3**). Los cuerpos de las células de muchas de las neuronas están concentrados en ganglios. Las neuronas aferentes y eferentes están en nervios laterales que unen los ganglios con músculos y otras estructuras del cuerpo. Si a un platelminto se le retira el cerebro, puede moverse casi tan bien como antes. No obstante, cuando choca contra algún obstáculo, persiste en un esfuerzo inútil por continuar hacia delante en lugar de rodear al obstáculo. El platelminto necesita su cerebro para responder adaptándose a cambios en el entorno.

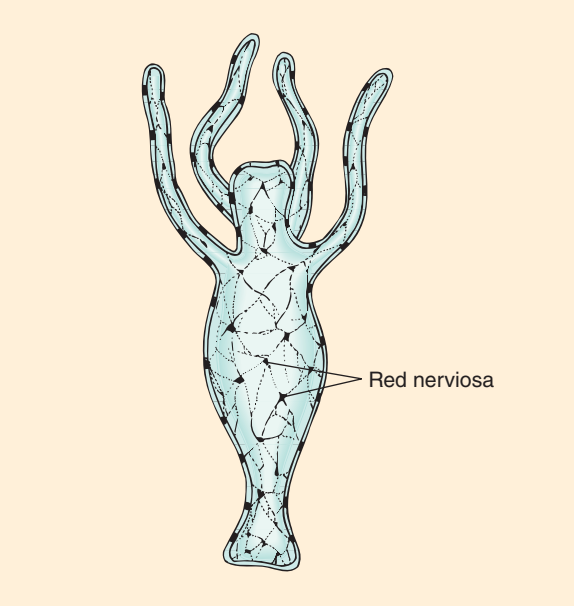


FIGURA 42-1 ***Animada*** **Red nerviosa de la hidra**
La *Hydra* y otros cnidarios tienen una red de neuronas sin ningún órgano de control central.

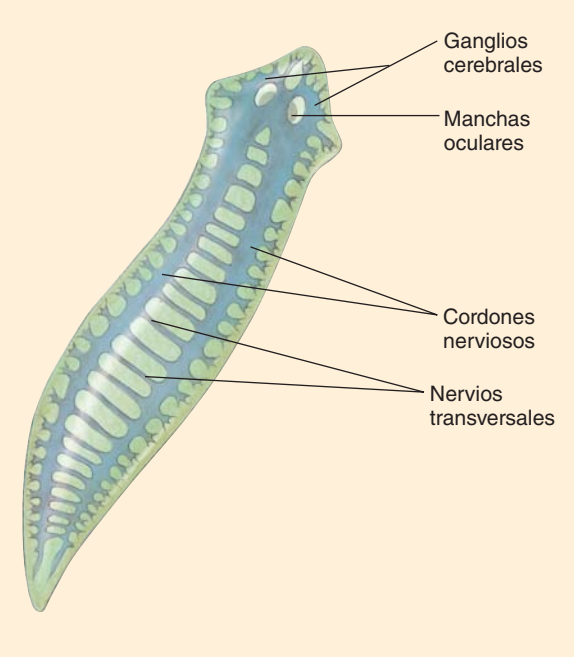
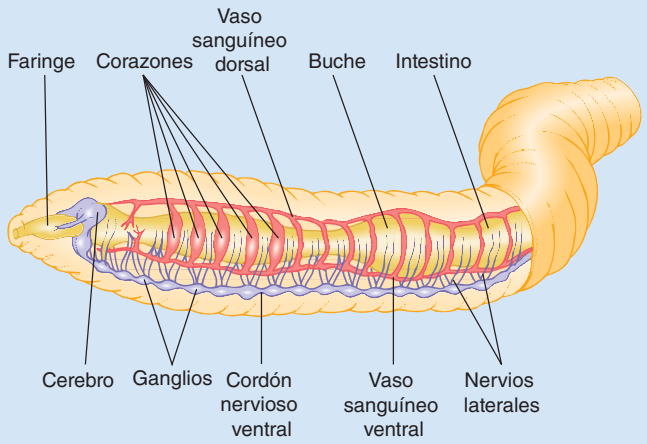
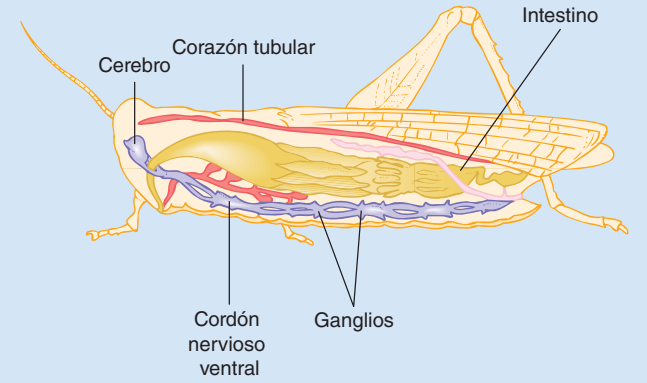


FIGURA 42-2 ***Animada*** **Sistema nervioso tipo escalera de los platelmintos**
Los ganglios cerebrales en la región de la cabeza sirven como un cerebro simple. Los cordones nerviosos longitudinales están conectados por nervios transversales.



(a) Sistema nervioso de una lombriz de tierra. Los anélidos tienen un cerebro anterior dorsal y uno o más cordones nerviosos ventrales. Los cuerpos celulares de las neuronas están localizados en ganglios conectados por el cordón nervioso ventral.



(b) Sistema nervioso de un insecto. El cerebro de artrópodo es continuo con el cordón nervioso ventral. El cerebro está más especializado que en los anélidos.

FIGURA 42-3 ***Animada*** **Los sistemas nerviosos de anélidos y artrópodos**

Los ganglios cerebrales de algunos artrópodos difieren de los de los anélidos en que tienen regiones funcionales específicas. Estas áreas están especializadas para integrar información transmitida a los ganglios desde órganos sensoriales.

Los moluscos con estilos de vida inactivos tienen sistemas nerviosos relativamente simples con poca cefalización y órganos sensoriales muy simples. Por lo regular hay dos cordones nerviosos; uno se extiende a cada lado del cuerpo. A lo largo de los cordones hay varios pares de ganglios.

Los moluscos cefalópodos (calamares y pulpos) tienen sistemas nerviosos complejos que incluyen órganos sensoriales bien desarrollados. El sistema nervioso de cefalópodo está adaptado al estilo de vida activo y depredatorio de estos animales. Las neuronas concentradas en ganglios están agrupadas en un anillo que rodea al esófago; conforman un cerebro que contiene alrededor de 168 millones de células nerviosas. Así como el cerebro de vertebrado, el cerebro de cefalópodo tiene lóbulos y pliegues intricados, y áreas particulares están especializadas como centros para funciones específicas. El pulpo es capaz de aprender bastante y es posible enseñarle tareas difíciles. De hecho, los cefalópodos son considerados los invertebrados más inteligentes.

Es posible identificar las siguientes tendencias en la evolución de los sistemas nerviosos:

1. *Número incrementado de células nerviosas.*
2. *Concentración de células nerviosas.* Las células nerviosas forman masas de tejido que se vuelven **ganglios** (acumulación de cuerpos de células) y **cerebro**, y forman cordones gruesos de tejido que se vuelven **cordones nerviosos** y **nervios**.
3. *Especialización de funciones.* Por ejemplo, la transmisión de impulsos nerviosos en una dirección requiere **nervios aferentes**, que conducen los impulsos hacia un sistema nervioso central (SNC) y **nervios eferentes**, que transmiten impulsos del SNC a los efectores (músculos y glándulas). Ciertas partes del SNC se especializan en llevar a cabo funciones específicas y es posible identificar distintas regiones estructurales y funcionales.
4. *Aumento del número de interneuronas y contactos sinápticos más complejos.* Estos contactos permiten mayor integración de mensajes entrantes, proporcionan un mayor intervalo de respuestas y permiten respuestas más precisas.
5. ***Cefalización*** o *formación de una cabeza.* Un animal bilateralmente simétrico en general se mueve hacia delante. La concentración de órganos sensoriales en el extremo frontal del cuerpo permite que el animal detecte un enemigo lo suficientemente rápido para escapar, o para ver u oler alimento a tiempo para capturarlo. La respuesta puede ser rápida si los órganos sensoriales están conectados por vías cortas con células nerviosas próximas a cargo de tomar decisiones. En consecuencia, las células nerviosas suelen estar concentradas en la región de la cabeza para formar ganglios o un cerebro.

Repaso

- ¿Cuáles son las diferencias entre el sistema nervioso de un insecto y el sistema nervioso de una lombriz de tierra?
- ¿Cuáles son algunas tendencias en la evolución de los sistemas nerviosos?
- ¿Cuáles son algunas ventajas de la cefalización?

42.2 EL SISTEMA NERVIOSO DE LOS VERTEBRADOS: ESTRUCTURA Y FUNCIÓN

OBJETIVO DE APRENDIZAJE

3 Describir las dos divisiones principales del sistema nervioso de los vertebrados y resumir sus funciones.

El intervalo de posibles respuestas de un animal depende en gran parte del número de neuronas que tiene y de la forma en que están organizadas en el sistema nervioso. Algunos sistemas nerviosos de invertebrados tienen sólo unos cuantos cientos de neuronas. A medida que los grupos animales evolucionaron, los sistemas nerviosos se volvieron cada vez más complejos. El cerebro humano tiene alrededor de 100 miles de millones de neuronas. La manera en que las neuronas están organizadas es fundamental para determinar la habilidad de aprendizaje y la flexibilidad de comportamiento.

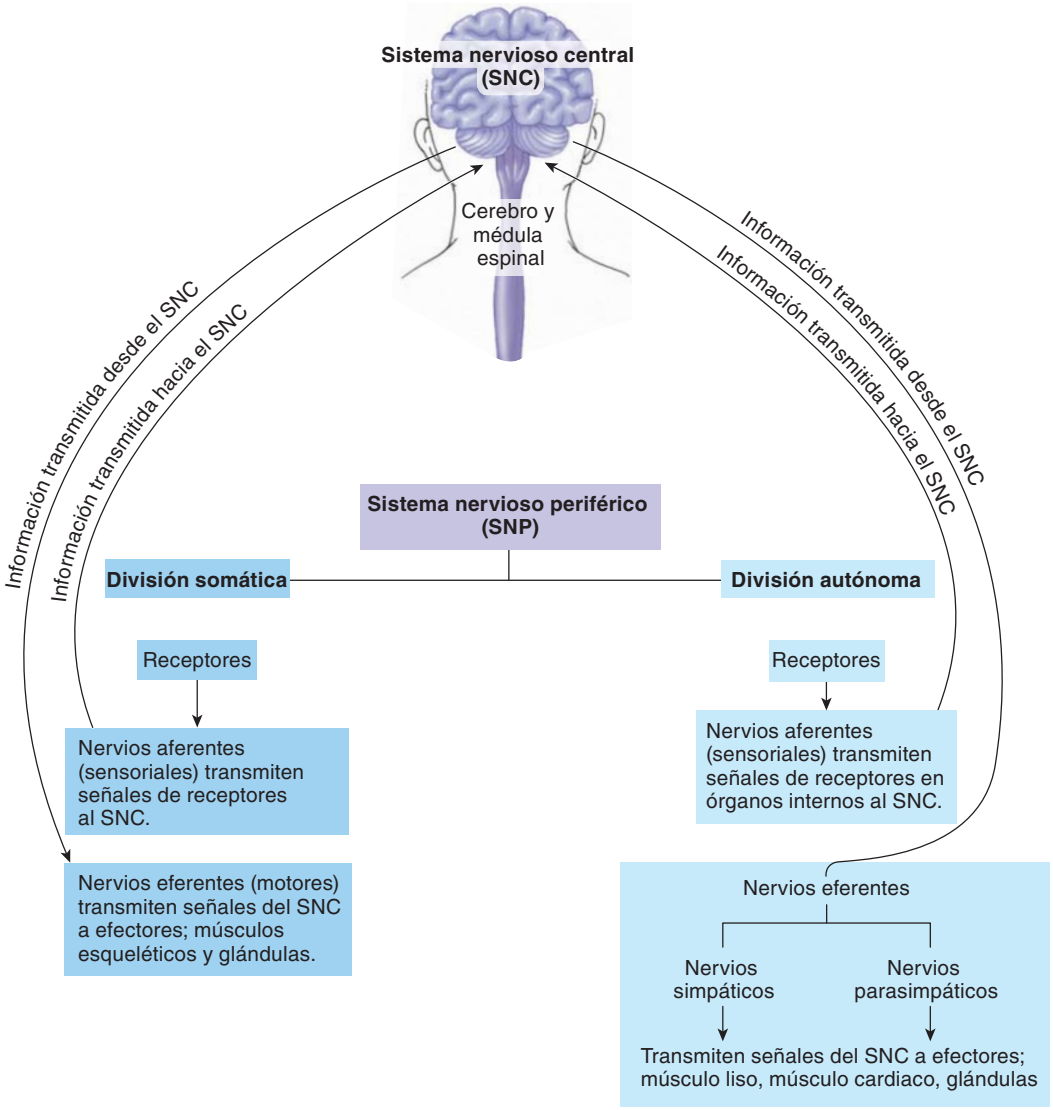


FIGURA 42-4 ***Animada*** Organización del sistema nervioso de los vertebrados

El sistema nervioso de los vertebrados tiene dos divisiones principales: el **sistema nervioso central** (**SNC**) y el **sistema nervioso periférico** (**SNP**) (**FIGURA 42-4**). El SNC consta de un encéfalo altamente desarrollado que es continuo con la **médula espinal** tubular y dorsal. Al servir como control central, estos órganos integran información entrante y determinan respuestas idóneas.

El SNP está conformado por receptores sensoriales (por ejemplo, receptores táctiles, auditivos y visuales) y los nervios, que son las líneas de comunicación. Varias partes del cuerpo están relacionadas con el encéfalo por nervios craneales y con la médula espinal por nervios espinales. Las neuronas aferentes (sensoriales) en estos nervios informan continuamente al SNC de condiciones cambiantes. Luego, las neuronas eferentes transmiten las "decisiones" del SNC a músculos y glándulas idóneos, que hacen los ajustes necesarios para mantener la homeostasis.

Por razones de conveniencia, el SNP se subdivide en divisiones somática y autónoma. La mayoría de los receptores y nervios implicados con cambios en el ambiente externo son somáticos. Los que regulan el ambiente interno son autónomos. Ambas divisiones tienen nervios aferentes, que transmiten mensajes de los receptores al SNC, y nervios eferentes, que transmiten información de regreso del SNC a las estructuras que responden. La división autónoma tiene dos tipos de vías eferentes: nervios simpáticos y parasimpáticos (que se estudian después en el capítulo).

Repaso

- ¿Cuáles son los principales componentes del SNC?
- ¿Cuáles son los componentes y funciones principales del SNP?

42.3 EVOLUCIÓN DEL CEREBRO DE LOS VERTEBRADOS

OBJETIVO DE APRENDIZAJE

4 Seguir el desarrollo de las regiones principales del cerebro de los vertebrados: cerebro anterior, cerebro medio y cerebro posterior, y comparar los cerebros de peces, anfibios, reptiles, aves y mamíferos.

Todos los vertebrados, desde los peces hasta los mamíferos, tienen la misma estructura cerebral básica, aunque diferentes partes del cerebro están especializadas en las varias clases de vertebrados. La tendencia evolutiva es hacia un incremento en la complejidad, especialmente del cerebro y el cerebelo.

En el embrión temprano de un vertebrado, el encéfalo y la médula espinal se diferencian desde un tubo único de tejido, el **tubo neural**. Anteriormente el tubo se expande y desarrolla en el encéfalo. Después el tubo se convierte en la médula espinal. El encéfalo y la médula espinal permanecen continuos y sus cavidades se comunican. A medida que el encéfalo empieza a diferenciarse, tres protuberancias se hacen visibles: el cerebro anterior, el cerebro medio y el cerebro posterior (**FIGURA 42-5**).

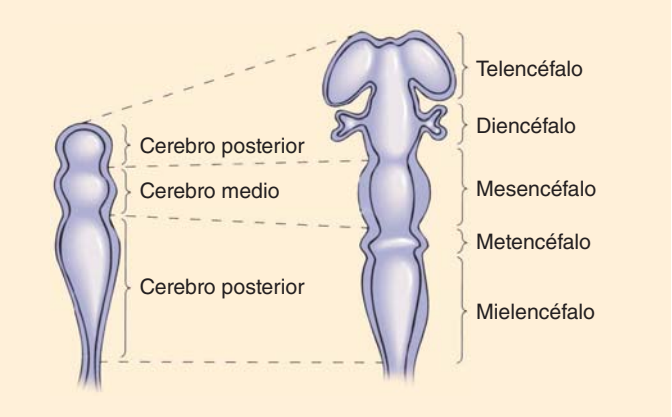


FIGURA 42-5 ***Animada*** **Desarrollo temprano del sistema nervioso de los vertebrados**
Temprano en el desarrollo del embrión de los vertebrados, el extremo anterior del tubo neural se diferencia en cerebro anterior, el cerebro medio y el cerebro posterior. Éstos se subdividen en divisiones primarias y, finalmente, dan lugar a estructuras específicas del cerebro adulto.

El cerebro anterior se desarrolla en la médula, la protuberancia anular y el cerebelo

Como se indica en la **TABLA 42-1**, el **cerebro anterior** se subdivide para formar el **metencéfalo**, que origina el **cerebelo** y la **protuberancia anular**, y el **mielencéfalo**, que origina la **médula**. La médula, la protuberancia anular y el cerebro medio forman el **bulbo raquídeo**, la porción alargada del encéfalo que se ve como un tallo que sostiene al cerebro.

La médula, la parte más posterior del encéfalo es continua con la médula espinal. Su cavidad, el **cuarto ventrículo**, es continua con el canal central de la médula espinal y con un canal que corre a través del cerebro medio. Las paredes de la médula son gruesas y están formadas en gran medida por *tractos nerviosos* (haces de axones) que conectan la médula espinal con varias partes del encéfalo. La médula contiene centros que regulan funciones de mantenimiento de la vida como la respiración, la frecuencia cardiaca y la presión sanguínea. Otros centros reflejos en la médula regulan actividades como tragar, toser y vomitar.

El cerebelo es responsable del tono muscular, la postura y el equilibrio. También refina y coordina la actividad muscular. En los humanos, el cerebelo proporciona entrada a áreas motoras en la corteza cerebral, y de esta manera ayuda a planear e iniciar la actividad voluntaria. Ciertas regiones del cerebelo almacenan recuerdos implícitos (recuerdos inconscientes para habilidades perceptivas y motoras, como nadar o patinar).

El tamaño y la forma del cerebelo varían entre las clases de vertebrados (**FIGURA 42-6**). El desarrollo del cerebelo está más o menos correlacionado con la cantidad y complejidad de la actividad muscular, reflejando el principio de que el tamaño relativo de una parte del encéfalo se correlaciona con la importancia del comportamiento de la especie. En algunos peces, aves y mamíferos el cerebro está altamente desarrollado, mientras que tiende a ser pequeño en peces sin mandíbula, anfibios y reptiles. En las aves y los mamíferos, el cerebelo es grande y tiene muchos pliegues.

El daño o eliminación del cerebelo resulta en la alteración de la coordinación muscular. Un pájaro sin cerebelo no puede volar y sus alas se sacuden bruscamente. Cuando el cerebelo humano se lesiona por un golpe o por una enfermedad, los movimientos musculares carecen de coordinación. Cualquier actividad que requiere coordinación delicada, como ensartar una aguja, se vuelve difícil, si no es que imposible de realizar.

TABLA 42-1 Diferenciación de estructuras del SNC

Primeras divisiones embrionarias	Subdivisiones	Derivados en adultos	Cavidad
Encéfalo			
Cerebro posterior	Telencéfalo	Cerebro	Ventrículos laterales (ventrículos primero y segundo)
	Diencéfalo	Tálamo, hipotálamo, epífisis (cuerpo pineal)	Tercer ventrículo
Cerebro medio	Mesencéfalo	Lóbulos ópticos en peces y anfibios; colículos superiores e inferiores en los mamíferos	Acueducto cerebral
Cerebro anterior	Metencéfalo	Cerebelo, protuberancia anular	
	Mielencéfalo	Médula	Cuarto ventrículo
Médula espinal		Médula espinal	Canal central

PUNTO CLAVE **Aunque diferentes partes del cerebro están especializadas en varios grupos de vertebrados, hay una tendencia evolutiva hacia un tamaño más grande y mayor complejidad del cerebro y el cerebelo.**

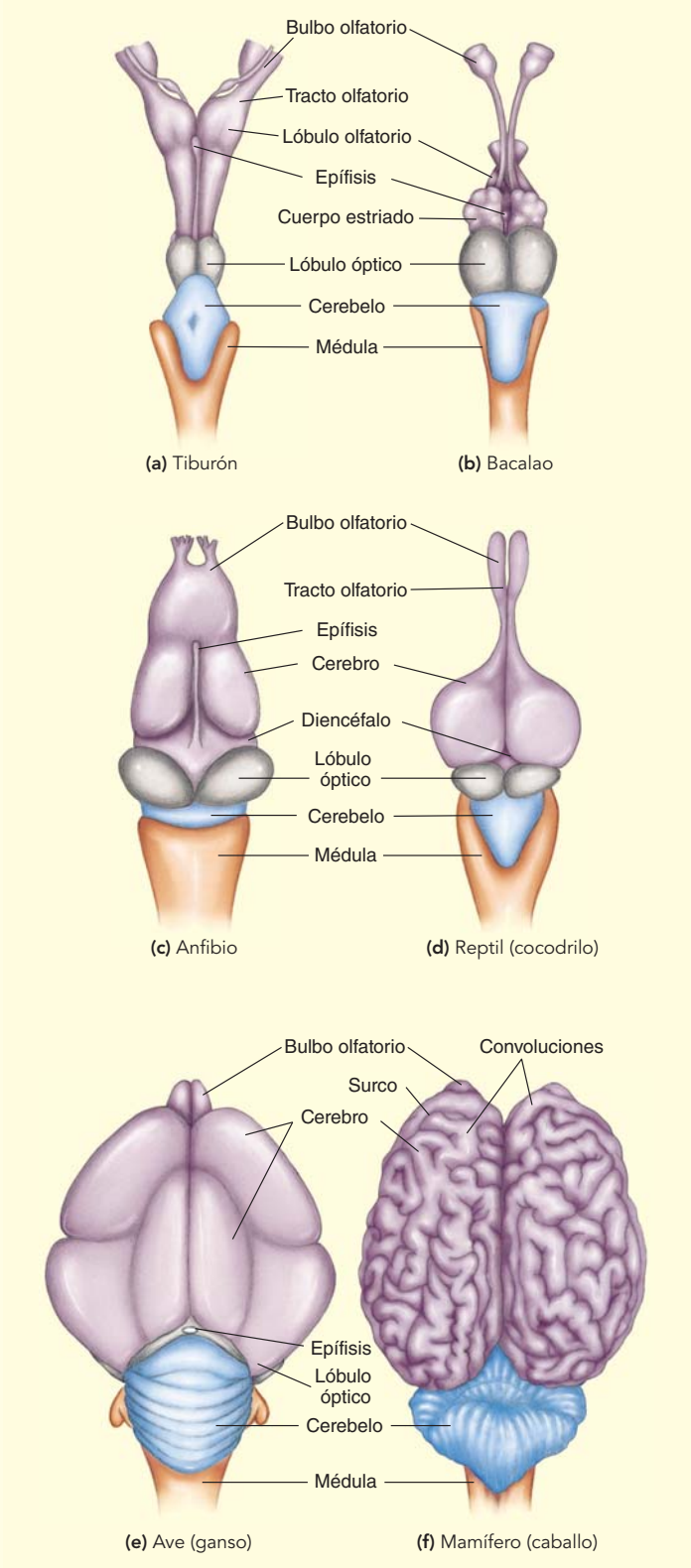


FIGURA 42-6 ***Animada*** **Evolución del cerebro humano**

La comparación de los cerebros de miembros de seis clases de vertebrados revela semejanzas básicas y tendencias evolutivas. (Los cerebros no están a escala). Observe que diferentes partes del cerebro están especializadas en los diversos grupos. Los grandes lóbulos olfatorios en el cerebro del tiburón **(a)** son esenciales para el altamente desarrollado sentido olfativo del depredador. **(b-f)** En el transcurso de la evolución, el cerebro y el cerebelo se han vuelto más grandes y complejos. En los mamíferos **(f)**, el cerebro es la parte más prominente del tálamo; la corteza cerebral, la delgada capa externa del cerebro, es bastante elaborada (plegada), lo que aumenta bastante su área superficial. En **(f)** el diencéfalo y parte del bulbo raquídeo están cubiertos por el gran cerebro.

En los mamíferos, la protuberancia anular contiene un haz grueso de fibras que transmiten información entre los dos lados del cerebelo. También sirve como puente que une la médula y el cerebelo con otras regiones del cerebro. La protuberancia anular contiene también centros que ayudan a regular la respiración y núcleos que relevan impulsos del cerebro al cerebelo. Recuerde del capítulo 41 que un **núcleo** es un grupo de cuerpos de células que se mueven dentro del SNC.

El cerebro medio es prominente en peces y anfibios

En peces y anfibios, el **cerebro medio** o **mesencéfalo** es la parte más prominente del cerebro y sirve como el área de asociación principal. Recibe información sensorial entrante, la integra y envía decisiones a nervios motores idóneos. La porción dorsal del cerebro medio está diferenciada en alguna medida. Por ejemplo, los lóbulos ópticos están especializados para interpretaciones visuales.

En reptiles, aves y mamíferos muchas funciones de los lóbulos ópticos son asumidas por el cerebro, que se desarrolla a partir del cerebro posterior. En mamíferos, el cerebro medio consta de los **colículos superiores**, centros para reflejos visuales como contracción de la pupila, y los **colículos inferiores**, centros para ciertos reflejos auditivos. Los colículos inferiores son centros principales de integración para información auditiva entrante. El cerebro medio de los mamíferos también contiene un centro (el *núcleo rojo*) que ayuda a mantener el tono muscular y la postura.

El cerebro posterior origina el tálamo, el hipotálamo y el cerebro

El **cerebro anterior**, o **cerebro posterior**, se subdivide para formar el *telencéfalo* y el *diencéfalo*. El **diencéfalo** origina el tálamo y el hipotálamo.

En todas las clases de vertebrados, el **tálamo** es un centro de relevo para mensajes motores y sensoriales. En los mamíferos todos los mensajes sensoriales excepto los provenientes de receptores olfatorios son entregados al tálamo, donde son integrados antes de ser transmitidos a las áreas sensoriales del cerebro.

El **hipotálamo**, que está por debajo del tálamo, forma el piso del tercer ventrículo. El hipotálamo es un centro coordinador fundamental para regular respuestas autónomas y somáticas. Integra información entrante y proporciona entrada a centros en la médula y médula espinal que regulan actividades como la frecuencia cardiaca, la respiración y el funcionamiento del sistema digestivo. En aves y mamíferos, el hipotálamo controla la temperatura del cuerpo. También contiene centros olfatorios, regula el apetito y el balance hídrico, y es importante en respuestas emocionales y sexuales. Como se analiza en el capítulo 49, el hipotálamo vincula los sistemas nervioso y endocrino y produce ciertas hormonas.

El **telencéfalo** origina el **cerebro**. Los *ventrículos laterales* (también denominados ventrículos primero y segundo), están dentro del cerebro. Cada ventrículo lateral se conecta con el tercer ventrículo (dentro del diencéfalo) por medio de un canal. En la mayoría de los grupos de vertebrados, el telencéfalo también origina los **bulbos olfatorios**. Estas estructuras son importantes en el sentido químico del olfato, el sentido dominante en la mayoría de los vertebrados acuáticos y terrestres. De hecho, mucho del desarrollo del cerebro en los vertebrados parece enfocarse en la integración de información olfativa. En peces y anfibios una gran parte del cerebro está dedicada a estas funciones. Las aves son una excepción entre los vertebrados en el sentido de que su sentido del olfato suele ser deficiente. Sin embargo, una parte de su cerebro, el *cuerpo estriado*, está altamente desarrollado. Esta estructura controla el comer, volar, cantar y otros patrones de acción.

En la mayoría de los vertebrados, el cerebro está dividido en **hemisferios cerebrales** derecho e izquierdo. La mayor parte del cerebro está hecha de **materia blanca**, que principalmente consta de axones mielinizados que conectan varias partes del cerebro. En los mamíferos y en la mayoría de los reptiles, una capa de **materia gris**, o **corteza cerebral**, constituye la porción externa del cerebro. La materia gris no está mielinizada y contiene cuerpos de células y dendritas.

Ciertos reptiles y todos los mamíferos tienen un tipo de corteza cerebral denominada **neocorteza**. La mayor parte de la neocorteza consta de *áreas de asociación,* regiones que vinculan funciones sensoriales y motoras y son responsables de funciones superiores, como el aprendizaje y el razonamiento. La neocorteza es bastante amplia en los mamíferos y constituye la mayor parte del cerebro. En los humanos, la mayor parte de la corteza cerebral es la neocorteza, que consta de seis capas distintas de células. El resto de la corteza cerebral se denomina **paleocorteza**. En los mamíferos la paleocorteza forma parte del *sistema límbico* (que se analiza después en el capítulo).

En los mamíferos, el cerebro es la parte más prominente del encéfalo. Durante el desarrollo embrionario, se expande y crece hacia atrás, cubriendo muchas otras estructuras cerebrales. El área superficial de la corteza cerebral humana es ampliada bastante por numerosos pliegues denominados **circunvoluciones**. Las estrías entre éstas se denominan **surcos** o **hendiduras** si son superficiales y **fisuras** si son profundas. El número de circunvoluciones (no el tamaño del cerebro) ha sido asociado con la complejidad de la función del cerebro. En los mamíferos, el cerebro es responsable de numerosas funciones realizadas por otras partes del cerebro en otros vertebrados. Además, el cerebro de los mamíferos tiene funciones de asociación altamente desarrolladas.

Repaso

- ¿Cuáles son las estructuras derivadas del cerebro posterior embrionario de los vertebrados? ¿Cuáles son las funciones de estas estructuras?
- ¿Cuál es la diferencia entre el cerebro de un mamífero y el de un anfibio?

42.4 EL SISTEMA NERVIOSO CENTRAL HUMANO

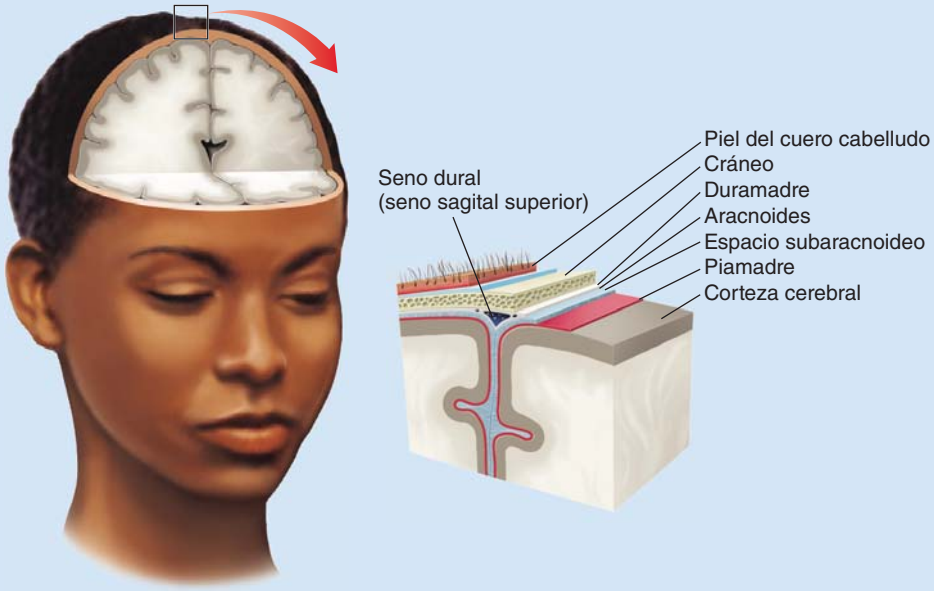
OBJETIVOS DE APRENDIZAJE

5 Describir la estructura y las funciones de la médula espinal humana.
6 Describir la estructura y las funciones del cerebro humano.
7 Resumir el ciclo sueño-vigilia y contrastar el sueño MOR con el sueño no MOR.
8 Describir las acciones del sistema límbico, incluyendo el papel de la amígdala en la expresión emocional.
9 Resumir cómo procesa información el cerebro, incluyendo una descripción de la plasticidad sináptica y los cambios neurológicos que se llevan a cabo durante el aprendizaje.

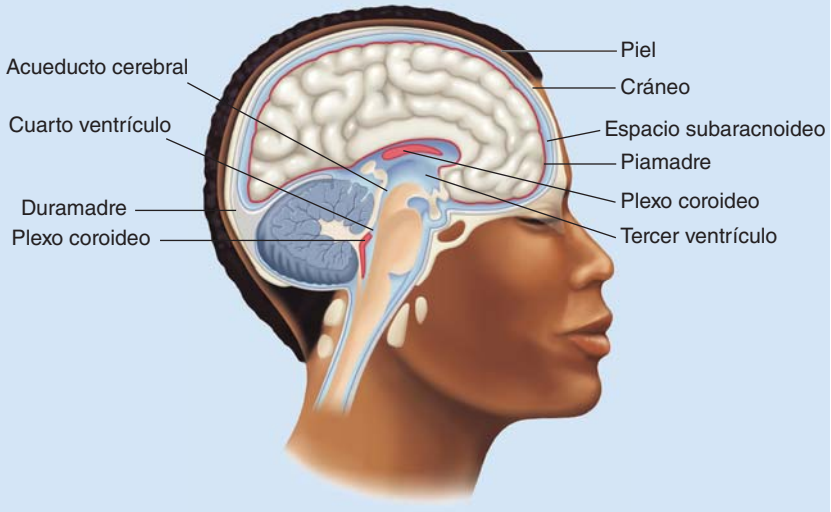
Los frágiles y suaves cerebro y médula espinal humanos están bien protegidos. Encerrado dentro de huesos, están cubiertos por tres capas de

tejido conectivo: las **meninges**. Las tres capas meníngeas son la rígida **duramadre** externa; la **aracnoides** de enmedio y la delgada y vascular **piamadre**, que se adhiere estrechamente al tejido del encéfalo y la médula espinal (**FIGURA 42-7**). La *meningitis* es una enfermedad en la que estas cubiertas se infectan e inflaman.

El espacio entre el aracnoides y la piamadre es el espacio subaracnoideo, que contiene **fluido cerebroespinal (FCE)**. Este líquido absorbente de golpes amortigua el cerebro y la médula espinal contra daño mecánico. También sirve como medio para intercambiar nutrientes y productos de desecho entre la sangre y el cerebro. El FCE es producido por redes especiales de capilares, colectivamente conocidos como **plexo coroideo**, que se extiende desde la piamadre hacia los ventrículos. Después de circular a través de los ventrículos, el FCE pasa hacia el espacio subaracnoideo. Luego es reabsorbido en grandes senos sanguíneos dentro de la duramadre.



(a) Sección frontal a través de la parte superior del cerebro. Observe el seno dural, un seno sanguíneo, entre dos capas de la duramadre. La sangre que sale del cerebro fluye hacia estos senos y luego circula a las grandes venas yugulares en el cuello.



(b) Sección sagital a través del cerebro. El fluido cerebroespinal, que amortigua el cerebro y la médula espinal, es producido por los plexos coroideos en las paredes de los ventrículos. Este líquido circula a través de los ventrículos y el espacio subaracnoideo. Es producido de forma continua y luego es reabsorbido hacia la sangre de los senos durales.

FIGURA 42-7 Protección del cerebro y la médula espinal
El SNC está bien protegido por el cráneo y las meninges, así como por el fluido cerebroespinal (FCE).

La médula espinal transmite impulsos hacia el cerebro y desde éste

La **médula espinal** tubular se extiende desde la base del cerebro hasta el nivel de la segunda vértebra lumbar. Una sección transversal a través de la médula espinal revela un pequeño **canal central** rodeado por un área de materia gris en forma algo semejante a la letra H (**FIGURA 42-8**). La materia gris consta de grandes masas de cuerpos de células, dendritas, axones no mielinizados y células gliales.

La materia banca, que se encuentra fuera de la materia gris, consta de axones mielinizados dispuestos en haces denominados **tractos** o **vías**. Los **tractos ascendentes** conducen los impulsos por la médula hasta el cerebro. Por ejemplo, los tractos espinotalámicos en las columnas anterior y lateral de la materia blanca conducen información de dolor y temperatura desde las neuronas sensoriales en la piel. Los tractos piramidales son tractos descendentes que transportan impulsos desde el cerebro hasta nervios motores a varios niveles en la médula. Más tarde en este capítulo se describen los nervios espinales.

Además de transmitir impulsos hacia el cerebro y desde éste, la médula espinal controla muchos actos reflejos. Un **acto reflejo** es una respuesta motora relativamente simple a un estímulo. Aunque la mayoría de los actos reflejos son más complejos, considere un **reflejo de retirada**, en el cual un circuito neuronal que consta de tres tipos de neuronas transporta una respuesta a un estímulo (**FIGURA 42-9**). Suponga que accidentalmente su mano ha tocado una llama. Casi de manera instantánea, e inclusive antes que conscientemente se dé cuenta de lo ocurrido, usted sacude la mano, retirándola.

Al instante de contacto entre su mano y la llama, una neurona sensorial transmite un mensaje de receptores de dolor a la médula espinal. Dentro de la médula espinal, una neurona sensorial transmite la señal a una interneurona. La interneurona integra la información y envía una señal a una neurona eferente (motora) idónea, que conduce la información a un grupo de músculos. Los músculos responden contrayéndose,

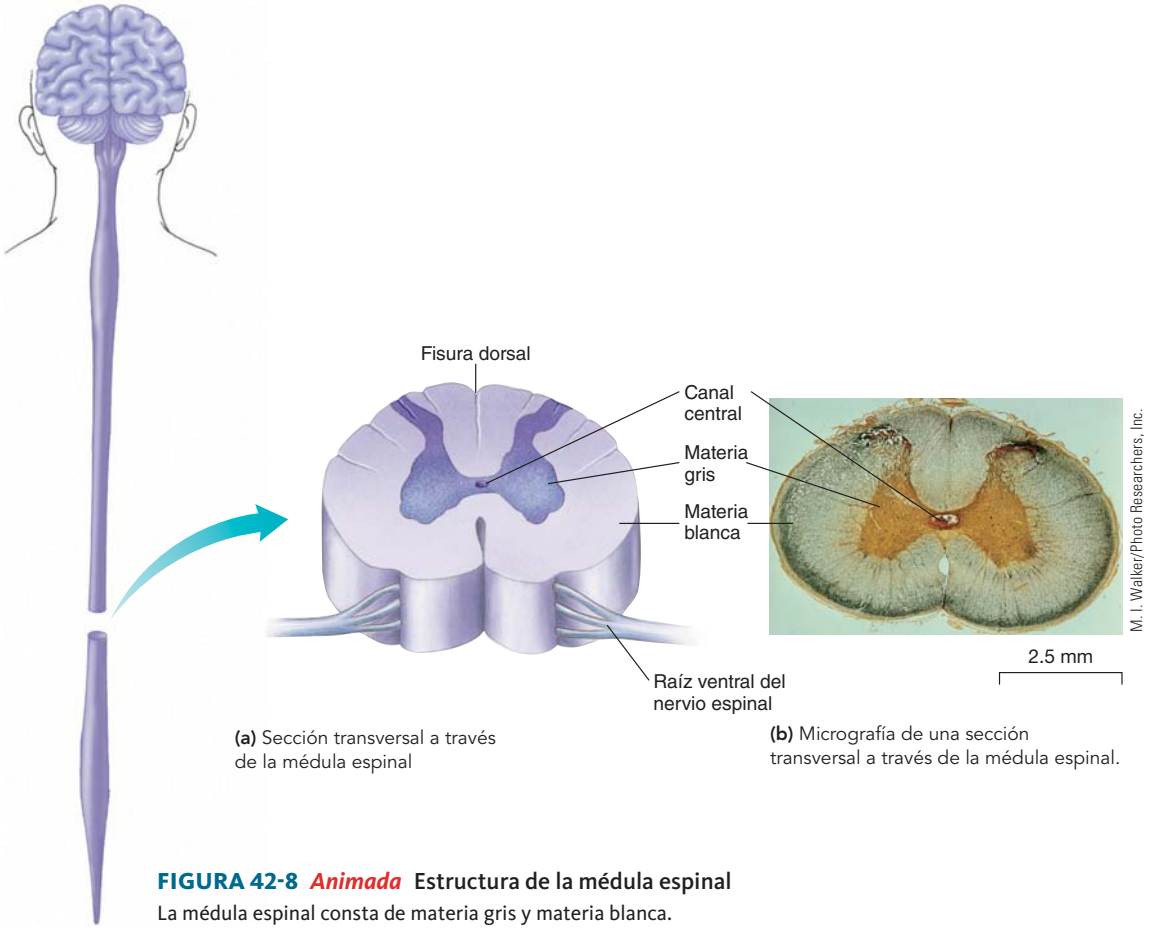
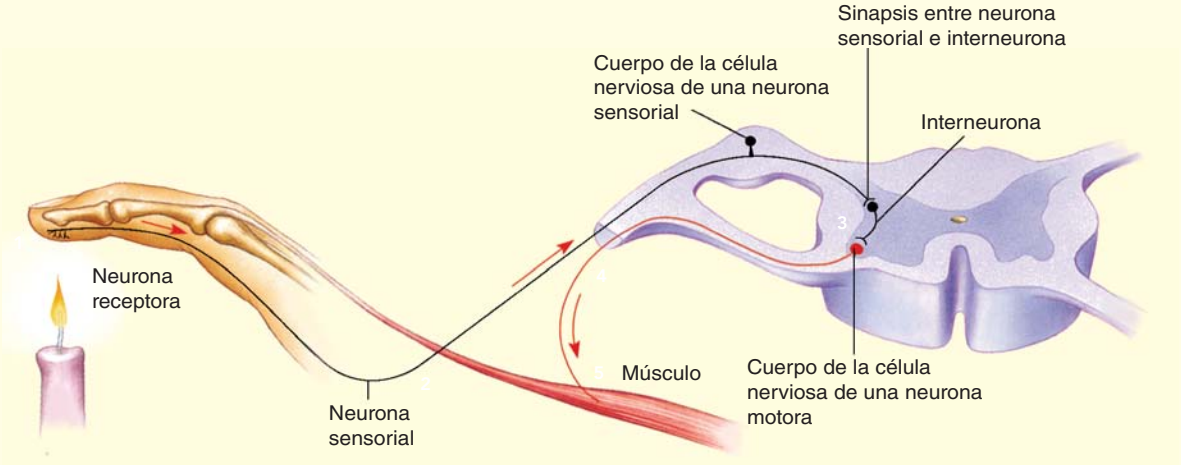


FIGURA 42-8 ***Animada*** **Estructura de la médula espinal**
La médula espinal consta de materia gris y materia blanca.

PUNTO CLAVE **Un acto reflejo es una respuesta motora coordinada e involuntaria a un estímulo.**



1. **Recepción.** El receptor sensorial envía una señal a la neurona sensorial.
2. **Transmisión.** La neurona sensorial transmite la señal al SNC.
3. **Integración.** La interneurona integra la información.
4. **Transmisión.** La neurona motora idónea (*mostrada en rojo*) transmite impulsos al músculo.
5. **Acción por un efector.** El músculo se contrae alejando la mano de la flama (respuesta verdadera).

FIGURA 42-9 **Reflejo de retirada**

agitando la mano lejos de la llama. En realidad, muchas neuronas en nervios sensoriales, de asociación y motores participan en este acto reflejo. Por lo general, ni siquiera se está consciente de que todos estos músculos de respuesta existen. En resumen, las señales son transmitidas a través de un reflejo de retirada en la siguiente secuencia:

recepción por receptores sensoriales en la piel ⟶ la neurona sensorial transmite señales al SNC ⟶ la interneurona en el SNC integra la información ⟶ la neurona eferente (motora) transmite la señal al músculo ⟶ el músculo se contrae

Al mismo tiempo que la vía refleja es activada, un mensaje es enviado por la médula espinal a las áreas conscientes del cerebro. Cuando usted retira su mano de la llama, se percata de lo ocurrido y siente el dolor. Sin embargo, esta toma de conciencia no forma parte del acto reflejo.

La médula espinal posee cierta plasticidad y es capaz de entrenarse. Por ejemplo, la retroalimentación sensorial del ejercicio incrementa la intensidad de las conexiones neuronales en la médula espinal. Cuando las conexiones descendentes con el cerebro están intactas, algunas víctimas de lesiones en la médula espinal (más de 1.2 millones de personas en Estados Unidos) pueden desarrollar por lo menos alguna capacidad limitada para volver a caminar.

La parte más prominente del encéfalo humano es el cerebro

La estructura y las funciones de las partes principales del encéfalo humano se resumen en la **TABLA 42-2**, y las regiones más importantes del encéfalo se ilustran en las **FIGURAS 42-10** y **42-11**. Así como en otros mamíferos, la corteza cerebral humana consta de *hemisferios cerebrales* derecho e izquierdo

Áreas específicas del cerebro están especializadas para llevar a cabo funciones específicas

La corteza cerebral está dividida funcionalmente en tres áreas: (1) **áreas sensoriales**, que reciben señales entrantes de los órganos de los sentidos; (2) **áreas motoras** que controlan los movimientos voluntarios y (3) **áreas de asociación**, que vinculan las áreas sensorial y motora, y son responsables del pensamiento, el aprendizaje, el lenguaje, la memoria, el juicio, la toma de decisiones y la personalidad. En la **FIGURA 42-12** puede

TABLA 42-2 El cerebro humano

Estructura	Descripción	Función
Bulbo raquídeo		
Médula	Continua con la médula espinal, hecha principalmente de nervios que van de la médula espinal al resto del cerebro	Contiene centros vitales (grupos de cuerpos celulares de neuronas) que controlan la frecuencia cardiaca, la respiración y la presión sanguínea; contiene centros que controlan el tragar, la tos, el vómito
Protuberncia anular	Forma una protuberancia en la superficie anterior del bulbo raquídeo	Conecta entre sí varias partes del cerebro, contiene centros respiratorios y del sueño
Cerebro medio	Justo arriba de la protuberancia anular	Centro para reflejos visuales y auditivos (por ejemplo, reflejo de pupila, parpadeo, ajustar el oído al volumen del sonido)
Tálamo	En la parte superior del bulbo raquídeo	Principal centro de relevo sensorial para conducir información entre la médula espinal y el cerebro; las neuronas en el tálamo ordenan e interpretan toda la información sensorial entrante (excepto el olfato) antes de transmitir mensajes a neuronas idóneas en el cerebro.
Hipotálamo	Justo por debajo del tálamo; la glándula pituitaria está conectada al hipotálamo por el tallo del tejido neural	Contiene centros para controlar la temperatura del cuerpo, el apetito y el metabolismo de las grasas, regula la glándula pituitaria, es importante en respuestas emocionales y sexuales y en el ciclo sueño-vigilia
Cerebelo	Segunda división más grande del cerebro	Coordinación muscular y refinamiento de movimientos; tono muscular, postura, equilibrio, ayuda a planear e iniciar actividades voluntarias, guarda recuerdos implícitos
Cerebro	La parte más grande y prominente del encéfalo humano; una fisura longitudinal divide el cerebro en los hemisferios derecho e izquierdo, cada uno dividido en cuatro lóbulos: frontal, parietal, temporal y occipital.	Centro del intelecto, la memoria, la conciencia y el lenguaje; también controla funciones de la sensación y motoras
Corteza cerebral (materia gris externa)	Dispuesta en circunvoluciones (pliegues) que incrementan el área superficial; funcionalmente, la corteza cerebral está dividida en:	
	1. Áreas motoras	1. Controla el movimiento de músculos voluntarios
	2. Áreas sensoriales	2. Recibe información entrante de los ojos, oídos, receptores de presión y del tacto, etcétera.
	3. Áreas de asociación	3. Sitios del intelecto, memoria, lenguaje y emoción; interpreta información sensorial entrante
Materia blanca	Consta de axones mielinizados de neuronas que conectan varias regiones del cerebro, los axones están dispuestos en haces (tractos)	Conecta lo siguiente: 1. Neuronas en el mismo hemisferio 2. Los hemisferios derecho e izquierdo 3. El cerebro con otras partes del cerebro y la médula espinal

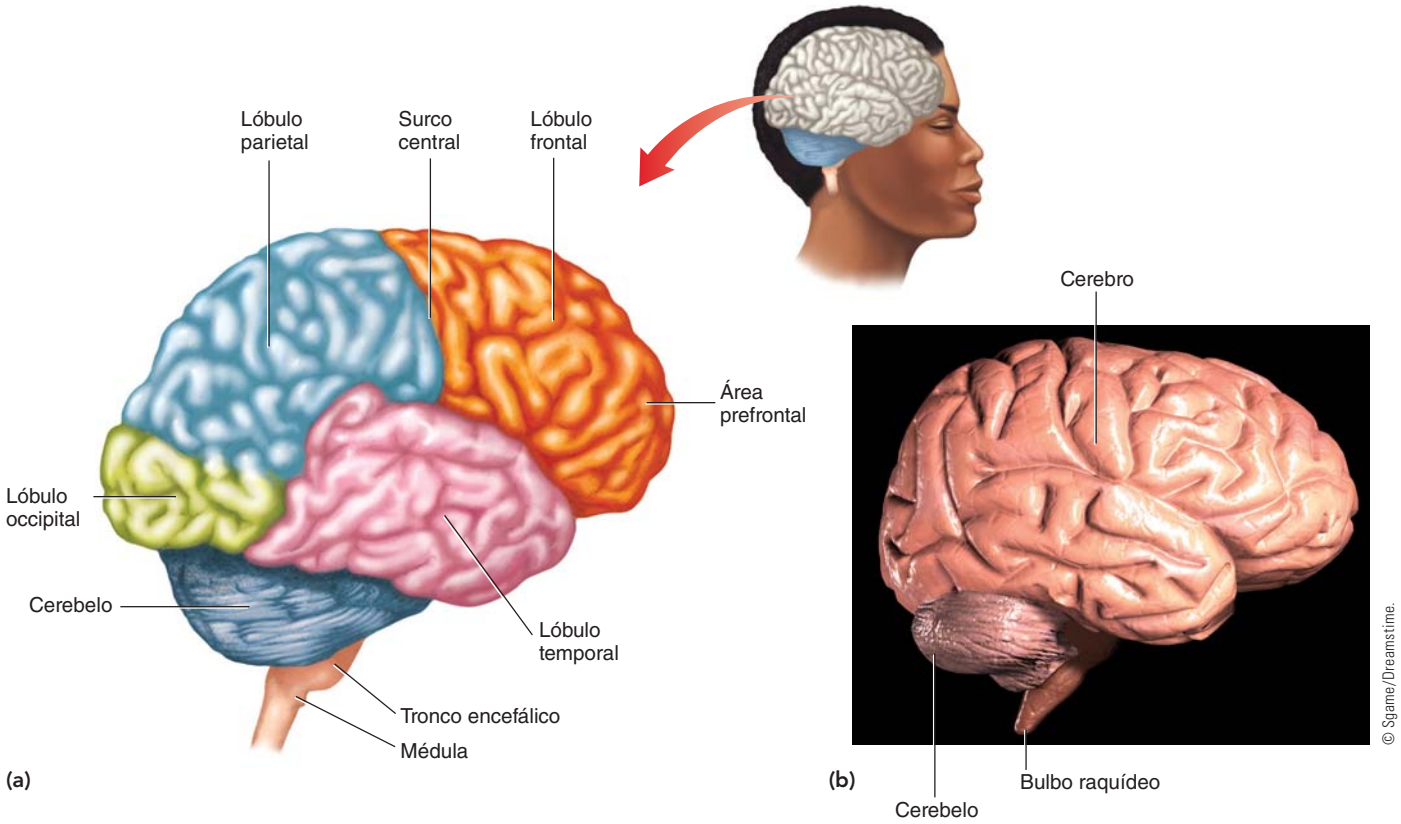


FIGURA 42-10 ***Animada*** **El cerebro humano**

Cerebro humano, vista lateral. Cada hemisferio cerebral está dividido en cuatro lóbulos principales. El diencéfalo y parte del tronco encefálico están cubiertos por el cerebro. Compare el diagrama **(a)** con la fotografía del cerebro humano **(b)**.

ver exploraciones de tomografía por emisión de positrones (PET por sus siglas en inglés) que muestran algunas áreas funcionales del cerebro.

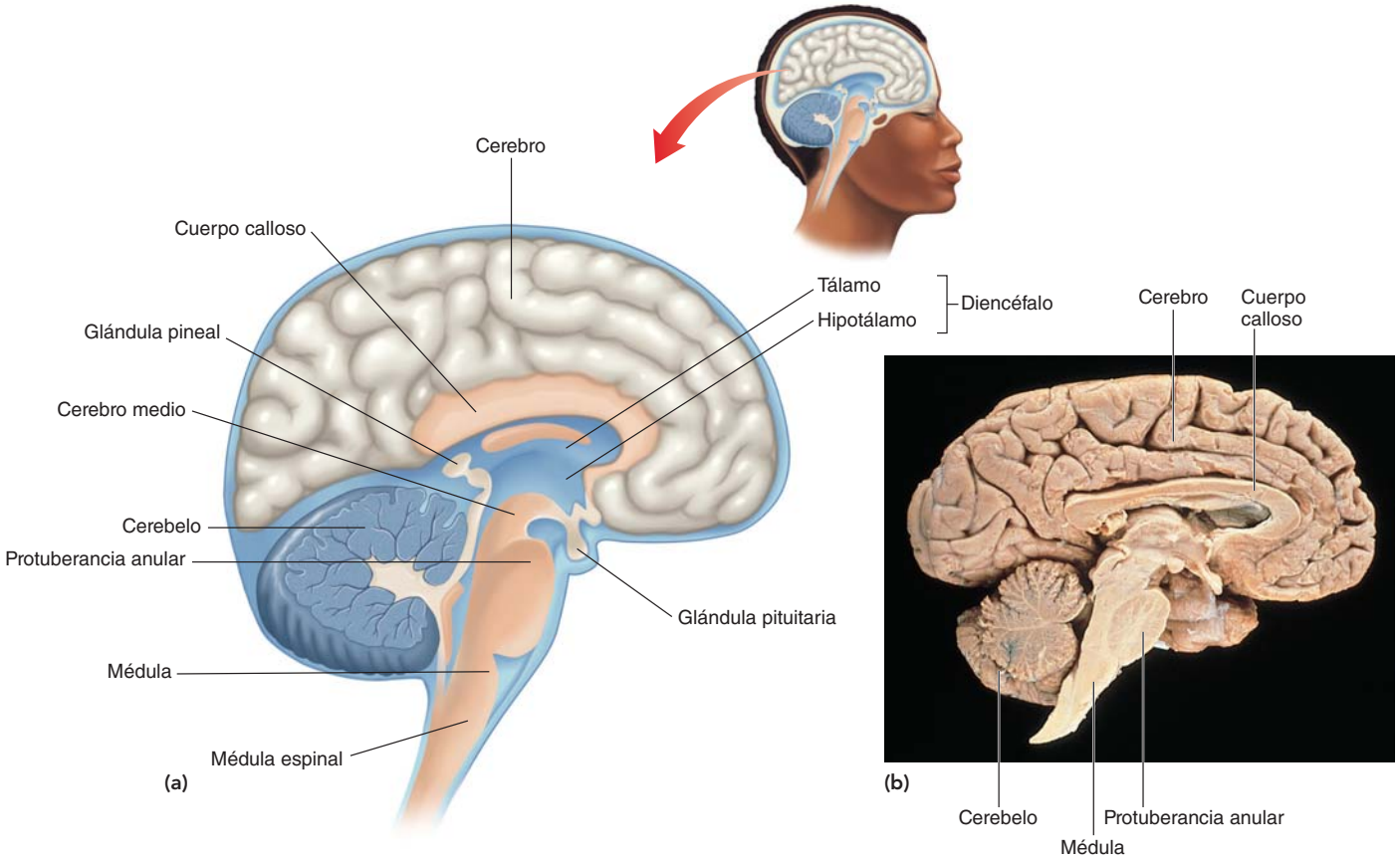
Los investigadores han hecho mapas de la corteza cerebral, localizando las áreas responsables de diversas funciones. Los **lóbulos occipitales** contienen los centros visuales. La estimulación de estas áreas, inclusive por un golpe en la parte posterior de la cabeza, produce la sensación de luz; su eliminación de los lóbulos ocasiona ceguera. Los centros de la audición están localizados en los **lóbulos temporales** del cerebro por arriba del oído; la estimulación por un golpe produce la sensación de ruido. La eliminación de ambas áreas auditivas ocasiona sordera. La eliminación de una no produce sordera en un oído; en lugar de eso, produce una disminución en la agudeza auditiva de ambos oídos. Las áreas de asociación en los lóbulos temporales ayudan a identificar estímulos entrantes.

Una ranura denominada **surco central** cruza la parte superior de cada hemisferio desde el borde medial hasta el gran borde. Esta ranura separa parcialmente los **lóbulos frontales** de los **lóbulos parietales**. Los lóbulos frontales tienen áreas motoras y de asociación importantes. La **corteza prefrontal** es un área de asociación en cada lóbulo frontal que es crucial en la evaluación de información, en la elaboración de juicios y en la toma de decisiones, la planeación y la organización de respuestas. Las **áreas motoras** en los lóbulos frontales controlan los músculos esqueléticos. El **área somatosensorial** en la región anterior de los lóbulos parietales recibe información relacionada con el tacto, la presión, el calor, el frío y el dolor de los órganos de los sentidos en la piel. Esta región también recibe información relacionada con la posición del cuerpo. Las áreas de asociación en los lóbulos parietales son importantes para ayudarnos a prestar atención a esta información entrante.

El tamaño del área motora en el cerebro para cualquier parte del cuerpo es proporcional a la complejidad del movimiento implicado, no a la cantidad de músculo. Es de esperar que las áreas que controlan las manos y la cara sean relativamente grandes (**FIGURA 42-13** en la página 895). Una relación semejante existe entre el área sensorial y la sensibilidad de la región de la piel desde la cual recibe impulsos. Estas relaciones están representadas visualmente en el homúnculo ("persona pequeña") sensorial y el homúnculo motor en la figura 42-13.

Las fibras nerviosas en el cerebro cruzan de modo que un lado del cerebro controla el lado opuesto del cuerpo. Como resultado de otra "inversión", la parte más alta de la corteza controla las extremidades inferiores del cuerpo.

Cuando se grafican todas las áreas de funciones conocidas, abarcan casi toda la corteza cerebral de la rata, una gran parte de la del perro, una cantidad moderada de la del mono y sólo una pequeña parte de la superficie total de la corteza cerebral humana. El resto de las áreas corticales son áreas de asociación. De alguna forma las regiones de asociación integran los diversos impulsos que llegan al cerebro, de modo que se elabora una respuesta idónea. Cuando alguna enfermedad o algún accidente destruyen el funcionamiento de una o más áreas de asociación, es posible perder la capacidad de reconocer ciertos tipos de símbolos. Por ejemplo, podrían olvidarse los nombres de los objetos, aunque sus funciones sean recordadas y comprendidas.



Science Pictures Limited/Science Photo Library/Photo Researchers, Inc.

FIGURA 42-11 **Sección sagital media a través del cerebro humano**
El cerebro ha sido cortado a la mitad, dejando al descubierto las estructuras de cubiertas normalmente por el encéfalo. Comparar el diagrama (a) con la fotografía del cerebro humano (b).

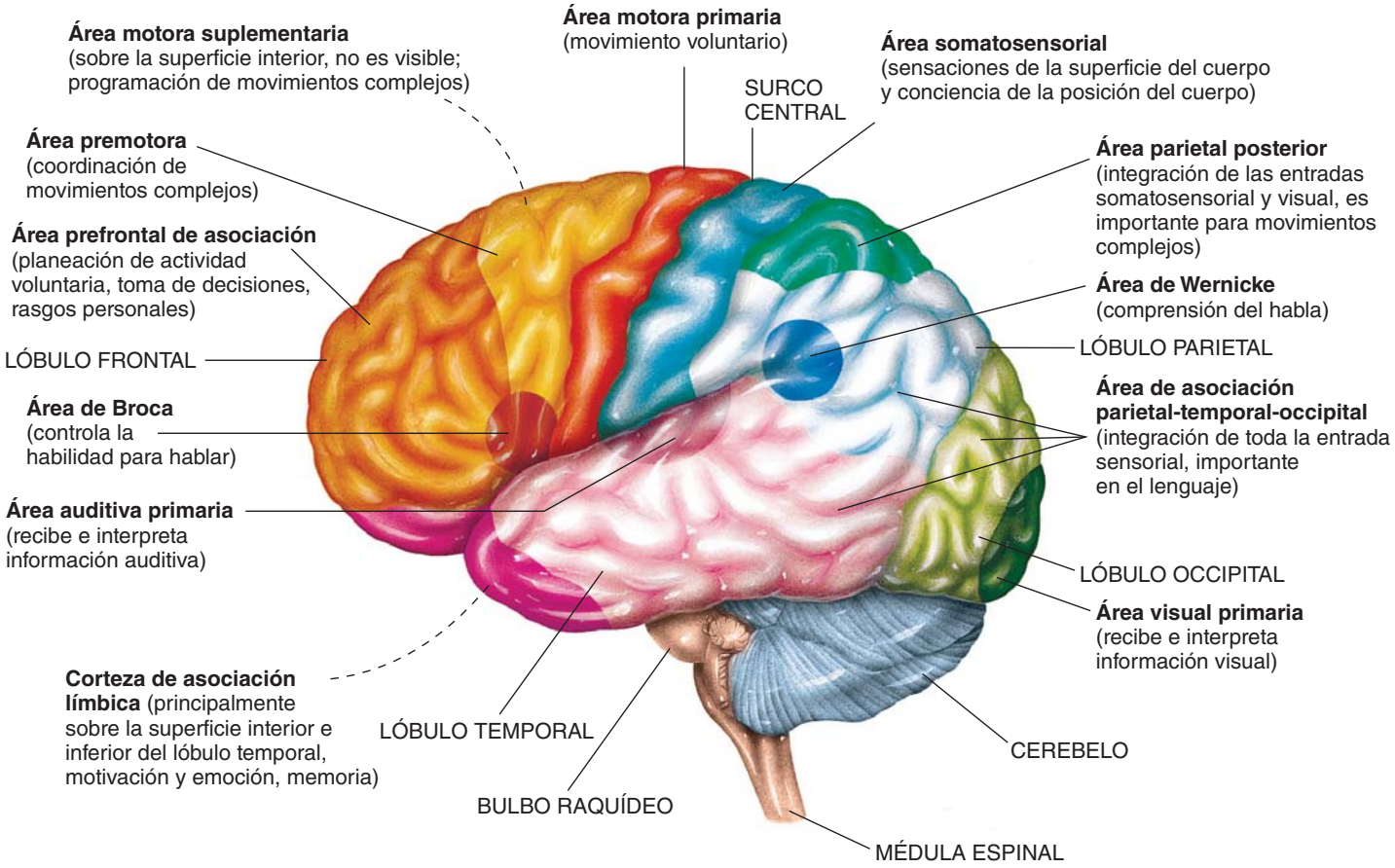
Los dos hemisferios cerebrales están especializados en ciertas funciones. Como se verá más tarde en este capítulo, el hemisferio izquierdo está especializado en funciones del lenguaje. Esta parte del cerebro también está especializada en la toma de decisiones lógicas y la recuperación de hechos. El hemisferio derecho está especializado en procesamiento emocional y en tareas visuales-espaciales como identificar rostros.

Los axones en la materia blanca del cerebro conectan partes del encéfalo

La materia blanca del cerebro está por debajo de la corteza cerebral. Las fibras nerviosas de la materia blanca conectan las áreas corticales entre sí y con otras partes del sistema nervioso (vea la tabla 42-2). Una gran banda de materia blanca, denominada **cuerpo calloso**, conecta los hemisferios derecho e izquierdo (vea la figura 42-11).

Muy profundo dentro de la materia blanca del cerebro se encuentran los **ganglios basales**, grupos apareados de núcleos (materia gris). Estos núcleos desempeñan un papel importante en la coordinación del movimiento. Los ganglios basales envían señales hacia la **sustancia negra** y las reciben de ella en el cerebro medio. Las neuronas de la sustancia negra que se proyectan (se extienden) hacia los ganglios basales producen **dopamina**, un neurotransmisor que ayuda a balancear la inhibición y excitación de las neuronas implicadas en la función motora. (Consulte el análisis de los neurotransmisores en el capítulo 41). Otras neuronas de la sustancia negra envían señales a los núcleos en el tálamo, que a su vez transmiten la información a la corteza motora. Las neuronas de la sustancia negra que envían señales al tálamo liberan el neurotransmisor **ácido gama aminobutírico** (**GAMA** por sus siglas en inglés). Aún no se comprende por completo de qué manera trabajan juntas estas áreas para coordinar la función motora.

Más de medio millón de personas sólo en Estados Unidos están afectadas por la enfermedad de Parkinson, un trastorno neurológico progresivo que afecta el movimiento. En esta enfermedad, las neuronas que producen dopamina mueren con el tiempo, disminuyendo la dopamina disponible. Como resultado, hay una disminución progresiva en los mensajes neuronales efectivos relacionados con respuestas motoras. Esto resulta en temblor en extremidades y rostro, disminución del movimiento, coordinación muscular deficiente y alteración en el caminar y en el equilibrio. Varios medicamentos, incluyendo un precursor de la dopamina (L-DOPA) se utilizan para tratar los síntomas de la enfermedad.



(a) Varias áreas de la corteza cerebral son responsables de tipos específicos de procesamiento neuronal. (Vista lateral del cerebro).

FIGURA 42-12 Áreas funcionales del cerebro

Cortesía de Washington University School of Medicine, St. Louis

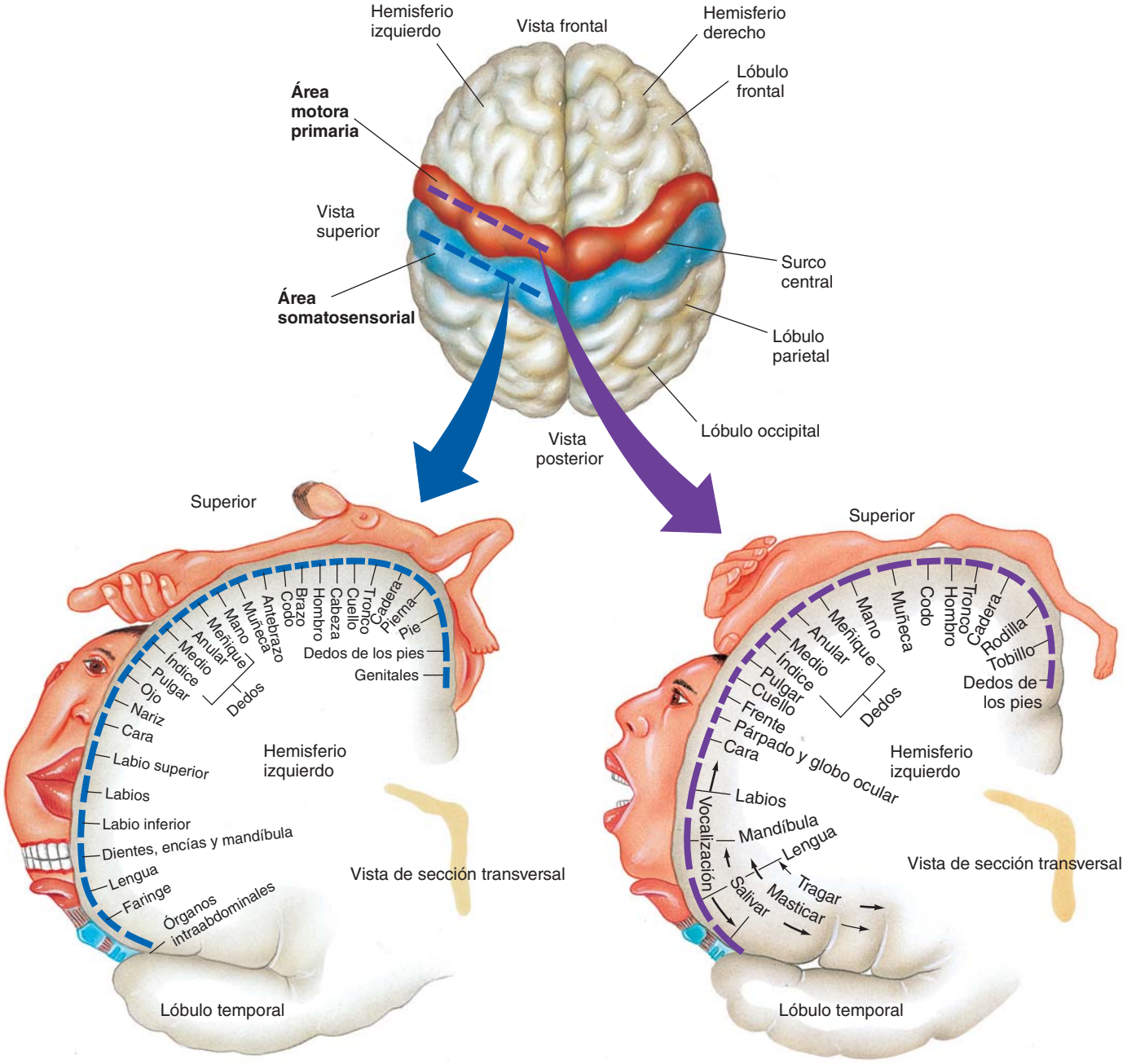
(b) Áreas específicas del cerebro "iluminadas" en una exploración con tomografía por emisión de positrones (PET) a medida que una persona realiza varias tareas. Cuando una región específica del cerebro es más activa, más sangre fluye hacia ella. Las exploraciones PET detectan la magnitud del flujo de sangre. Así, las exploraciones PET son fotografías del cerebro al efectuar tareas específicas. La escala cromática a la derecha indica más actividad progresivamente desde el morado en la parte inferior hasta el blanco en la parte superior, que indica actividad máxima.

El cuerpo sigue un ciclo circadiano de sueño y vigilia

Los investigadores han determinado que muchos animales duermen, inclusive los nematodos y las moscas de la fruta. Los depredadores duermen típicamente por períodos más largos que los animales que suelen ser cazados. Por ejemplo, los conejos duermen unos minutos cada vez. En algunas aves y mamíferos acuáticos, un hemisferio cerebral duerme primero y otro después, permitiendo que el animal permanezca atento a su entorno. Dormir con un hemisferio permite a las focas y las ballenas moverse hacia la superficie para respirar sin despertar.

Los humanos y muchos otros animales siguen un **ritmo circadiano** (diario) de 24 horas de sueño y conciencia. Cuando se está despierto, por lo general se está consciente del mundo exterior y de sí mismo, incluyendo los pensamientos, percepciones y emociones. Por el contrario, cuando se está dormido, el cuerpo recibe mensajes del entorno pero no se está consciente de ellos.

El **núcleo supraquiasmático**, el más importante de los relojes biológicos del cuerpo, está localizado en el hipotálamo. El núcleo supraquiasmático recibe información sobre la duración de la luz y la oscuridad desde la retina de los ojos y transmite la información a otros núcleos y neuronas. El núcleo supraquiasmático informa a la **glándula pineal** acerca de la luz y la oscuridad. La glándula endocrina está ubicada en la línea media del diencéfalo.



(a) Homúnculo sensorial. Esta sección transversal a través de la región anterior del lóbulo parietal muestra la distribución de la entrada sensorial al área somatosensorial desde varias partes del cuerpo. El homúnculo está proporcionado para reflejar la cantidad relativa de corteza cerebral que recibe información sensorial desde cada parte del cuerpo.

(b) Homúnculo motor. Esta sección transversal a través de la parte posterior del lóbulo frontal muestra qué área de la corteza cerebral controla cada parte del cuerpo. Observe que una mayor parte de la corteza cerebral está dedicada a controlar aquellas estructuras del cuerpo capaces de realizar movimientos hábiles y complejos. El área motora primaria está presente en el movimiento coordinado de muchos grupos musculares.

FIGURA 42-13 **Mapas de las áreas sensorial y motora primarias del cerebro**

La glándula pineal produce **melatonina**, una hormona que desempeña un papel en la regulación del ciclo sueño-vigilia. La glándula pineal secreta hasta diez veces más melatonina durante la oscuridad que durante la luz del día. El *jet lag* (desfase de horario), el estado de fatiga y disminución en el desempeño físico y mental que se experimenta cuando se viaja en avión a una zona horaria diferente, ocurre porque el cuerpo ya no está sincronizado con su ciclo de luz-oscuridad. Algunas personas toman suplementos de melatonina para promover el sueño, aunque su eficacia no ha sido demostrada.

El hipotálamo, el tálamo y el bulbo raquídeo participan en regular el ciclo sueño-vigilia. Las neuronas en esta región secretan varios neurotransmisores importantes en la regulación del sueño, incluyendo la acetilcolina, la norepinefrina y la serotonina. El **sistema reticular activador (SRA)** es una vía neuronal dentro del bulbo raquídeo y el tálamo. El SRA recibe mensajes de las neuronas en la médula espinal y de muchas otras partes del sistema nervioso, y se comunica con la corteza cerebral por medio de circuitos neuronales complejos. Cuando ciertas neuronas del SRA bombardean la corteza cerebral con estímulos, una persona experimenta alerta y puede enfocarse en pensamientos específicos. Si el SRA es dañado seriamente, la persona puede entrar en un coma profundo y permanente.

Al cabo de muchas horas de actividad, el ciclo sueño-vigilia puede ser afectado por la fatiga del SRA. Luego, los centros del sueño son activados y sus neuronas liberan serotonina. Durante el *sueño MOR*, una etapa del sueño caracterizada por movimientos oculares rápidos, las neuronas en el SRA estimulan una mayor actividad en ciertas regiones del cerebro. Después de suficiente reposo, las neuronas inhibitorias de los centros de sueño se vuelven menos excitables y las neuronas excitatorias del SRA se vuelven más excitables.

Tipos específicos de actividad están asociados con ciertos patrones de ondas cerebrales

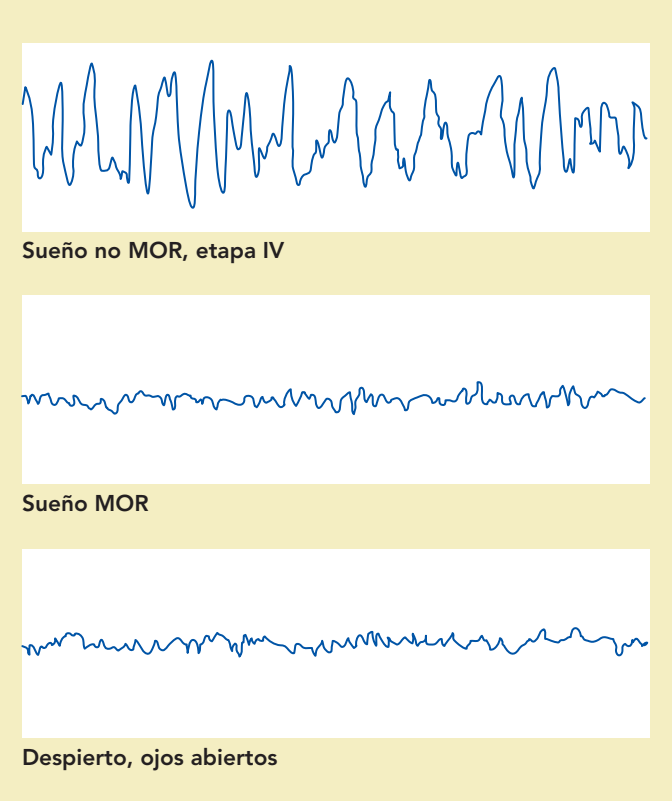
La actividad cerebral puede ser estudiada al medir y registrar los potenciales eléctricos, u "ondas cerebrales", generadas por miles de neuronas activas en varias partes del cerebro. Esta actividad eléctrica puede registrarse por medio de un aparato denominado *electroencefalógrafo*. Un registro de esa actividad eléctrica, denominado **electroencefalograma (EEG)** puede obtenerse al adherir un conjunto de electrodos a regiones normales del cuero cabelludo y medir la actividad de la corteza cerebral (**FIGURA 42-14**). El EEG muestra que el cerebro está en constante actividad.

Ciertos patrones de ondas cerebrales son provocados por tipos específicos de actividad. Por ejemplo, cuando usted está descansando tranquilamente con los ojos cerrados, su cerebro emite **patrones de ritmo alfa**. Por el contrario, cuando usted está leyendo este texto de biología, su cerebro emite **patrones de ritmo beta**, los cuales tienen una frecuencia rápida. Los patrones de ritmo beta son característicos de la actividad mental aumentada, como el procesamiento de información. Durante ciertas etapas del sueño, el cerebro emite **ondas teta** y **ondas delta** de alta amplitud.

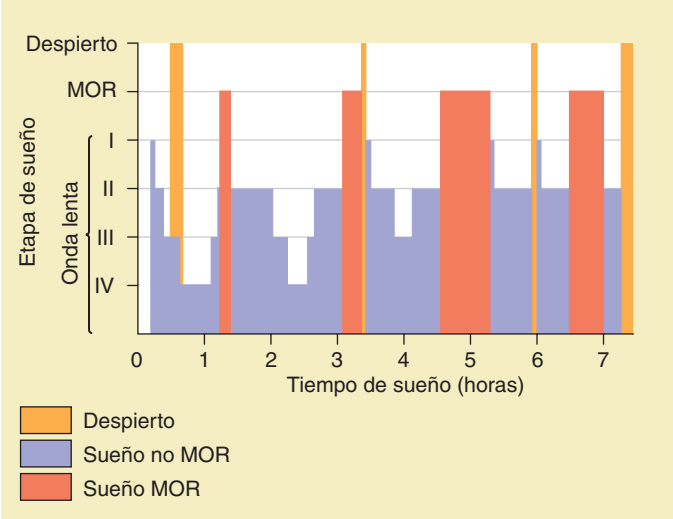
Ciertas condiciones y enfermedades cerebrales modifican el patrón de las ondas cerebrales. Por ejemplo, las personas con epilepsia muestran un patrón de ondas anormal identificable. La localización de un tumor cerebral o el sitio del daño cerebral provocado por un golpe en la cabeza pueden determinarse algunas veces al observar la parte del cerebro que emite ondas anormales.

El sueño avanza a través de varias etapas

El **sueño** es una alteración de la conciencia durante la cual hay una disminución de la actividad eléctrica en la corteza cerebral y de la cual una persona puede despertar. Con base en cambios en la actividad eléctrica,



(a) Ritmos EEG durante diferentes etapas del sueño. Durante el sueño no MOR, etapa IV, el cerebro emite ondas delta, ondas de baja frecuencia y alta amplitud. Durante el sueño MOR, el cerebro emite una actividad de alta amplitud semejante a la de una persona que está despierta.



(b) Patrón de sueño cíclico en un adulto joven.

FIGURA 42-14 **Ritmos EEG y patrón de sueño cíclico**

es posible identificar cuatro etapas de sueño **no MOR** (movimientos oculares no rápidos; *MOR* es un acrónimo de *movimientos oculares rápidos*) durante la primera hora de sueño. Se considera que el sueño más profundo ocurre durante la cuarta etapa, cuando es difícil despertar a la persona dormida. Ondas de menor frecuencia y mayor amplitud (ondas theta y delta) son características del sueño no MOR. Se cree que esta actividad eléctrica es generada de manera simultánea por la corteza cerebral cuando no es activada por impulsos de otras partes del cerebro. Durante el sueño no MOR disminuye el movimiento del cuerpo, la frecuencia cardiaca, la respiración, la presión sanguínea, la tasa metabólica y la temperatura corporal.

Aproximadamente cada 90 minutos, una persona dormida entra en la etapa de **sueño MOR** durante un tiempo. Durante esta etapa (alrededor de 20% del tiempo total de sueño), los ojos se mueven rápidamente bajo los párpados cerrados que se agitan. Las ondas cerebrales cambian a un patrón desincronizado. Todos soñamos, especialmente durante el sueño MOR. Exploraciones PET de personas dormidas indican que durante el sueño MOR el flujo de sangre en los lóbulos frontales se reduce. Por el contrario, el flujo de sangre aumenta en áreas del sistema límbico que producen escenas visuales y emociones. Durante el sueño MOR aumentan el movimiento del cuerpo, la frecuencia cardiaca, la respiración, la presión sanguínea, la tasa metabólica y la temperatura corporal. Un incremento de secreción del neurotransmisor GABA por ciertas neuronas en el cerebro y la médula espinal inhibe la contracción muscular en algunos grandes grupos de músculos. Esto resulta en un tipo de parálisis temporal.

El sueño puede tener varias funciones

Aunque las aves, los mamíferos y muchos otros animales tienen un ciclo sueño-vigilia, los neurobiólogos no están seguros de por qué es necesario el sueño. Una hipótesis sostiene que los recuerdos son consolidados durante el sueño MOR. Otra hipótesis sugiere que el sueño permite que conexiones sinápticas menos importantes establecidas durante el día se reestablezcan. El sueño no MOR puede proporcionar tiempo para que el cerebro se restaure a sí mismo. Cuando una persona permanece despierta por períodos extraordinariamente largos, resulta en fatiga e irritabilidad, e inclusive tareas rutinarias no se realizan bien. Por ejemplo, la fatiga es una causa principal de accidentes automovilísticos. El sueño también proporciona la oportunidad de conservar energía y restituir las reservas de glucógeno.

El sistema límbico afecta aspectos emocionales del comportamiento

El **sistema límbico**, presente en todos los mamíferos, influye en los aspectos emocionales del comportamiento, evalúa recompensas y es importante en la motivación. Desempeña un papel en la conducta sexual, los ritmos biológicos y las respuestas autónomas. El sistema límbico incluye regiones del cerebro (partes de la corteza prefrontal, la corteza cingulada, el lóbulo temporal, los ganglios basales, el hipocampo, la amígdala y el bulbo olfatorio), regiones del tálamo, hipotálamo, varios núcleos en el cerebro medio y las vías neuronales que conectan estas estructuras (**FIGURA 42-15**). El sistema límbico influye en el sistema endocrino y la división autónoma del sistema nervioso.

Las **emociones** son estados de sentimiento que se experimentan fisiológica y cognitivamente. Los humanos nacen con la capacidad de experimentar y expresar emociones, incluyendo miedo, ira, tristeza y felicidad. La **amígdala** filtra información sensorial entrante y la interpretan en el contexto de necesidades emocionales y supervivencia. Cuando percibe peligro, la amígdala envía información a otras partes del cerebro a fin de que sea posible elaborar respuestas idóneas. Esta parte del sistema límbico es importante en la experiencia de miedo y agresión. La amígdala se vuelve hipersensible al posible peligro que sigue a una experiencia traumática (consulte *Preguntas acerca de: La neurobiología de la experiencia traumática*).

Las estructuras del sistema límbico son esenciales en la unión de un infante con su cuidador durante el primer año de vida. El desarrollo de un vínculo de apego seguro entre el infante y el cuidador constituye la base de todas las conexiones emocionales y sociales del niño y otros seres humanos. La calidad del apego temprano entre el niño y el cuidador afecta el desarrollo del cerebro y el comportamiento futuro. Un apego saludable permite que el bebé exprese emociones y provee las bases para aprender cómo regular las emociones. El apego también determina cuán vulnerable (o resistente) será la persona a experiencias traumáticas más adelante en su vida.

En la década de 1960 los investigadores descubrieron por primera vez que el sistema límbico es parte de un importante sistema motivacional cuando implantaron electrodos en ciertas áreas de los cerebros de animales de laboratorio. Encontraron que una rata puede aprender

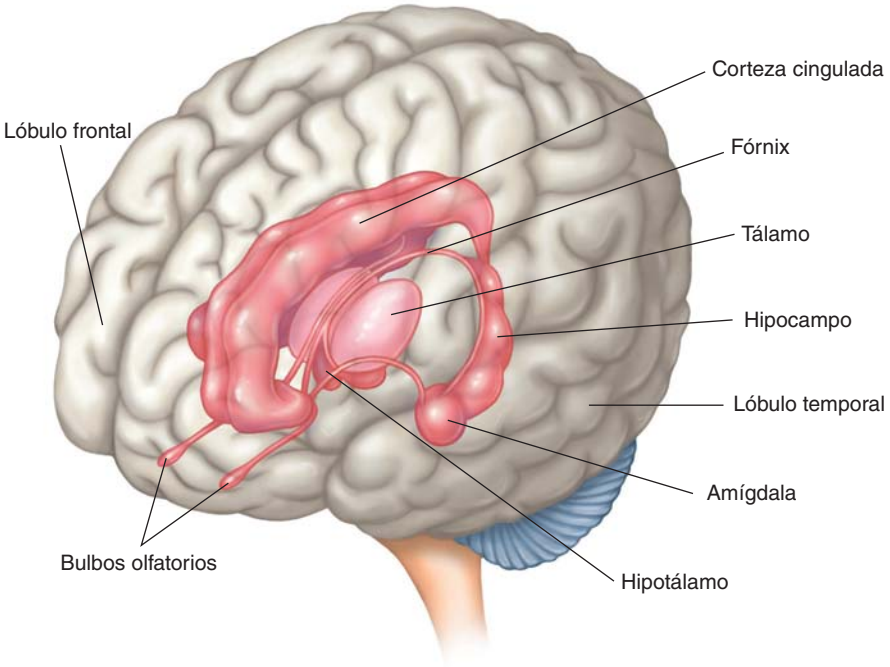


FIGURA 42-15 El sistema límbico
El sistema límbico consta de un anillo de estructuras del cerebro posterior que rodean el bulbo raquídeo y están interconectadas por vías neuronales complejas. Este sistema incluye la amígdala, el hipocampo, partes de la corteza prefrontal, la corteza cingulada y áreas en el tálamo e hipotálamo. El sistema límbico es importante para evaluar amenazas, en la expresión emocional, conducta sexual, motivación y aprendizaje.

LA NEUROBIOLOGÍA DE LA EXPERIENCIA TRAUMÁTICA

¿Alguna vez ha estado implicado en un accidente automovilístico grave o ha sido víctima de algún delito violento? ¿Es un veterano de combate en alguna guerra? Tal vez es sobreviviente de algún desastre, como un huracán o un terremoto. O bien, pudo haber sufrido abuso o rechazo infantil. Si usted es sobreviviente de alguna de estas experiencias o de algunos otros acontecimientos aterradores, tal vez haya experimentado la experiencia de un trauma. Una *experiencia traumática* es un acontecimiento que produce miedo intenso, impotencia u horror y que supera los mecanismos normales de adaptación y defensa.

La mayoría de las personas cuentan con estrategias para procesar experiencias *moderadamente* inquietantes. Por ejemplo, si usted está implicado en un accidente automovilístico menor, o es uno de los millones de personas que ven por televisión cómo personas han sido heridas en Irak o sacadas de los escombros de edificios después de los terremotos en Chile o Haití, es posible que haya sido afectado por los eventos que ha experimentado o presenciado. Tal vez haya procesado lo que vio y escuchó al pensar al respecto y hablar con sus amigos y familiares sobre lo ocurrido. Quizá haya soñado acerca de su experiencia. A medida que el cerebro revisa activamente y ordena una experiencia inquietante, se le da sentido a lo que ha ocurrido. La intensidad emocional disminuye y se almacena el recuerdo junto con otros recuerdos de acontecimientos pasados más comunes. La importancia e intensidad del recuerdo de una experiencia incómoda se desvanecen.

Los acontecimientos traumáticos son más difíciles de procesar. Si usted sobrevivió a una experiencia en la que pensaba que iba a morir o salir lastimado seriamente, o si presenció que alguien fue herido o muerto, su respuesta corporal al peligro real o percibido puede ser muy intensa. Años después, su cerebro podría seguir secretando cantidades anormalmente elevadas de hormonas del estrés y ciertos neurotransmisores, y usted puede permanecer en alerta roja, con su cuerpo listo para hacer frente a cualquier amenaza nueva.

¿Cómo responde el cerebro en una experiencia traumática y cómo la experiencia afecta al cerebro? Cuando hay una amenaza de peligro, la amígdala envía mensajes al hipotálamo (que envía señales a la división autónoma del sistema nervioso y el sistema endocrino) y a la neocorteza (que permite estar alerta de la experiencia). La amígdala está programada para recordar los olores, los sonidos y las sensaciones que forman parte de la experiencia. Hasta que los recuerdos de la experiencia han sido procesados por completo, olores, sonidos y sensaciones semejantes hacen rememorar el acontecimiento traumático y activan al cuerpo para estar preparado para el peligro. La persona traumatizada experimenta miedo y ansiedad.

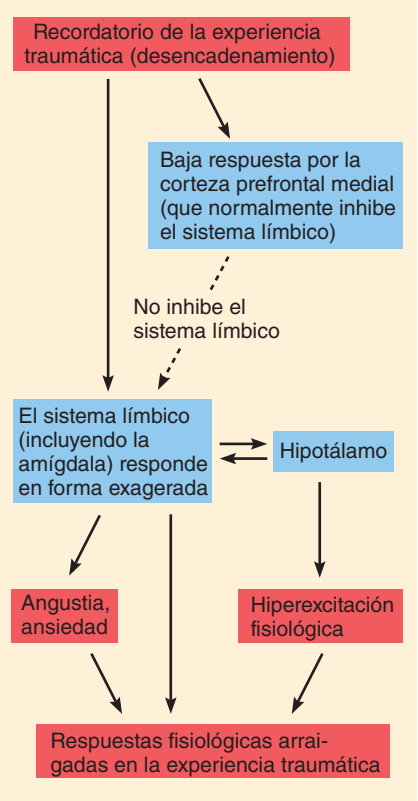
Debido a que los recuerdos son experiencias traumáticas abrumadoras, son muy difíciles de procesar. Provocan tanta incomodidad y ansiedad que se tiende a evitarlos, en lugar de enfocarse intencionalmente en ellos y ordenarlos. Como resultado, los recuerdos traumáticos parecen permanecer "pegados" en el sistema límbico. Cuando se activa, la experiencia puede repetirse con su intensidad emocional original (como una escena en retrospectiva). Algunos sobrevivientes de traumas desarrollan el trastorno de estrés postraumático (TEPT), una condición en la que experimentan (1) pensamientos invasores, imágenes, experiencias sensoriales, recuerdos y sueños; (2) un deseo de evitar el acontecimiento traumático y (3) hiperexcitación fisiológica, una condición en la que el cuerpo permanece en estado de alerta máxima, explorando de manera continua el entorno para detectar un peligro potencial.

Varios estudios han demostrado una asociación entre traumas prolongados (por ejemplo, abuso infantil severo) y cambios a largo plazo en el cerebro. Estos cambios incluyen anormalidades en EEG, menor tamaño de ciertas áreas del cerebro, desarrollo comprometido del hemisferio derecho del cerebro (el hemisferio derecho está especializado en procesar información relacionada con la emoción, la interacción social y los estados fisiológicos); diferencias en los circuitos neuronales que conectan áreas corticales y subcorticales (pueden disminuir el sentido de sí misma de la persona y conducir a relaciones deficientes con otras personas); concentraciones anormales de ciertos neurotransmisores (que afectan el estado de ánimo, la capacidad para inhibir un comportamiento inapropiado); modulación inadecuada del sistema límbico (sus respuestas son exageradas); y cambios a largo plazo en el sistema nervioso simpático y respuesta endocrina al estrés (más rápida e intensa).

Estudios de neuroimagenología han demostrado cambios en la función cerebral, incluyendo una respuesta exagerada de la amígdala y una respuesta disminuida de la corteza prefrontal media (que normalmente inhibe la amígdala). Cuando la amígdala responde en exceso, el individuo experimenta ansiedad, angustia e hiperexcitación. Estos estados fisiológicos pueden conducir a respuestas emocionales intensas que tienen su raíz en la experiencia traumática.

El área de Broca, una región en la parte posterior de la corteza frontal izquierda, también es afectada por los traumas. El área de Broca es críticamente importante en la generación de palabras y por tanto en la expresión del lenguaje (vea la figura 42-12). Los investigadores han demostrado que cuando los sujetos son conminados a explicar sus experiencias traumáticas, la actividad en el área de Broca disminuye. Esta desactivación parece ser la base fisiológica de la dificultad que los sobrevivientes de traumas tienen para verbalizar su experiencia. Los sobrevivientes de traumas han descrito un estado de "terror sin palabras" que experimentan en retrospectiva de las experiencias traumáticas. Sin palabras, es difícil procesar y resolver una experiencia traumática.

Con base en muchos estudios, resulta evidente que las experiencias traumáticas pueden provocar cambios estructurales y funcionales en el cerebro. Las respuestas exageradas de la amígdala a estímulos inofensivos percibidos como amenazas están disociadas de la activación cortical (prefrontal media). Las respuestas generadas en el sistema límbico están arraigadas en la emoción, en lugar de estarlo en el raciocinio y el juicio (vea la figura a continuación). La experiencia del trastorno de estrés postraumático puede afectar severamente y limitar la vida de una persona. No obstante, este trastorno puede resolverse por medio de un tratamiento adecuado.



Algunas respuestas del sistema límbico a recordatorios de experiencias traumáticas

rápidamente a oprimir una palanca que estimula **centros de recompensa** en el cerebro. De hecho, la rata oprimirá la palanca hasta 5000 veces por hora, eligiendo esta autoestimulación por agua y comida, hasta que queda exhausta.

Ahora se sabe que el cerebro tiene centros de recompensa que proporcionan placer cuando se llevan a cabo actividades vitales como comer, beber y tener actividad sexual. Estos centros son importantes en la experimentación de emociones y la motivación. Cuando son estimulados, activan circuitos de recompensa que permiten sentir placer en respuesta a ciertas experiencias.

La **ruta de dopamina mesolímbica**, un circuito de recompensa primordial, incluye dos áreas importantes del cerebro medio, la sustancia negra y el área tegmental ventral adyacente. Estas áreas, que se extienden hacia centros de control del comportamiento en el sistema límbico, contienen al grupo más numeroso de neuronas en el cerebro que liberan dopamina. Nuevos estímulos asociados con recompensa o placer activan estas neuronas de dopamina. Las neuronas envían señales de información sobre acontecimientos o estímulos sorpresivos que pronostican recompensas. Tales señales podrían motivar el actuar cuando algo importante está ocurriendo. Las vías de dopamina también son importantes en la neurobiología de la adicción a las drogas (que se analizan después en este capítulo).

A medida que los investigadores continúen descifrando los mecanismos de las vías de dopamina se podrán comprender mejor trastornos como el déficit de atención e hiperactividad (TDAH) y la esquizofrenia, condiciones asociadas con cantidades excesivas de dopamina y otros neurotransmisores en el cerebro. Las personas con estos trastornos tienen dificultad para filtrar los estímulos sensoriales. La presencia de dopamina en exceso puede llevarlas a desviar su atención a tantos estímulos sensoriales que tienen dificultad para enfocarse en los más importantes.

El aprendizaje y la memoria implican cambios a largo plazo en las sinapsis

Los neurobiólogos están empezando a comprender cómo funciona el sistema nervioso, incluso cómo se aprende y se recuerda. El **aprendizaje** es el proceso por el cual se adquieren conocimientos o habilidades como resultado de la experiencia. Para que ocurra el aprendizaje, se debe ser capaz de recordar lo que se experimenta. La **memoria** es el proceso de codificar, almacenar y recuperar información o habilidades adquiridas.

Una pregunta interesante ha sido: ¿en qué medida las funciones del cerebro están **cableadas;** es decir, preestablecidas? Muchas áreas del cerebro que alguna vez se pensó estaban cableadas ahora se sabe que son flexibles y capaces de cambiar. Inclusive los animales con sistemas nerviosos muy simples pueden aprender a repetir comportamientos asociados con la recompensa y a evitar los que producen dolor. Estos cambios de comportamiento son posibles debido a la **plasticidad sináptica**, la habilidad de las conexiones sinápticas para cambiar en respuesta a la experiencia. Este cambio implica estructura y función.

Algunos ejemplos conocidos de plasticidad en habilidades motoras humanas incluyen la habilidad para caminar, andar en bicicleta o atrapar una pelota de beisbol. Al principio, usted probablemente era torpe, pero con la práctica su desempeño se volvió más suave y preciso. Para que ello ocurriese debe haber habido cambios en las sinapsis en los circuitos neuronales. De manera semejante, la habilidad de aprender idiomas, resolver problemas y realizar experimentos científicos depende de la plasticidad sináptica.

¿Cuáles son los mecanismos por los cuales se aprenden diversas actividades, como movimientos habilidosos y biología? El psicólogo canadiense Donald O. Hebb propuso en 1949 que cuando dos neuronas conectadas por una sinapsis; es decir, neuronas presináptica y postsináptica, están activas simultáneamente, la sinapsis se refuerza. En 1973, los investigadores británicos T. V. P. Bliss y T. J. Lomo encontraron evidencia experimental para la hipótesis de Hebb. Al investigar cerebros de conejos, estos científicos aplicaron una serie de estímulos eléctricos de alta frecuencia a neuronas en el hipocampo, una región que ayuda a convertir la información en recuerdos. El resultado fue un incremento a largo plazo en la intensidad sináptica. También se da crédito a Hebb por el axioma: "Las neuronas que se disparan juntas, se conectan juntas". La experiencia influencia la manera en que los circuitos neuronales en el cerebro se organizan a sí mismos.

El aprendizaje implica el almacenamiento de información y su recuperación

La **memoria implícita**, también denominada *memoria procedimental*, es memoria inconsciente para habilidades perceptuales y motoras, como andar en bicicleta. La memoria implícita es sobre "cómo" hacer algo e implica repetir el comportamiento hasta que se vuelve rutinario. La **memoria declarativa**, también denominada *memoria explícita*, implica el conocimiento factual de gente, sitios u objetos y requiere un recuerdo consciente de la información. El hipocampo es crítico en la formación y recuperación de memorias declarativas.

¿Cuánto tiempo se recuerda? Usted está bombardeado constantemente con miles de bits de información sensorial. En este mismo instante, sus ojos están recibiendo información sobre las palabras en esta página, los objetos que le rodean y la intensidad de la luz en la habitación. Al mismo tiempo, puede estar escuchando una variedad de sonidos: música, sus amigos conversando en la habitación contigua, el zumbido de un acondicionador de aire. Su epitelio olfatorio puede percibir agua de colonia u oler café. Tal vez usted está comiendo mientras lee. Los receptores sensoriales en sus manos pueden estar recibiendo información relacionada con el peso y la posición de su libro. Es posible mantener esta información sensorial en la **memoria inmediata** durante fracciones de segundo. La mayoría de los estímulos sensoriales no tienen la importancia para recordarlos más y son filtrados.

La **memoria de corto plazo** dura sólo unos segundos o algunos minutos. Por lo regular es posible preservar sólo alrededor de siete fragmentos de información (por ejemplo, siete palabras o números) a la vez en la memoria a corto plazo. La memoria a corto plazo permite recordar información durante unos minutos. Por ejemplo, cuando se busca un número telefónico, se suele recordarlo el tiempo suficiente para marcarlo. Si se necesita la misma información una hora después, la mayoría de las personas debe buscar de nuevo.

Cuando se selecciona información para la **memoria de largo plazo**, es necesario procesarla. El cerebro revisa el material y lo *codifica*. Se reconocen patrones y de manera significativa se asocian los estímulos con experiencia o conocimientos pasados. El **hipocampo** funciona en la formación y recuperación de recuerdos. También retiene temporalmente nueva información y puede integrar varios aspectos de una experiencia, incluyendo aromas, sonidos y otra información. Ayuda a colocar las experiencias en categorías, de modo que puedan almacenarse con facilidad junto con recuerdos semejantes. Se integra nueva información con otros conocimientos ya almacenados en el cerebro. La **consolidación de la memoria** permite que los recuerdos sean transferidos a la corteza cerebral y *almacenados* durante largos períodos. La consolidación implica la expresión de genes y síntesis de proteínas, y depende de nuevas conexiones neuronales en las sinapsis. Para que el cerebro *consolide* una nueva memoria se requiere tiempo (varios minutos, horas o incluso más).

Si una persona sufre una conmoción cerebral, la memoria de lo que ocurrió inmediatamente antes del incidente puede perderse por completo. Esto se conoce como *amnesia retrógrada*. Cuando el hipocampo es dañado, la memoria a largo plazo puede no ser deteriorada y el paciente puede ser capaz de recordar información almacenada en el pasado. No obstante, nuevos recuerdos a corto plazo ya no pueden convertirse en recuerdos a largo plazo.

¿Dónde se almacenan los recuerdos? Cuando grandes áreas de la corteza cerebral de los mamíferos son destruidas, la información se pierde de alguna manera en proporción con la cantidad de tejido arruinado. Ninguna área específica puede identificarse como el "banco de la memoria". En lugar de ello, parece que los recuerdos están almacenados dentro de muchas áreas del cerebro. Por ejemplo, los recuerdos visuales pueden estar almacenados en los centros visuales de los lóbulos occipitales y los recuerdos auditivos pueden estar almacenados en los lóbulos temporales. Los investigadores creen que los recuerdos están integrados en muchas áreas del cerebro, incluyendo áreas de asociación de la corteza cerebral, la amígdala, el hipocampo, el tálamo y el hipotálamo. El *área de Wernicke* en el lóbulo temporal ha sido identificada como un área de asociación importante para procesos complejos del pensamiento. Las neuronas dentro de las áreas de asociación forman vías interconectadas que permiten la transferencia de información complicada.

La recuperación de la información almacenada en la memoria a largo plazo reviste un interés considerable: ¡especialmente para los estudiantes! El desafío consiste en encontrar información cuando se le requiere. Cuando parece que ha olvidado algo, el problema puede ser que no ha buscado de manera efectiva el recuerdo. La recuperación de información puede mejorarse por medio de una codificación cuidadosa; por ejemplo, al formar asociaciones intensas entre los temas. Por otra parte, los recuerdos poco importantes que no se usan suelen olvidarse con el tiempo. El olvido puede ser útil cuando limpia el cerebro de información innecesaria.

Durante el aprendizaje ocurren cambios neurológicos

La memoria a corto plazo implica cambios en los receptores de neurotransmisores de las neuronas postsinápticas. Estos cambios refuerzan las conexiones sinápticas. Los receptores están vinculados por segundos mensajeros (por ejemplo, AMP cíclico) con canales iónicos en la membrana plasmática.

En algunos tipos de aprendizaje los cambios se llevan a cabo en terminales presinápticas o neuronas postsinápticas que permanentemente mejoran o inhiben la transmisión de impulsos. En algunos casos, neuronas específicas pueden volverse más sensibles a un neurotransmisor específico. Las neuronas suelen transmitir potenciales de acción en estallidos y la cantidad de un neurotransmisor liberado por cada potencial de acción puede aumentar o disminuir.

La estimulación eléctrica repetida de neuronas provoca un cambio funcional en la sinapsis. Cuando una neurona presináptica continúa transmitiendo potenciales de acción a un ritmo elevado durante un minuto o más, hay un reforzamiento a largo plazo de la conexión entre las neuronas presináptica y postsináptica. Esta intensidad incrementada de la conexión sináptica se conoce como **potenciación de largo plazo (PLP)**. *Potenciar* significa "reforzar o hacer más potente".

En contraste, la estimulación de neuronas a baja frecuencia resulta en una *disminución* a largo plazo en la intensidad de sus conexiones sinápticas. Esta disminución se denomina **depresión de largo plazo (DLP)** que no está relacionada con el trastorno del estado de ánimo. El almacenamiento y olvido de información depende de la intensificación y debilitamiento de las conexiones sinápticas causadas por la PLP y la DLP.

La inducción de PLP y DLP requiere la activación de dos tipos de receptores de glutamato: **receptores de NMDA** y **receptores de AMPA**. (Cada uno de estos receptores se denomina así por el compuesto que los activa artificialmente. NMDA es el acrónimo de N-metil-D-aspartato y AMPA significa α-amino-3-hidroxil-5-metil-4-isoxazol-propionato.) Los receptores de NMDA y AMPA están presentes en las membranas plasmáticas de neuronas postsinápticas. Ellas controlan el paso de iones calcio dentro de las neuronas. Los receptores de NMDA responden al neurotransmisor *glutamato* al abrir canales de Ca^{2+}. Sin embargo, cuando la neurona postsináptica está en su potencial de reposo, los canales iónicos de NMDA están bloqueados por Mg^{2+}.

Un modelo para el mecanismo de PLP se ilustra en la **FIGURA 42-16**. Una neurona presináptica libera glutamato, que se une con los receptores de AMPA. La neurona postsináptica se despolariza. Si la despolarización de la neurona postsináptica es suficientemente fuerte, el Mg^{2+} se aleja de los receptores de NMDA, desbloqueándolos. Luego, el glutamato puede unirse con estos receptores, abriendo los canales de Ca^{2+} y dejando que el Ca^{2+} se mueva hacia la célula. Parece que los iones calcio son un disparador importante de la PLP.

Los iones calcio actúan como segundos mensajeros que inician cambios a largo plazo que finalmente son responsables de la PLP. Por ejemplo, los iones calcio activan una vía de segundo mensajero dependiente del Ca^{2+} que resulta en la inserción de más receptores de AMPA en la membrana postsináptica. Esto es importante porque los receptores de AMPA adicionales incrementan la sensibilidad al glutamato. Se producen más PPSE (potenciales excitatorios postsinápticos), lo que refuerza la sinapsis (es decir, ayuda a mantener la PLP). Recuerde del capítulo 41 que un PPSE es un cambio en el potencial de membrana que acerca la neurona al nivel de umbral.

Los iones calcio también activan una vía que conduce a liberar una señal retrógrada que se mueve hacia atrás, de la neurona postsináptica a la neurona presináptica. El gas soluble *óxido nítrico* (*NO*) ha sido identificado como la señal retrógrada. Esta señal mejora la liberación del neurotransmisor por la neurona presináptica. Observe que éste es un bucle de retroalimentación positiva que fortalece la conexión entre las dos neuronas.

La memoria a largo plazo implica expresión de genes

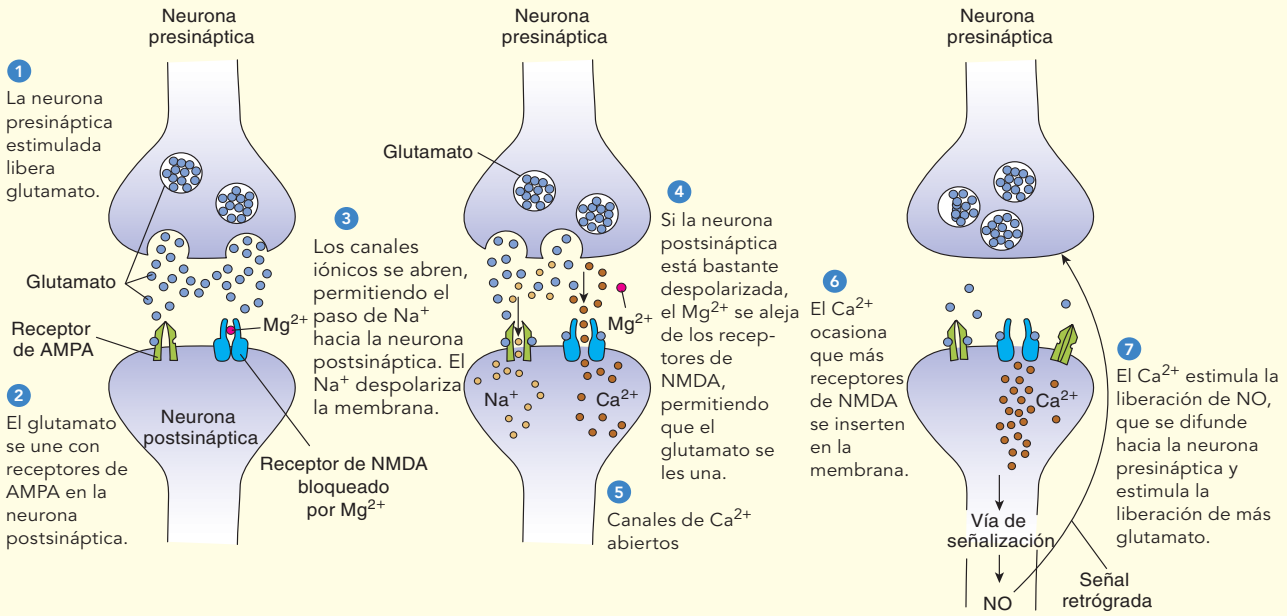
La expresión de genes y la síntesis de proteínas se llevan a cabo durante el proceso de establecimiento de la memoria a largo plazo. Este proceso implica cambios más lentos pero de más largo plazo en las conexiones sinápticas. La memoria a largo plazo depende de los receptores activados unidos a proteínas G (vea el capítulo 6). El AMP cíclico actúa como segundo mensajero.

Un alto nivel de ATP cíclico activa una proteína quinasa que penetra en el núcleo, conduciendo a la activación de genes y síntesis de proteínas. En este proceso, la proteína quinasa fosforiliza un factor de transcripción conocido como **CREB** (por *cyclic AMP response element binding protein*). Luego, la CREB enciende el proceso de transcripción de ciertos genes. Se ha demostrado que la CREB es una molécula de señalización en la vía de la memoria de muchos animales, incluyendo moscas de la fruta y ratones. Las moléculas y procesos implicados en el aprendizaje y la memoria se han conservado bastante durante la evolución.

La experiencia afecta el desarrollo y el aprendizaje

Muchos estudios han demostrado la plasticidad sináptica en ratas, ratones y otros animales de laboratorio expuestos a ambientes enriquecidos. Al contrario de las ratas alojadas en jaulas normales y a las que se les satisfacen las necesidades básicas, a aquellas expuestas a entornos enri-

PUNTO CLAVE **Cuando el glutamato se une con receptores de NMDA, el Ca^{2+} penetra en la neurona postsináptica y activa sistemas de señalización intracelular que conducen a cambios responsables de la PLP.**



(a) Activación de receptores de AMPA. El glutamato liberado por una neurona presináptica se une con receptores de AMPA sobre la neurona postsináptica. Observe que los receptores de NMDA están bloqueados por Mg^{2+}.

(b) Activación de receptores de NMDA. La combinación de fuerte estimulación y la unión del glutamato activan los receptores NMDA.

(c) Potenciación de largo plazo. Los iones calcio activan vías, conduciendo a cambios que finalmente son responsables de la PLP.

FIGURA 42-16 Un modelo propuesto para el mecanismo de potenciación de largo plazo (PLP)

quecidos se les proporcionan juguetes y otros objetos estimulantes, así como la oportunidad de interactuar socialmente con otras ratas. Los animales criados en un entorno enriquecido muestran contactos sinápticos y procesos incrementados, y recuerdan información más rápido que los animales que carecen de tales ventajas. Los ratones expuestos a entornos enriquecidos desarrollan un número de neuronas significativamente mayor en el hipocampo y aprenden laberintos más rápido que los animales control.

La estimulación ambiental temprana también puede mejorar el desarrollo de áreas motoras en el cerebro. Por ejemplo, los cerebros de ratas alentadas a hacer ejercicio se vuelven ligeramente más pesadas que los de animales control. Dentro del cerebelo ocurren cambios característicos, incluido el desarrollo de dendritas más grandes.

Aparentemente, durante la vida temprana ocurren ciertos períodos críticos o sensibles del desarrollo del sistema nervioso que son afectados por estímulos ambientales. Por ejemplo, cuando los ojos de ratones jóvenes se abren por primera vez, las neuronas en la corteza visual desarrollan un gran número de espinas dendríticas (estructuras sobre las que se lleva a cabo el contacto sináptico). Si los animales se mantienen en la oscuridad y se les priva de estímulos visuales, se forman menos espinas dendríticas. Si los ratones son expuestos a luz más tarde en su vida, se forman algunas nuevas espinas dendríticas pero nunca tantas como las que se desarrollan en ratones criados en un entorno normal.

Estudios que vinculan el desarrollo del cerebro humano con experiencia ambiental han demostrado que la estimulación temprana es importante para el desarrollo sensorial, motor, intelectual y social del niño. Tales estudios sostienen la importancia de la paternidad informada, así como de programas de educación tempranos. Los investigadores también han demostrado que la estimulación ambiental es necesaria para mantener la condición de la corteza cerebral más adelante en la vida.

El lenguaje implica comprensión y expresión

El **lenguaje** es una forma de comunicación en la que se usan palabras para simbolizar objetos y expresar ideas. En alrededor de 97% de los humanos, incluyendo a la mayoría de los zurdos, las áreas del cerebro responsables del lenguaje están localizadas en el hemisferio izquierdo (vea la figura 42-12). El **área de Wernicke**, ubicada en el lóbulo temporal, es un centro importante para la comprensión del lenguaje. Esta área ayuda a reconocer e interpretar palabras habladas y escritas. El área de Wernicke también ayuda a formular la elección y secuencia de palabras, y transferir información al **área de Broca**. Ubicada cerca de áreas motoras en el lóbulo frontal, el área de Broca controla la habilidad para hablar. El área de Broca también es importante en el procesamiento del lenguaje y la comprensión del habla.

Repaso

- ¿Cómo está protegido el SNC humano? ¿Cuál es la función del fluido cefalorraquídeo?
- ¿Cuáles son las dos funciones principales de la médula espinal de los vertebrados?
- ¿Cuáles son las funciones de cada uno de los lóbulos principales del cerebro?
- ¿Qué papel desempeña el sistema límbico en los aspectos emocionales del comportamiento?
- ¿Qué papel desempeña la plasticidad sináptica en el procesamiento de información?

42.5 EL SISTEMA NERVIOSO PERIFÉRICO

OBJETIVOS DE APRENDIZAJE

10 Describir la organización del sistema nervioso periférico y comparar sus divisiones somática y autónoma.

11 Contrastar las divisiones simpática y parasimpática del sistema autónomo y dar ejemplos de los efectos de estos sistemas sobre órganos específicos como el corazón y el intestino.

El sistema nervioso periférico consta de receptores sensoriales, los nervios que unen estos receptores con el sistema nervioso central y los nervios que unen el SNC con efectores (músculos y glándulas). La división somática del SNP ayuda al cuerpo a responder a cambios en el ambiente externo. Los nervios y receptores que mantienen la homeostasis a pesar de cambios internos constituyen la división autónoma.

La división somática ayuda a que el cuerpo se ajuste al ambiente externo

La **división somática** del SNP incluye los receptores que reaccionan a cambios en el ambiente externo, las neuronas sensoriales que informan al SNC de estos cambios y las neuronas motoras que ajustan las posiciones de los músculos esqueléticos que ayudan a mantener la postura y el equilibrio del cuerpo. En los mamíferos, 12 pares de **nervios craneales** emergen del cerebro. Transmiten información al cerebro desde los receptores sensoriales para el olfato, la vista, el oído y el gusto. Por ejemplo, el nervio craneal II, el nervio óptico, transmite señales de la retina del ojo al cerebro. Los nervios craneales también transmiten información al cerebro desde receptores sensoriales generales, especialmente en la región de la cabeza.

Los nervios craneales también llevan órdenes del SNC a los músculos voluntarios que controlan los movimientos de ojos, cara, boca, lengua, faringe y laringe. El nervio craneal VII, el nervio facial, transmite señales a los músculos usados en la expresión facial y a las glándulas salivales.

En los humanos, 31 pares de **nervios espinales** emergen de la médula espinal. Se denominan según la región general de la columna vertebral donde se originan, comprenden 8 pares de nervios espinales cervicales, 12 pares de nervios espinales torácicos, 5 pares de nervios espinales lumbares, 5 pares de nervios espinales sacros y 1 par de nervios espinales coxígeos. Las ramas ventrales de varios nervios espinales forman redes enmarañadas denominadas *plexos*. Dentro de un plexo, las fibras de un nervio espinal pueden separarse y luego reagruparse con fibras que se originan en otros nervios espinales. Así, los nervios que emergen de un plexo constan de neuronas provenientes de diferentes nervios espinales.

La división autónoma regula el ambiente interno

La **división autónoma** ayuda a mantener la homeostasis en el ambiente interno. Por ejemplo, regula la frecuencia cardiaca y ayuda a mantener una temperatura corporal constante. El sistema autónomo trabaja automáticamente y sin entrada voluntaria. Sus efectores son el músculo liso, el músculo cardiaco y las glándulas. Así como el sistema somático, está organizado funcionalmente en vías reflejas. Los receptores dentro de las vísceras transmiten información vía nervios aferentes al SNC. La información es integrada a varios niveles. Luego, las "decisiones" son transmitidas a lo largo de nervios eferentes a los músculos o glándulas idóneos.

Las neuronas aferentes y eferentes de la división autónoma están en el interior de nervios craneales y espinales. Por ejemplo, las fibras aferentes del nervio craneal X, el **nervio vago**, transmiten señales del tórax y la parte superior del abdomen al SNC. Sus fibras eferentes transmiten señales del cerebro al corazón, estómago, intestino delgado y varios otros órganos.

La porción eferente de la división autónoma está subdividida en los **sistemas simpático** y **parasimpático** (**TABLA 42-3**). Muchos órganos están inervados por ambos tipos de nervios. En general, los sistemas simpático y parasimpático tienen efectos opuestos (**FIGURAS 42-17 y 42-18**). Por ejemplo, la frecuencia cardiaca es acelerada por mensajes de fibras nerviosas simpáticas y es retardado por impulsos de sus fibras nerviosas parasimpáticas. En muchos casos los nervios simpáticos operan para estimular órganos y movilizar energía, especialmente en respuesta al estrés; mientras que los nervios parasimpáticos influencian órganos para conservar y restaurar energía, en particular durante actividades apacibles y calmadas.

En lugar de usar una sola neurona eferente, como en el sistema somático, el sistema autónomo usa un relevador de dos neuronas entre el SNC y el efector. La primera neurona, denominada **neurona preganglionar**, tiene un cuerpo de célula y dendritas dentro del SNC. Su axón, parte de un nervio periférico, termina por establecer sinapsis con una **neurona postganglionar**. Las dendritas y el cuerpo de la célula de la neurona postganglionar están en un ganglio fuera del SNC. Su axón termina cerca del efector o en éste.

Los ganglios simpáticos están apareados y una cadena de ellos, la **cadena paravertebral de ganglios simpáticos**, van a cada lado de la médula espinal desde el cuello hasta el abdomen. Algunas neuronas preganglionares simpáticas no terminan en estos ganglios, sino que pasan y se dirigen a los **ganglios colaterales** en el abdomen, cerca de la aorta y sus ramificaciones principales. Las neuronas preganglionares parasimpáticas

PUNTO CLAVE La mayoría de los órganos están inervados por nervios simpáticos y parasimpáticos.

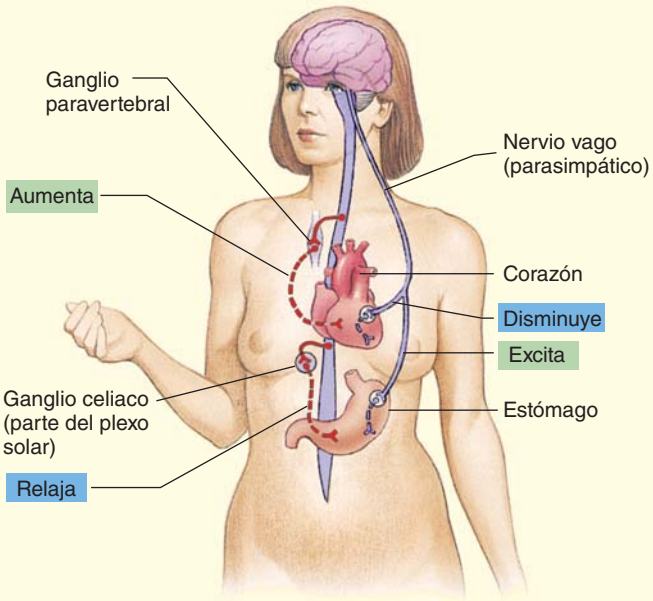


FIGURA 42-17 Inervación dual del corazón y el estómago
Un nervio simpático aumenta la frecuencia cardiaca, mientras un nervio parasimpático, el nervio vago, disminuye la frecuencia cardiaca. Por el contrario, los nervios simpáticos disminuyen la contracción del estómago y el intestino, mientras el nervio vago estimula las contracciones de los órganos digestivos. Los nervios simpáticos se muestran en rojo; las fibras postganglionares se muestran con líneas punteadas.

TABLA 42-3 Comparación de los sistemas simpático y parasimpático

	Sistema simpático	Sistema parasimpático
Efecto general	Prepara el cuerpo para superar situaciones estresantes	Restaura el cuerpo al estado de reposo después de una situación estresante, mantiene activamente las funciones normales del cuerpo
Alcance del efecto	Esparcido por todo el cuerpo	Local
Duración del efecto	Prolongado	Breve
Flujo de salida desde el SNC	Nervios lumbares y torácicos desde la médula espinal	Nervios craneales y sacros desde la médula espinal
Ubicación de ganglios	Ganglios en cadena y colaterales	Ganglios terminales
Neurotransmisor liberado	Preganglionar: acetilcolina	Acetilcolina
	Postganglionar: Norepinefrina (por lo común)	Acetilcolina

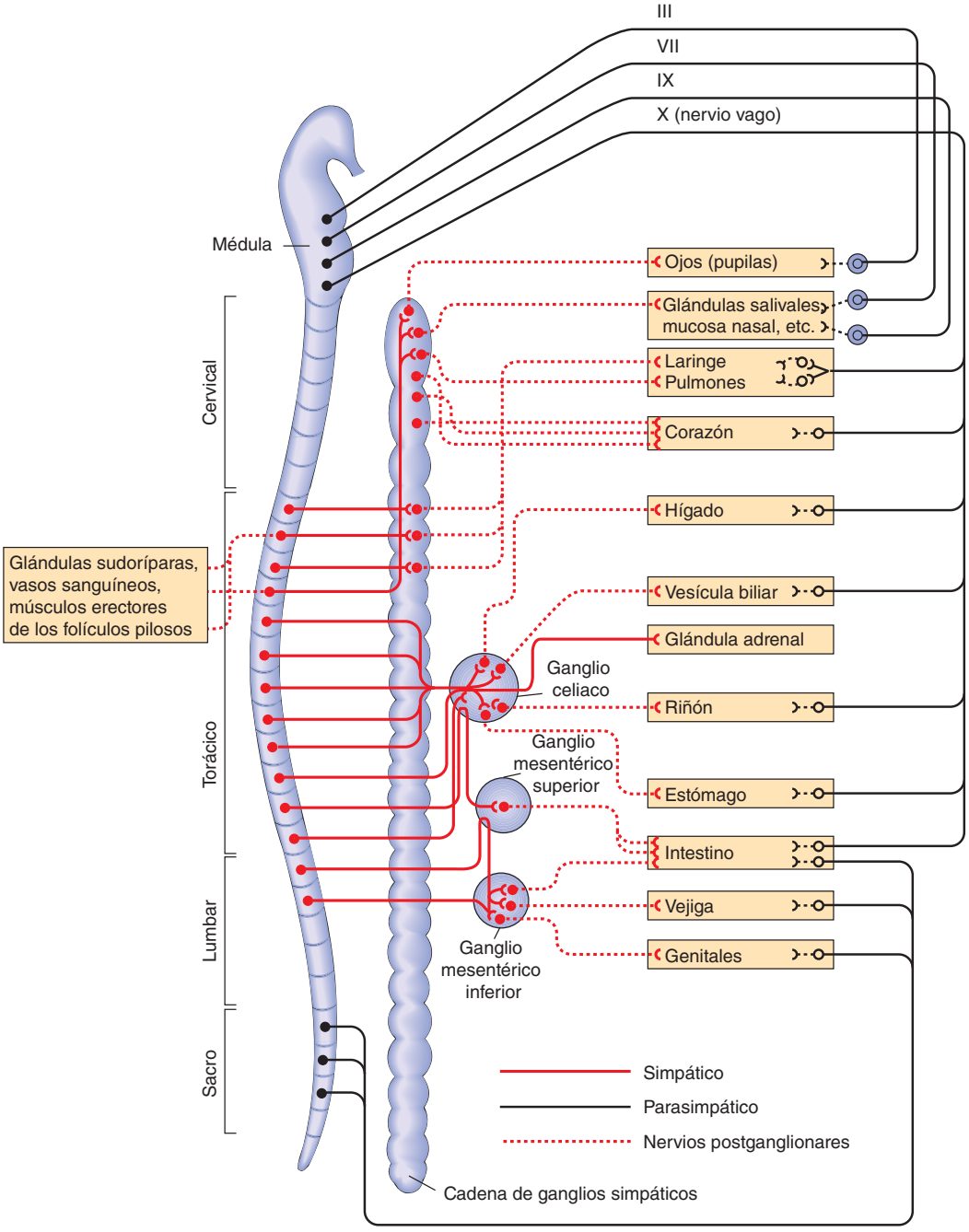


FIGURA 42-18 Los sistemas simpático y parasimpático
Complejo como se ve, este diagrama se ha simplificado bastante. Las líneas rojas representan nervios simpáticos, las líneas negras representan nervios parasimpáticos y las líneas punteadas representan nervios postganglionares.

establecen sinapsis con neuronas postganglionares en **ganglios terminales** o dentro de las paredes de los órganos que inervan.

Los sistemas simpático y parasimpático también difieren en los neurotransmisores que liberan en la sinapsis con el efector. Tanto las neuronas preganglionares parasimpáticas como las neuronas postganglionares parasimpáticas secretan acetilcolina. Las neuronas postganglionares simpáticas liberan norepinefrina (aunque las neuronas preganglionares simpáticas secretan acetilcolina).

La división autónoma se denomina así por la idea original de que era independiente del SNC; es decir, autónoma. Los neurobiólogos han desaprobado esto y han demostrado que el hipotálamo y muchas otras partes del SNC ayudan a regular el sistema autónomo. Aunque el sistema autónomo suele funcionar de manera independiente, sus actividades pueden ser influenciadas conscientemente. La biorretroalimentación proporciona a una persona evidencia visual o auditiva concerniente a la condición de una función corporal autonómica. Por ejemplo, un tono puede ser emitido cuando la presión sanguínea alcanza un nivel deseado. Usando estas técnicas, los individuos han aprendido a controlar actividades autónomas como la presión sanguínea, el patrón de ondas del cerebro, la frecuencia cardiaca y el nivel de azúcar en la sangre. Incluso ciertas frecuencias cardiacas anormales pueden modificarse de manera consciente.

Repaso

- ¿Cuáles son algunas diferencias entre las divisiones somática y autonómica?
- ¿Cuáles son algunas diferencias en estructura y función de los sistemas simpático y parasimpático?

42.6 EFECTOS DE LOS FÁRMACOS EN EL SISTEMA NERVIOSO

OBJETIVO DE APRENDIZAJE

12 Distinguir entre dependencia psicológica, tolerancia y drogadicción, y describir las acciones biológicas y los efectos sobre el estado de ánimo del alcohol, antidepresivos, barbitúricos, ansiolíticos, antipsicóticos, opiáceos, estimulantes, alucinógenos y marihuana.

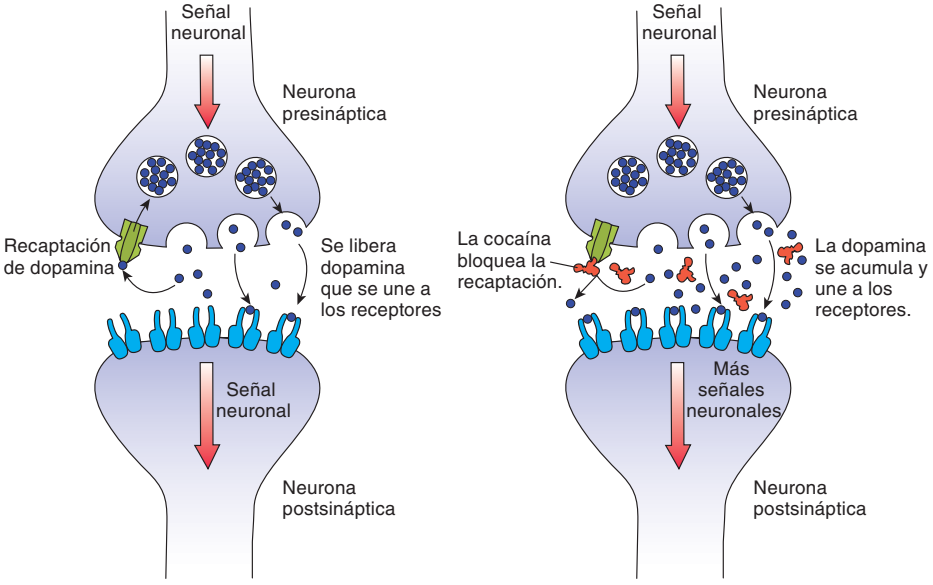
Alrededor de 25% de todos los medicamentos prescritos se toman para alterar condiciones psicológicas y casi todos los fármacos de los que más se abusa afectan el estado de ánimo. Muchos actúan al cambiar los niveles de neurotransmisores dentro del cerebro. En particular, el cambio en los niveles de norepinefrina, serotonina y dopamina afecta el estado de ánimo. De acuerdo con la Administración de Abuso de Sustancias y Servicios de Salud Mental de Estados Unidos, se estima que 20.1 millones de personas (8% de la población) de 12 años o más en Estados Unidos usan fármacos que no son legales (con base en personas que admitieron usar algún fármaco ilegal por lo menos una vez durante los 30 días previos a la entrevista). El uso de medicamentos recetados, en particular analgésicos, se ha convertido en un problema grave, especialmente entre adolescentes y adultos jóvenes.

Aunque es legal, el alcohol es la droga más usada y de la que más se abusa. (Consulte *Preguntas acerca de: El alcohol: la droga que más se consume.*) Más de 9 millones de niños viven con un padre que es dependiente del alcohol, de alguna droga ilícita o de ambos. En la **TABLA 42-4** se enumeran varias drogas de uso común y de mayor consumo y se mencionan sus efectos.

El uso habitual de casi cualquier droga que afecta el estado de ánimo puede resultar en **dependencia psicológica**, en la que el usuario se vuelve emocionalmente dependiente de la droga. Cuando se le priva de ésta, el usuario anhela el sentimiento de euforia (bienestar) que induce la droga. Algunas drogas inducen **tolerancia** luego de varios días o semanas. La respuesta a la droga disminuye y se requieren cantidades mayores para obtener el efecto deseado. La tolerancia ocurre algunas veces porque las células del hígado son estimuladas para producir más de las enzimas que metabolizan e inactivan la droga. También puede ocurrir cuando el número de receptores postsinápticos que se unan a la droga disminuyen (*regulación decreciente*).

La **adicción a las drogas** es un grave problema social que implica el uso compulsivo de una droga a pesar de las consecuencias negativas en la salud y los efectos negativos sobre la capacidad para funcionar social y ocupacionalmente. El uso de algunas drogas, como heroína, tabaco, alcohol y barbitúricos también puede resultar en dependencia física, en la que ocurren cambios fisiológicos que hacen que el usuario se vuelva dependiente de la droga. Por ejemplo, cuando la heroína o el alcohol se le niegan, el adicto sufre efectos característicos de la abstinencia. La adicción física ocurre cuando una droga, por ejemplo morfina, tiene componentes semejantes a sustancias que las células del cuerpo manufacturan normalmente por sí mismas. Algunas drogas altamente adictivas, como el crack y las metanfetaminas, no provocan síntomas serios de abstinencia.

Los mecanismos neurológicos de la adicción a las drogas implican la *ruta de dopamina mesolímbica*, un circuito de recompensa fundamental (ya descrita en este capítulo en relación con el sistema límbico).



(a) Recaptación del neurotransmisor dopamina. La dopamina se une con un transportador (*verde*) que la regresa hacia la terminal presináptica.

(b) La cocaína bloquea la recaptación de dopamina al unirse competitivamente con el transportador que reabsorbe la dopamina. Como resultado, hay más dopamina disponible para unirse con receptores postsinápticos.

FIGURA 42-19 Mecanismo de la acción de la cocaína

Preguntas acerca de

EL ALCOHOL: LA DROGA QUE MÁS SE CONSUME

¿Qué hace del alcohol uno de los principales factores de riesgo de muerte prematura en Estados Unidos que se pueden prevenir? Se estima que 90,000 personas sólo en Estados Unidos fallecen cada año como resultado de tipos de cáncer relacionados con el alcohol y otras enfermedades: violencia relacionada con el alcohol, accidentes de tránsito y otras lesiones. El abuso del alcohol cuesta a la sociedad estadunidense más de $100 millones de dólares al año.

Se calcula que 18 millones de adultos en Estados Unidos tienen problemas con el abuso o dependencia del alcohol. Más de la mitad de los adultos en Estados Unidos reportan que uno o más de sus parientes más cercanos tienen problemas con el alcohol. Según el más reciente estudio del Departamento de Salud y Servicios Humanos de Estados Unidos (la Encuesta nacional 2008 sobre uso de drogas y salud: resultados nacionales), 23% de los estadounidenses se había embriagado (cinco o más bebidas en menos de dos horas) por lo menos durante los 30 días previos a ser encuestados. Más de 23% había bebido bastante (cinco o más bebidas en cinco o más ocasiones). La mayor prevalencia de borracheras y consumo excesivo de alcohol fue en adultos jóvenes de entre 18 y 25 años de edad. Más de siete millones de bebedores compulsivos en Estados Unidos son menores de 21 años.

Según el Departamento de Salud y Servicios Humanos de Estados Unidos, el uso del alcohol por individuos menores de 21 años es un problema principal de salud pública. Los adolescentes entre 12 y 20 años de edad consumen 11% de todo el alcohol que se consume en Estados Unidos y más de 90% de este alcohol fue consumido durante borracheras. Con base en muchos estudios, los Centros para el Control y Prevención de Enfermedades (CDC por sus siglas en inglés), informan que los jóvenes que ingieren alcohol tienen probabilidad de experimentar serios problemas, incluyendo la interrupción del crecimiento normal y el desarrollo sexual, desarrollo anormal del cerebro que puede tener efectos para toda la vida, problemas de memoria, así como conflictos en la escuela, sociales y legales y un mayor riesgo de suicidio, homicidio y muerte por intoxicación etílica.

Los investigadores han reportado que los adultos que por primera vez usaron alcohol cuando tenían 14 años o menos tenían más de cinco veces la probabilidad de adquirir un problema de dependencia o abuso del alcohol que los adultos que tuvieron su primera experiencia alcohólica a los 21 años de edad o más. El abuso del alcohol resulta en discapacidad fisiológica, psicológica y social y tiene graves consecuencias para la familia, los amigos y la sociedad. El abuso del alcohol ha sido asociado con lo siguiente:

- Más de 30% de los accidentes de tránsito mortales
- Casi 50% de los delitos violentos
- Más de 60% de los casos de abuso infantil y de cónyuge
- Más de 50% de los asaltos sexuales universitarios
- Alrededor de 25% de los suicidios
- El nacimiento anual de miles de bebés con serios defectos al nacer porque su madre bebió alcohol durante el embarazo. Los trastornos del espectro alcohólico fetal (FASD, por sus siglas en inglés) son la principal causa de retraso mental prevenible en Estados Unidos.
- Aumento del riesgo de cáncer de boca, laringe y garganta. El alcohol es también un factor de riesgo para el cáncer primario de hígado, de mama y de colon. Estos tipos de cáncer se han relacionado con el consumo regular de alcohol.

Un sola bebida; es decir, 354.88 ml de cerveza, 147.87 ml de vino, o 44.36 ml de bebidas destiladas, resulta en una concentración de alcohol en la sangre de aproximadamente 20 mg/dL (miligramos por decilitro). Esto representa alrededor de 14.79 ml de alcohol puro en la sangre. El alcohol se acumula en la sangre porque la absorción ocurre más rápido que la oxidación y la excreción. Cada célula del cuerpo puede tomar alcohol de la sangre.

Al principio, el bebedor puede sentirse estimulado, aunque el alcohol en realidad deprime al SNC. A medida que aumenta la concentración de alcohol en la sangre, el procesamiento de la información, el juicio, la memoria, la percepción sensorial y la coordinación motora se deterioran de manera progresiva. En general ocurre depresión y somnolencia. En contra de la creencia popular, el alcohol disminuye el desempeño sexual. Algunas personas se vuelven gritonas, enojonas o violentas.

Una concentración de alcohol en la sangre de 80 mg/dL (o 0.08 g/100 mL) define jurídicamente la conducción bajo los efectos del alcohol. Un hombre de 77 kg suele alcanzar este nivel al ingerir dos bebidas en una hora con el estómago vacío. El metabolismo del alcohol ocurre a un ritmo fijo en el hígado de modo que sólo el tiempo, no el café, disminuye sus efectos. Debido a que el alcohol inhibe la recaptación de agua en los riñones, se excreta más líquido como orina que el que se consume en el alcohol. Esto resulta en deshidratación que, junto con el bajo nivel de azúcar en la sangre puede ocasionar el estupor producido por beber en exceso.

En bebedores crónicos, las células del SNC se adaptan a la presencia de la droga. Esto produce tolerancia (se requiere más y más alcohol para experimentar el mismo efecto) y dependencia física. La abstinencia abrupta puede ocasionar trastornos del sueño, ansiedad severa, temblores, convulsiones, alucinaciones y psicosis.

El alelo *A1* del gen del receptor dopaminérgico D2 aumenta el riesgo de alcoholismo. Las personas con este alelo tienen menos receptores dopaminérgico D2 en su cerebro. El alcohol, como la cocaína, la heroína, las anfetaminas y la nicotina, mejora la actividad de la dopamina en la *ruta de dopamina mesolímbica* en el cerebro. Las personas con el alelo *A1* pueden compensar sus bajos niveles de dopamina mediante el uso de alcohol u otras drogas. Sin embargo, los mecanismos subyacentes a la adicción al alcohol son mucho más complejos. La evidencia sugiere que están implicados muchos neurotransmisores, incluyendo glutamato, serotonina, GABA y péptidos opioides. Recientemente los investigadores identificaron un grupo de genes en el cromosoma 11 que parecen estar asociados con la dependencia del alcohol.

El tratamiento de los problemas con el alcohol incluye varias formas de psicoterapia y el uso de fármacos como naltrexona y acamprosato. El apoyo grupal ofrecido por Alcohólicos Anónimos (AA) ha demostrado su eficacia con muchas personas que luchan contra la dependencia del alcohol. La participación en AA incluye la asistencia a numerosas reuniones, tener un patrocinador y trabajar con base en un plan de 12 pasos.

Muchas de las neuronas en esta vía se proyectan desde el área *tegmental ventral* en el cerebro medio y en neuronas de señalización en el sistema límbico, incluyendo la amígdala y un área denominada *núcleo accumbens*. Se cree que la proyección de este núcleo está involucrada en el reforzamiento que experimenta la gente que consume drogas.

Los efectos sobre las neuronas en la ruta de dopamina mesolímbica han sido demostrados en la adicción a la nicotina, heroína, anfetaminas y cocaína. La cocaína bloquea la recaptación de dopamina en neuronas presinápticas, prolongando así la estimulación (**FIGURA 42-19**). ¡Las anfetaminas o la cocaína pueden aumentar la concentración de dopamina en el sistema límbico hasta 1000 veces más que las cantidades normales! El uso prolongado de drogas altera la expresión génica y modifica la estructura neuronal.

Repaso

- ¿Cómo afecta cada uno de los siguientes fármacos el SNC?: (1) alcohol, (2) antipsicóticos, (3) antidepresivos, (4) anfetaminas y (5) MDMA ("éxtasis").

TABLA 42-4 Efectos de algunas drogas de uso común

Nombre de la droga	Efecto en el estado de ánimo	Acciones sobre el cuerpo	Efectos colaterales/Peligros asociados con el abuso
Antidepresivos			
Antidepresivos tricíclicos (p. ej. Elavil, Anafranil)	Elevan el estado de ánimo, alivian la depresión, se usan para tratar comportamiento obsesivo-compulsivo	La mayoría bloquea la recaptación de aminas biogénicas (especialmente la norepinefrina), incrementando su concentración en las sinapsis	Sedación, ganancia de peso, disfunción sexual
Inhibidores selectivos de la recaptación de serotonina (SSRI) (p. ej. Prozac, Zoloft, Lexapro, Celexa)	Alivian la depresión, se usan para tratar comportamiento obsesivo-compulsivo	Bloquean la recaptación de serotonina	Náusea, dolor de cabeza, insomnio, ansiedad
Inhibidores MAO (oxidasa monoamina) (p. ej. Parnate, Nardil)	Alivian la depresión	Bloquean la degradación enzimática de aminas biógenas, incrementando su concentración en las sinapsis	Toxicidad en el hígado, estimulación excesiva del SNC, la sobredosis puede afectar la presión sanguínea, producen alucinaciones
Ansiolíticos			
Benzodiazepinas (p. ej. Xanax, Valium, Librium)	Sedante; induce el sueño	Se unen a receptores GABA en neuronas postsinápticas, incrementa la efectividad del GABA al abrir canales de cloruro, provocando hiperpolarización; produce relajamiento de músculos esqueléticos	Somnolencia, confusión; dependencia psicológica, adicción; efectos adictivos con alcohol
Barbitúricos (“para bajar”) (p. ej. Fenobarbital)	Sedante; induce el sueño	Se unen al receptor adyacente al GABA en canales de cloruro; los canales de cloruro se abren, de modo que más iones de cloro penetran, provocando hiperpolarización	Somnolencia, confusión; dependencia psicológica, adicción; severa depresión del SNC que resulta en coma y muerte (especialmente letal combinados con alcohol)
Antipsicóticos			
Fenotiazinas (p. ej. Torazina, Mellaril, Estelazina)	Alivian síntomas de esquizofrenia, reducen la conducta impulsiva y agresiva	Bloquean los receptores de dopamina	Espasmos musculares, paso lento y otros síntomas de la enfermedad de Parkinson
Antipsicóticos atípicos (p. ej. Abilify, Risperdal)	Semejantes a las fenotiazinas, aunque también incrementan la motivación	Bloquean receptores de dopamina y otros receptores de neurotransmisores	Menos efectos secundarios que con las fenotiazinas
Analgésicos narcóticos			
Opiáceos (p. ej. morfina, codeína, Demerol, heroína)	Euforia, sedación, alivian el dolor	Acciones semejantes a las endorfinas, se unen a receptores opiáceos	Deprimen la respiración, estrechan la pupila, deterioran la coordinación, tolerancia, dependencia psicológica, adicción, convulsiones, muerte por sobredosis
Cocaína	Breve, estímulo intenso con euforia, seguido de fatiga y depresión	Estimula la liberación e inhibe la recaptación de la norepinefrina y la dopamina, conduciendo a estimulación del SNC seguida por depresión; estimulación autónoma, dilatación de las pupilas, anestesia local	Deterioro mental, convulsiones, alucinaciones, inconsciencia; muerte por sobredosis
Marihuana	Euforia	Deteriora la coordinación, la percepción profunda y altera el sentido del tiempo; estropea la memoria a corto plazo (probablemente al disminuir los niveles de acetilcolina en el hipocampo), inflama los ojos, ocasiona vasodilatación periférica	En grandes dosis, distorsiones sensoriales, alucinaciones, evidencia de disminución de la cantidad de esperma y de los niveles de testosterona
Anfetaminas			
(Estimulantes, “vigorizantes”, *“crystal meth”* (p. ej. Dexedrina); la metanfetamina es una droga popular en clubes	Euforia, estimulación, hiperactividad	Estimulan la liberación y bloquean la recaptación de dopamina y norepinefrina; mejoran el flujo de impulsos en SRA, conduciendo a un incremento en la frecuencia cardiaca y en la presión sanguínea; dilatación de pupila	Tolerancia, dependencia física; alucinaciones, incremento en la presión sanguínea, episodios psicóticos, muerte por sobredosis

TABLA 42-4 (Continuación)

Nombre de la droga	Efecto en el estado de ánimo	Acciones sobre el cuerpo	Efectos colaterales/Peligros asociados con el abuso
Anfetaminas *(continuación)*			
Estimulantes de tipo anfetamínico por prescripción usados comúnmente para tratar el déficit de atención e hiperactividad (TDAH) (p. ej. metilfenidato, Ritalin, Concerta)	Estimulación del SNC, aunque tiene un efecto calmante sobre muchos niños y adultos que tienen déficit de atención e hiperactividad; incrementa la concentración	Incrementan el ritmo cardiaco, la presión sanguínea y la temperatura del cuerpo; como la cocaína, las anfetaminas bloquean el transportador de dopamina, lo que aumenta la concentración de dopamina en las sinapsis	No adictivas en dosis prescritas; son usadas ilegalmente por algunos estudiantes de preparatoria y universitarios que las consumen en dosis más altas de las que se prescriben, pueden causar frecuencia cardiaca y respiración irregulares, alucinaciones, delirio y convulsiones. El abuso puede conducir a tolerancia y adicción física
MDMA (3,4-metileno-dioximetanfetamina) "éxtasis" (la más popular de las drogas de club)	Estimulación, sensación de placer, confianza en sí mismo, sentimientos de cercanía con los demás; alucinógeno suave	Estimulante del SNC, daña vías de serotonina en cerebros de ratas y monos	Hipertermia (calor corporal excesivo); la sobredosis causa un ritmo cardiaco rápida, alta presión sanguínea; ataques de pánico y convulsiones, cambios neurológicos a largo plazo, deterioro cognitivo
Rohipnol (flunitrazepam) "Droga que inhibe la resistencia al ataque-abuso-asalto sexual", *"roofies"*, "cucaracha"	Sedantes e hipnóticos	Relajación muscular, amnesia	Dependencia física y fisiológica; su abstinencia puede causar convulsiones, puede ser letal cuando se mezcla con alcohol y/u otros depresivos.
PCP (fenciclidina) "Polvo de ángel", "ozono"	Sentimientos de fuerza, poder e invulnerabilidad y un efecto adormecedor sobre la mente	Aumenta la presión sanguínea y la frecuencia cardiaca; respiración poco profunda, enrojecimiento, sudoración profusa, entumecimiento de las extremidades, falta de coordinación muscular, cambios en la conciencia del cuerpo, semejantes a los asociados con la intoxicación por alcohol	Dependencia psicológica, ansia; en los adolescentes interfiere con las hormonas relacionadas con el crecimiento y el desarrollo, pueden interferir con el aprendizaje; causa alucinaciones, delirios, trastornos del pensamiento; dosis altas causan una disminución de la presión sanguínea y la frecuencia cardiaca, convulsiones, coma y la muerte; el uso crónico causa pérdida de memoria, dificultades con el habla y el pensamiento, depresión
LSD (ácido lisérgico)	Sobreexcitación, distorsión sensorial	Altera los niveles de neurotransmisores en el cerebro, potente estimulador del SNC, dilata las pupilas, algunas veces en forma desigual; aumenta la frecuencia cardiaca, eleva la presión sanguínea	Incapacidad de juzgar que conduce a un comportamiento irracional, ataques de pánico, psicosis, recuerdos
Metacualona (p. ej. Quaalude, Sopor)	Hipnótico	Deprime el SNC, deprime ciertos reflejos espinales	Tolerancia, dependencia física; convulsiones, muerte
Cafeína	Aumenta el estado de alerta mental; disminuye la fatiga y la somnolencia	Actúa sobre la corteza cerebral, relaja el músculo liso, estimula el músculo cardiaco y óseo, aumenta el volumen de orina	Dosis muy grandes estimulan centros en la médula (puede disminuir la frecuencia cardiaca); dosis tóxicas pueden ocasionar convulsiones
Nicotina	Disminuye la tensión psicológica	Estimula el sistema nervioso simpático, incrementa la dopamina en la ruta mesolímbica	Tolerancia, dependencia física; favorece el desarrollo de la aterosclerosis al estimular la síntesis de lípidos en la pared arterial
Alcohol	Euforia, relajación, liberación de las inhibiciones	Deprime el SNC, dificulta la visión, la coordinación, el juicio, alarga el tiempo de reacción	Dependencia física, daño al páncreas e hígado (p. ej. cirrosis), daño cerebral, incrementa el riesgo de padecer depresión

RESUMEN: ENFOQUE EN LOS OBJETIVOS DE APRENDIZAJE

42.1 *(página 883)*

1 Contrastar sistemas nerviosos radiales y con redes nerviosas con sistemas nerviosos bilaterales.

- Las **redes nerviosas** y los **sistemas nerviosos radiales** son típicos de invertebrados radialmente simétricos, como los cnidarios. Un animal con un sistema nervioso radial puede responder eficazmente a un depredador o presa que se aproxime desde cualquier dirección.
- En lombrices de tierra planarias, el **sistema nervioso radial** incluye **ganglios cerebrales** y, por lo general, dos cordones nerviosos ventrales conectados por nervios transversales. Los anélidos y los artrópodos suelen tener un cordón nervioso ventral y numerosos ganglios. Los ganglios cerebrales de los artrópodos tienen regiones especializadas. Los octópodos y otros moluscos cefalópodos poseen sistemas nerviosos altamente desarrollados con las neuronas concentradas en una región central.
- El sistema nervioso bilateral es adaptativo para animales simétricamente bilaterales que suelen moverse hacia adelante. Las células nerviosas se concentran para formar **nervios**, **cordones nerviosos**, **ganglios** y **cerebro**; típicamente, los órganos de los sentidos están concentrados en la región de la cabeza.

CENGAGENOW™ **Aprenda más sobre varios sistemas nerviosos al hacer clic en las figuras en CengageNOW.**

2 Identificar tendencias en la evolución del sistema nervioso de los invertebrados.

- Las tendencias en la evolución de los sistemas nerviosos incluyen un incremento en el número y concentración de las células nerviosas, especialización de funciones, número incrementado de neuronas de asociación, contactos sinápticos más complejos y **cefalización**, la formación de una cabeza.

42.2 *(página 884)*

3 Describir las dos divisiones principales del sistema nervioso de los vertebrados y resumir sus funciones.

- El **sistema nervioso central (SNC)**, que consta del cerebro y la médula espinal, está especializado para integrar información entrante. El **sistema nervioso periférico (SNP)**, que consta de receptores sensoriales y nervios, transmite señales entre receptores sensoriales y el SNC, y entre el SNC y efectores.

CENGAGENOW™ **Aprenda más sobre el sistema nervioso de los vertebrados al hacer clic en las figuras en CengageNOW.**

42.3 *(página 886)*

4 Seguir el desarrollo de las regiones principales del cerebro de los vertebrados: cerebro anterior, cerebro medio y cerebro posterior, y comparar los cerebros de peces, anfibios, reptiles, aves y mamíferos.

- En el embrión vertebrado, el cerebro y la médula espinal surgen desde el **tubo neural**. El extremo anterior del tubo se diferencia en **cerebro anterior, cerebro medio** y **cerebro posterior.**
- El cerebro anterior se subdivide en **metencéfalo** y **mielencéfalo**. El mielencéfalo se desarrolla hacia la **médula**, que contiene centros vitales y otros centros reflejos. El **cuarto ventrículo**, la cavidad de la médula, se comunica con el canal central de la médula espinal. El metencéfalo origina el **cerebelo**, que es responsable del tono muscular, la postura y el equilibrio; y la **protuberancia anular**, que conecta varias partes de cerebro.
- El cerebro medio es la parte más grande en cerebros de peces y anfibios. Es su principal área de asociación, que vincula entrada sensorial y salida motora. En los reptiles, aves y mamíferos, el cerebro medio sirve como centro para reflejos visuales y auditivos. La médula, la protuberancia anular y el cerebro medio constituyen el **bulbo raquídeo**.
- El cerebro posterior se diferencia para formar el **diencéfalo** y el **telencéfalo**. El diencéfalo se desarrolla hacia el tálamo y el hipotálamo. El **tálamo** es un centro de relevo para información motora y sensorial. El **hipotálamo** controla funciones autónomas, vincula los sistemas nervioso y endocrino, controla la temperatura, el apetito y el balance de líquidos; y participa en algunas respuestas emocionales y sexuales.
- El telencéfalo se desarrolla hacia el cerebro y los **bulbos olfatorios**. En la mayoría de los vertebrados, el **cerebro** está dividido en **hemisferios cerebrales** derecho e izquierdo. En peces y anfibios, el cerebro integra principalmente información sensorial entrante. En las aves, el cuerpo estriado controla patrones de comportamiento complejos, como volar y cantar.
- En los mamíferos, la **neocorteza** ocupa una gran parte de la corteza cerebral, la materia gris del cerebro. El cerebro tiene funciones de asociación complejas.

CENGAGENOW™ **Explore el desarrollo temprano del sistema nervioso de los vertebrados y la evolución del cerebro vertebrado al hacer clic en las figuras en CengageNOW.**

42.4 *(página 888)*

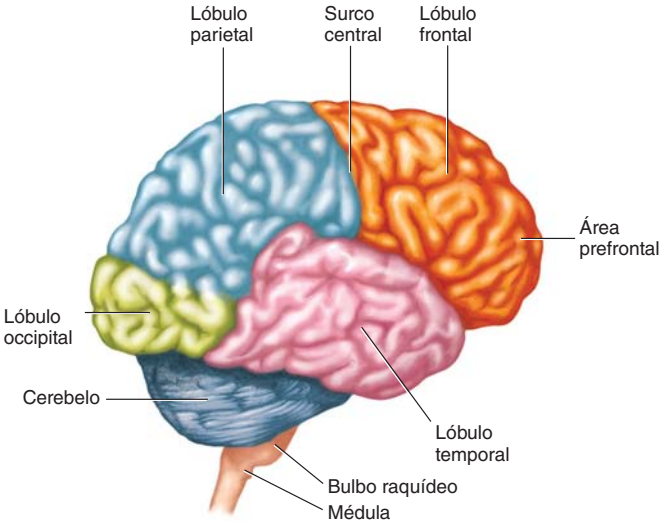
5 Describir la estructura y las funciones de la médula espinal humana.

- El cerebro humano y la médula espinal son protegidos por los huesos y tres **meninges**: la **duramadre**, la **aracnoides** y la **piamadre**; el cerebro humano y la médula espinal están amortiguados por el **fluido cerebroespinal (FLE)**.
- La médula espinal transmite impulsos hacia el cerebro y desde él, y controla muchos **actos reflejos**. La médula espinal consta de **tractos ascendentes**, que transmiten información al cerebro, y **tractos descendentes**, que transmiten información desde el cerebro. Su materia gris contiene núcleos que sirven como centros reflejos.

CENGAGENOW™ **Aprenda más sobre la médula espinal al hacer clic en la figura en CengageNOW.**

- Un **reflejo de retirada** implica receptores sensoriales; neuronas sensoriales, interneuronas y neuronas motoras; y efectores, como músculos.

6 Describir la estructura y las funciones del cerebro humano.



- La corteza cerebral humana consta de materia gris, que forma pliegues o **circunvoluciones**. Los surcos profundos entre los pliegues se denominan **fisuras**.
- El cerebro está dividido funcionalmente en **áreas sensoriales** que reciben información sensorial entrante, **áreas motoras** que controlan el movimiento voluntario y **áreas de asociación** que vinculan las áreas sensorial y motora, y son responsables del aprendizaje, lenguaje, pensamiento y juicio. El cerebro consta de lóbulos, incluyendo los lóbulos **frontal**, **parietal**, **temporal** y **occipital**.
- La **materia blanca** del cerebro está por debajo de la corteza cerebral. El **cuerpo calloso**, una gran banda de materia blanca, conecta los hemisferios derecho e izquierdo. Los **ganglios basales**, un grupo de núcleos dentro de la materia blanca, son centros importantes para la función motora.

CENGAGENOW™ **Aprenda más sobre el cerebro humano al hacer clic en las figuras en CengageNOW.**

7 Resumir el ciclo sueño-vigilia y contrastar el sueño MOR con el sueño no MOR.

- El reloj biológico humano más importante, el **núcleo supraquiasmático,** recibe información sobre la luz y la oscuridad y la transmite a otros núcleos que regulan el sueño.
- El **sistema reticular activador (SRA)** es un sistema de excitación, sus neuronas filtran la entrada sensorial, seleccionando qué información es transmitida al cerebro.
- El hipotálamo, el tálamo y el bulbo raquídeo regulan el ciclo sueño-vigilia. El **sueño** es una alteración de la conciencia con una disminución de la actividad eléctrica en la corteza cerebral.
- La actividad eléctrica de la corteza cerebral y la tasa metabólica disminuyen durante el **sueño no MOR**, mientras los sueños caracterizan el **sueño MOR**.

8 Describir las acciones del sistema límbico, incluyendo el papel de la amígdala en la expresión emocional.

- El **sistema límbico** afecta los aspectos emocionales del comportamiento, la motivación, la actividad sexual, respuestas autónomas y ritmos biológicos. La **amígdala** evalúa información entrante e indica el peligro; es especialmente importante en la experimentación de temor y agresión.

9 Resumir cómo procesa información el cerebro, incluyendo una descripción de la plasticidad sináptica y los cambios neurológicos que se llevan a cabo durante el aprendizaje.

- La **plasticidad sináptica** es la habilidad del sistema nervioso para modificar las sinapsis, las cuales permiten el aprendizaje y el recuerdo.
- El **aprendizaje** es el proceso por medio del cual se adquieren conocimientos o habilidades como resultado de la experiencia. La **memoria** es el proceso por el que la información es codificada, almacenada y recuperada. La **memoria implícita** es memoria inconsciente ("saber cómo") para habilidades perceptuales y motoras. La **memoria declarativa** es la memoria factual de personas, sitios u objetos.
- La **memoria inmediata** mantiene información sensorial durante fracciones de segundo. La **memoria a corto plazo** mantiene una pequeña cantidad de información durante unos minutos. La información puede transferirse de la memoria a corto plazo a la **memoria a largo plazo**. El **hipocampo** es importante en clasificar la información y consolidar recuerdos.
- El aprendizaje y la memoria implican cambios funcionales a largo plazo en las sinapsis. Conocidos como **potenciación de largo plazo (PLP)**, tales cambios implican un incremento en la sensibilidad a un potencial de acción por una neurona postsináptica. La **depresión de largo plazo (DLP)** es una disminución a largo plazo en la intensidad de las conexiones sinápticas. El almacenamiento en la memoria a largo plazo implica la expresión génica. El factor de transcripción CREB es una importante molécula de señalización en la vía de la memoria.

42.5 *(página 902)*

10 Describir la organización del sistema nervioso periférico y comparar sus divisiones somática y autónoma.

- El SNP consta de receptores sensoriales y nervios, incluyendo los **nervios craneales** y los **nervios espinales**. La **división somática** del SNP responde a cambios en el ambiente exterior. La **división autónoma** regula las actividades internas del cuerpo.

11 Contrastar las divisiones simpática y parasimpática del sistema autónomo y dar ejemplos de los efectos de estos sistemas sobre órganos específicos como el corazón y el intestino.

- El **sistema simpático** permite que el cuerpo responda a situaciones estresantes. El **sistema parasimpático** influencia a los órganos para conservar y restaurar la energía. Muchos órganos están inervados por nervios simpáticos y parasimpáticos que funcionan en sentidos opuestos. Por ejemplo, el sistema simpático incrementa la frecuencia cardiaca mientras que el sistema parasimpático lo disminuye.

42.6 *(página 904)*

12 Distinguir entre dependencia psicológica, tolerancia y drogadicción, y describir las acciones biológicas y los efectos sobre el estado de ánimo del alcohol, antidepresivos, barbitúricos, ansiolíticos, antipsicóticos, opiáceos, estimulantes, alucinógenos y marihuana.

- Muchas drogas alteran el estado de ánimo al incrementar o disminuir las concentraciones de neurotransmisores específicos dentro del cerebro. Vea en la tabla 42-4 un resumen de estas drogas.
- El uso habitual de drogas que alteran el estado de ánimo puede resultar en **dependencia psicológica** o **adicción a las drogas**. Muchas drogas inducen **tolerancia**, en la cual la respuesta del cuerpo a la droga disminuye de modo que se necesitan cantidades mayores para obtener el efecto deseado.

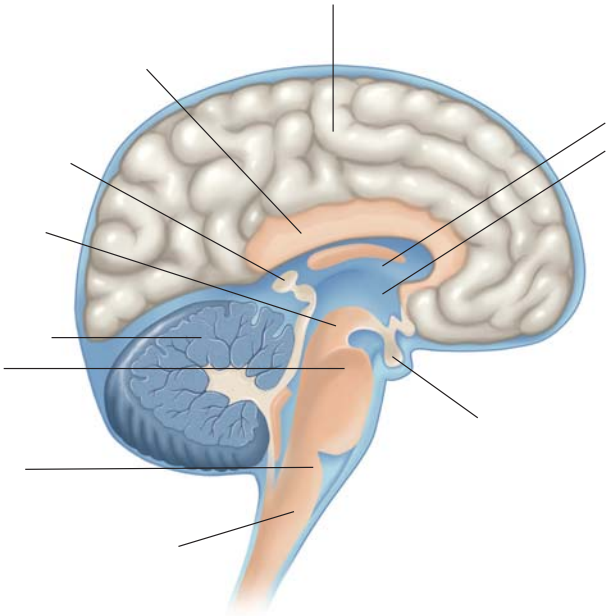
EVALÚE SU COMPRENSIÓN

1. Es probable que un animal radialmente simétrico como la hidra tenga (a) un cerebro posterior (b) una red nerviosa (c) ganglios cerebrales (d) un cordón nervioso ventral (e) ganglios cerebrales y una red nerviosa
2. En embriones de vertebrados el cerebro se desarrolla desde (a) la médula espinal (b) el sistema nervioso simpático (c) el sistema nervioso parasimpático (d) el tubo neural (e) el cerebro posterior
3. ¿Qué parte del cerebro mantiene la postura, el tono muscular y el equilibrio? (a) cerebro (b) médula (c) cerebelo (d) neocorteza (e) tálamo
4. La parte más prominente del cerebro anfibio es (a) el cerebro medio (b) la médula (c) el cerebelo (d) la neocorteza (e) el cerebro
5. ¿Qué parte del cerebro controla las funciones autónomas y regula la temperatura del cuerpo? (a) el cerebro (b) el hipotálamo (c) el cerebelo (d) la protuberancia anular (e) el tálamo
6. ¿Cuál de las siguientes secuencias describe mejor la transmisión de información en un reflejo de retirada? 1. la neurona aferente transmite la señal al SNC 2. el músculo se contrae 3. recepción por la neurona sensorial 4. la interneurona en el SNC integra la información 5. la neurona eferente transmite la señal

   (a) 3, 1, 4, 5, 2 (b) 2, 1, 4, 5, 3 (c) 3, 5, 1, 4, 2 (d) 3, 1, 5, 4, 2 (e) 5, 3, 1, 4, 2
7. El cerebro humano está protegido por (a) la aracnoides, la piamadre, el fluido cerebroespinal y los ganglios (b) sólo por las meninges y los huesos del cráneo (c) la duramadre y el cuarto ventrículo (d) la pia-

madre y los huesos del cráneo (e) las meninges, el fluido cerebroespinal y los huesos del cráneo

8. El núcleo supraquiasmático (a) secreta melatonina (b) estimula las ondas beta (c) filtra información sensorial entrante y determina si es amenazante (d) es crítico en la consolidación de la memoria (e) es importante en la regulación del ciclo sueño-vigilia
9. La potenciación a largo plazo (PLP) (a) es principalmente la responsabilidad del nervio craneal II (b) es un incremento de larga duración en la intensidad sináptica (c) está asociada con la memoria a corto plazo (d) es una disminución a largo plazo en la intensidad sináptica (e) es una disminución a largo plazo en la intensidad sináptica que ocurre durante el sueño MOR
10. La frecuencia cardiaca es disminuida por (a) los nervios simpáticos (b) los nervios parasimpáticos (c) el disparo rápido en el cuerpo calloso (d) los nervios simpáticos y parasimpáticos (e) el hipocampo en trabajo conjunto con los nervios simpáticos
11. Las anfetaminas (a) afectan las neuronas en la ruta de dopamina mesolímbica (b) disminuyen la cantidad de dopamina secretada (c) tienen el mismo tipo de efectos que el alcohol (d) a menudo son prescritas para reducir la ansiedad (e) son depresores del SNC
12. Identifique las partes en el diagrama. Use la figura 42-11 para comprobar sus respuestas.



PENSAMIENTO CRÍTICO

1. ¿Cuál es la función adaptativa del sistema límbico cuando una persona está en peligro?
2. Conjeture sobre una relación posible entre la herencia y la inteligencia con base en la activación génica durante el procesamiento de información.
3. **VÍNCULO CON LA EVOLUCIÓN.** ¿Qué tendencias generales puede identificar en la evolución del cerebro de los vertebrados?
4. **VÍNCULO CON LA EVOLUCIÓN.** Se ha demostrado que la CREB es una molécula de señalización en la vía de la memoria en muchos animales, incluidos las moscas de la fruta y los ratones. ¿Qué sugiere esto sobre la evolución del aprendizaje y la memoria?
5. **CIENCIA, TECNOLOGÍA Y SOCIEDAD.** Suponga que usted acaba de ser padre. ¿Qué cosas puede hacer para mejorar el desarrollo de las habilidades intelectuales de su hijo?

CENGAGENOW™ **Preguntas adicionales están disponibles en CengageNOW en www.cengage.com/login.**

43 Sistemas sensoriales

Merlin D. Tuttle/Bat Conservation International/Photo Researchers, Inc.

Los murciélagos son guiados por el eco. Este murciélago nariz de hoja de California (*Macrotus californicus*) ha localizado un insecto.

CONCEPTOS CLAVE

43.1 El procesamiento sensorial incluye recepción sensorial, transducción de energía, transmisión de señales e interpretación en el sistema nervioso central.

43.2 Los termorreceptores responden al calor y al frío.

43.3 Algunas especies de depredadores como tiburones, rayas y peces óseos tienen electrorreceptores que detectan campos eléctricos generados en el agua por la actividad de otros animales. Los receptores electromagnéticos son electrorreceptores que detectan el campo magnético de la Tierra.

43.4 Las dendritas de ciertas neuronas sensoriales son nociceptores (receptores del dolor)

43.5 Los mecanorreceptores responden al tacto, la presión, la fuerza de gravedad, el estiramiento o el movimiento. La mayoría de los animales tienen mecanorreceptores que detectan movimiento y posición; en los vertebrados, el aparato vestibular en el oído interno ayuda a mantener el equilibrio, y el órgano de Corti dentro de la cóclea del oído interno contiene receptores auditivos.

43.6 La mayoría de los animales tienen quimiorreceptores para el gusto y el olfato que detectan sustancias químicas en comida, agua y aire.

43.7 Casi todos los animales tienen fotorreceptores que responden a la luz, y la mayoría de los animales tienen ojos que forman imágenes; en los vertebrados, la retina del ojo contiene las células fotorreceptoras, los bastoncillos y los conos.

¿Ha escuchado los chasquidos de los delfines? Los humanos pueden oír sólo un número limitado de la amplia gama de frecuencias sonoras que emiten los delfines. Los delfines, murciélagos y otros vertebrados detectan objetos distantes por *ecolocalización*, algunas veces denominada biosonar. La ecolocalización trabaja de manera semejante a un radar, aunque usa sonido en lugar de ondas de radio. Por ejemplo, un murciélago emite sonidos agudos que rebotan en los objetos en su trayectoria y son devueltos por el eco. Al responder rápidamente al eco, el murciélago evita hábilmente los obstáculos y atrapa a la presa (vea la fotografía). Al usar ecolocalización, los murciélagos y los delfines determinan el tamaño, la forma, la textura y la densidad de un objeto, así como su ubicación.

La habilidad para detectar sonidos emitidos por algunos murciélagos de forrajeo se ha desarrollado en ciertas polillas y otros insectos que son sus presas. En el transcurso de la evolución, algunas especies de murciélagos se han adaptado a esta habilidad de su presa; ahora emiten sonidos aún más agudos que su presa no puede detectar. Los investigadores han reportado recientemente otra adaptación interesante. Hay evidencia de que algunas polillas emiten chasquidos ultrasónicos que causan interferencia con la ecolocalización del murciélago.

Los *sistemas sensoriales* transfieren información del mundo exterior al animal. Informan al animal acerca de depredadores, alimento, agua, posibles parejas, temperatura y otros cambios en el entorno. Los tipos de receptores sensoriales que tiene un animal y las formas en que el cerebro *percibe* la información sensorial entrante determinan cómo es el mundo del animal.

Los humanos vivimos en un mundo ricamente policromo, con muchas formas y diversos sonidos. Sin embargo, no podemos oír los silbidos agudos que los perros y los gatos sí perciben, o los sonidos ultrasónicos que los murciélagos emplean para orientarse en el vuelo. ¡Tampoco reconocemos normalmente a nuestros amigos según sus olores distintivos! Y aunque la visión es nuestro sentido dominante y más refinado, somos ciegos a los tonos de luz ultravioleta (UV) que iluminan el mundo para los insectos. A diferencia de las aves y algunos otros animales, no podemos detectar los cambios en campos magnéticos. Tampoco podemos detectar campos eléctricos como los tiburones y muchas otras especies de peces.

Los humanos estamos más familiarizados con los sentidos de la vista, el oído, el olfato, el gusto y el tacto, aunque hay otros sentidos. De hecho, el tacto es un sentido compuesto que nos permite detectar la presión, el dolor y la temperatura. Algunos receptores sensoriales nos permiten experimentar equilibrio, tensión muscular y la posición de las articulaciones, con lo cual estamos conscientes de nuestros cuerpos.

En este capítulo primero examinamos cómo funcionan los sistemas sensoriales. Luego introducimos los tipos principales de receptores sensoriales. A continuación analizamos varios tipos de receptores sensoriales, recalcando los receptores auditivos y visuales.

43.1 CÓMO FUNCIONAN LOS SISTEMAS SENSORIALES

OBJETIVOS DE APRENDIZAJE

1. Describir cómo funcionan los sistemas sensoriales; incluir descripciones de receptores sensoriales, transducción de energía, potencial de receptor, adaptación sensorial y percepción.
2. Clasificar los receptores sensoriales según la ubicación de los estímulos a los que responden y de acuerdo con los tipos de energía que transducen.

Los **receptores sensoriales** detectan información sobre cambios en el ambiente externo e interno. Estos receptores constan de terminaciones neuronales específicas o células especializadas en estrecho contacto con las neuronas. Los receptores sensoriales, junto con otros tipos de células, constituyen **órganos de los sentidos** complejos, como los ojos, oídos, nariz y papilas gustativas. Una papila gustativa humana, por ejemplo, consta de células epiteliales modificadas que detectan productos químicos disueltos en la saliva.

En el procesamiento sensorial tienen lugar varios pasos, incluyendo la recepción sensorial, la transducción de energía, la transmisión de la señal y la interpretación en el cerebro. Con cambios menores, así es como operan todos los sistemas receptores.

Los receptores sensoriales reciben información

Los receptores sensoriales reciben estímulos del ambiente externo o interno. En el proceso de recepción, absorben una pequeña cantidad de energía de algún estímulo. Cada tipo de receptor sensorial es especialmente sensible a una forma particular de energía. Los fotorreceptores del ojo humano son estimulados por una diminuta cantidad de luz y los receptores gustativos son estimulados por una cantidad minúscula de algún compuesto químico.

Los receptores sensoriales transducen energía

Los receptores sensoriales *transducen*, o convierten, la energía del estímulo en señales eléctricas, la moneda de información del sistema nervioso. Este proceso se conoce como **transducción de energía**. Cuando un receptor sensorial no está estimulado, mantiene un *potencial de reposo*; es decir, una diferencia en carga entre el interior y el exterior de la célula (vea el capítulo 41). La transducción acopla un estímulo con la apertura y cierre de canales de iones en la membrana plasmática de los receptores sensoriales. Se altera la permeabilidad de la membrana plasmática a varios iones.

Un cambio en la distribución de iones ocasiona un cambio en tensión a través de la membrana. Si la diferencia en carga aumenta, el receptor se vuelve hiperpolarizado. Si el potencial disminuye, el receptor se vuelve despolarizado. Un cambio en el potencial de membrana es un **potencial de receptor**. Un potencial de receptor no activa directamente un potencial de acción. Así como un potencial postsináptico excitatorio, o PPSE (vea el capítulo 41), el potencial de receptor es una **respuesta graduada** donde la magnitud del cambio depende de la energía del estímulo.

Si el receptor es una célula por separado, los potenciales de receptor estimulan la liberación de un neurotransmisor, que fluye a través de la sinapsis y se une a receptores sobre una **neurona sensorial**, también conocida como *neurona aferente* (**FIGURA 43-1**). Cuando una neurona sensorial se vuelve suficientemente despolarizada para alcanzar su nivel de umbral, se genera un potencial de acción. Así, los potenciales de receptor pueden generar potenciales de acción que transmiten información al sistema nervioso central (SNC).

Muchos receptores son neuronas especializadas, en lugar de células por separado. En estas neuronas, la región especializada de la membrana plasmática que transduce energía no genera potenciales de acción. La corriente generada por los potenciales de receptor fluye hacia una región a lo largo del axón, donde puede generarse un potencial de acción.

El proceso de recepción sensorial puede resumirse como sigue:

estímulo (como energía luminosa) ⟶ el receptor sensorial absorbe energía del estímulo ⟶ transduce la energía del estímulo en energía eléctrica ⟶ potencial de receptor ⟶ potencial de acción en la neurona sensorial ⟶ señal transmitida al SNC

La entrada sensorial es integrada a muchos niveles

La integración sensorial comienza en el receptor mismo. Por ejemplo, los potenciales de receptor producidos por varios estímulos son integrados por suma (vea el capítulo 41). No obstante, la integración ocurre principalmente en la médula espinal y en varios sitios en el cerebro.

Los receptores sensoriales se adaptan a los estímulos

Muchos receptores sensoriales no continúan respondiendo al ritmo inicial, inclusive si el estímulo continúa a la misma intensidad. Este cambio en la tasa de respuesta, denominado **adaptación sensorial**, ocurre por dos razones. Primero, durante un estímulo sostenido, la sensibilidad del receptor decrece y produce un potencial de receptor menor (lo cual resulta en una menor frecuencia de potenciales de acción en las neuronas sensoriales). Segundo, en la sinapsis de la vía neuronal activada por el receptor hay cambios. Por ejemplo, la liberación de un neurotransmisor

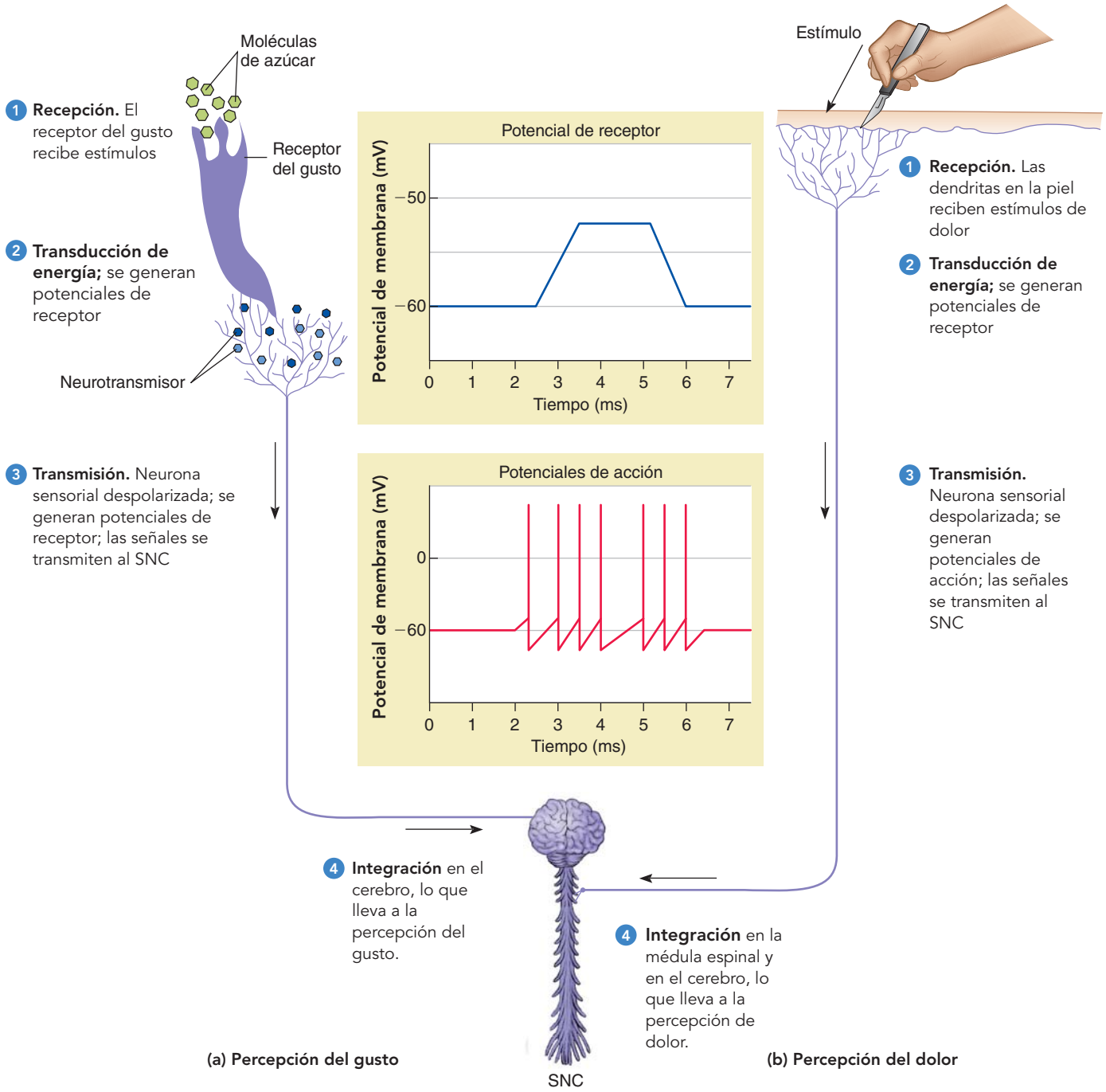


FIGURA 43-1 Cómo trabajan los sistemas sensoriales

Los receptores sensoriales reciben estímulos del entorno. Transducen la energía del estímulo en señales eléctricas, y así generan potenciales de receptor. Los potenciales de acción son generados en neuronas sensoriales que transmiten señales al SNC, donde son integradas.

desde una terminal presináptica puede disminuir en respuesta a una serie de potenciales de acción.

Algunos receptores, como los del dolor y el frío, se adaptan tan lentamente que continúan activando potenciales de acción en tanto persiste el estímulo. Otros receptores se adaptan rápidamente, permitiéndonos ignorar estímulos persistentes no placenteros o sin importancia. Por ejemplo, cuando usted quiere ponerse unos pantalones ajustados, sus receptores de presión le indican que usted está siendo comprimido, por lo que puede sentirse incómodo. Pronto, no obstante, estos receptores se adaptan, y usted difícilmente se percatará de la sensación del ajuste apretado. De la misma manera, las personas se adaptan rápidamente a los olores que asaltan sus sentidos en un comienzo La adaptación sensorial permite que un animal discrimine entre estímulos contextuales carentes de importancia que puede ignorar y estímulos nuevos o importantes que requieren atención.

La sensación depende de la trasmisión de un mensaje codificado

¿Cómo sabe usted si está viendo un cielo azul, probando una rosquilla o escuchando una nota tocada en un piano? Todos los potenciales de acción son cualitativamente lo mismo. La luz de 450 nm de longitud de onda (azul), las moléculas de azúcar (dulces) y las ondas sonoras de 440 hertz (Hz) (la por arriba de do central) –todo esto– ocasionan la transmisión de potenciales de acción semejantes. Nuestra capacidad para diferenciar estímulos depende tanto del receptor sensorial en sí como del cerebro. Podemos distinguir el color de un cielo azul del olor del agua de colonia; un sabor dulce de una brisa ligera; o el sonido de un piano del calor del Sol porque células de muchos receptores sensoriales están conectadas a neuronas específicas en partes particulares del cerebro. Puesto que un receptor normalmente responde sólo a un tipo de estímulo (por ejemplo, la luz), el cerebro interpreta un mensaje que llega desde un receptor particular en el sentido de que ocurrió un cierto tipo de estímulo (como un destello de color).

Cuando un receptor sensorial es estimulado, inicia lo que podría considerarse un mensaje codificado, compuesto por potenciales de acción transmitidos por neuronas sensoriales. El mensaje codificado es decodificado posteriormente en el cerebro. Los impulsos del receptor sensorial pueden diferir en (1) el número total de neuronas sensoriales que transmiten la señal, (2) neuronas específicas que transmiten potenciales de acción y sus objetivos, (3) el número total de potenciales de acción transmitidos por una neurona dada y (4) la frecuencia de los potenciales de acción transmitidos por una fibra dada. La intensidad de un estímulo es codificada por la frecuencia de los potenciales de acción activados por neuronas sensoriales durante el estímulo. Un estímulo intenso resulta en una mayor despolarización de la membrana receptora, de modo que la neurona sensorial activa potenciales de acción con mayor frecuencia de los que activa un impulso débil. Esta variación es posible porque, como una respuesta graduada, el potencial de receptor puede variar de magnitud.

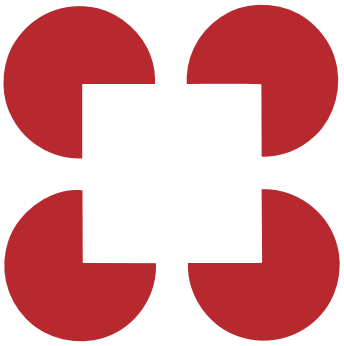
La diferencia en la intensidad del sonido entre el suave sonido de las hojas y un trueno depende del número de neuronas que transmiten potenciales de acción, así como de la frecuencia de los potenciales de acción transmitidos por cada neurona. La manera precisa en que el receptor sensorial inicia diferentes códigos y cómo el cerebro los analiza e interpreta para producir varias sensaciones aún no se comprende por completo.

La sensación se lleva a cabo en el cerebro. La interpretación del mensaje y el tipo de sensación depende de cuáles interneuronas reciben el mensaje. Los bastoncillos y los conos del ojo no ven. Cuando están estimulados, envían un mensaje al cerebro que interpreta las señales y las traduce en un arco iris, un elefante o un niño. La estimulación artificial (por ejemplo la eléctrica) de centros del cerebro también puede resultar en una sensación. Por el contrario, muchos mensajes sensoriales nunca originan sensaciones en absoluto. Por ejemplo, ciertos quimiorreceptores detectan cambios internos en el cuerpo pero nunca agitan nuestra conciencia.

Las percepciones sensoriales son construidas por la mente

El cerebro interpreta las sensaciones al convertirlas en percepciones de estímulos. La **percepción** sensorial es el proceso de seleccionar, interpretar y organizar información sensorial. Las percepciones sensoriales son construidas por la mente al comparar experiencia sensorial presente con nuestros recuerdos de experiencias pasadas. Usted puede percibir la entrada visual y auditiva que llega de una serpiente que sisea de manera muy diferente a como lo hace su amigo que tiene terror de las serpientes, o un herpetólogo que las estudia. Las percepciones están influenciadas por nuestro estado mental en el momento en que recibimos información sensorial. Las ilusiones ópticas demuestran que el cerebro puede interpretar estímulos sensoriales de varias maneras (**FIGURA 43-2a**). El cerebro también modifica estímulos para hacerlos más completos, familiares o lógicos (**FIGURA 43-2b**).

(a) Su percepción de la misma entrada visual puede variar. ¿Ve una copa de vino o los perfiles de dos caras?



(b) ¿"Ve" un cuadrado blanco? Si es así, su cerebro está completando un patrón familiar sugerido por las aristas que forman ángulos rectos sacadas de cada uno de los cuatro círculos rojos.

FIGURA 43-2 Percepción visual

Podemos clasificar receptores sensoriales con base en la ubicación de estímulos o en el tipo de energía que transducen

Los receptores sensoriales pueden clasificarse según la ubicación de los estímulos a los que responden. Los **exteroceptores** reciben estímulos del ambiente externo, permitiendo que un animal conozca y explore el mundo, busque comida, encuentre y atraiga una pareja, reconozca amigos y detecte enemigos. Los **interoceptores** son receptores sensoriales dentro de órganos del cuerpo que detectan cambios en el pH, presión osmótica, temperatura corporal y en la composición química de la sangre. Por lo general, usted no se percata de los mensajes enviados al SNC por estos receptores en la medida en que trabajan continuamente para mantener la homeostasis. Usted se da cuenta de su actividad cuando le envían señales ciertas condiciones internas como sed, hambre, náusea, dolor y orgasmo.

Los receptores sensoriales también pueden clasificarse con base en el tipo de energía que transducen (**TABLA 43-1**). Los *termorreceptores* responden al calor y al frío. Los *electrorreceptores* detectan diferencias en potencial eléctrico. Los *receptores electromagnéticos* son electrorreceptores lo suficientemente sensibles para detectar el campo magnético de la Tierra. Los *nociceptores* (receptores de dolor) responden a estímulos mecánicos, de temperatura y otros que pueden ser dañinos. Los *mecanorreceptores* transducen energía mecánica: tacto, presión, fuerza de gravedad, estiramiento y movimiento. Estos receptores convierten fuerzas mecánicas directamente en señales eléctricas. Los *quimiorreceptores* transducen la energía de ciertos compuestos químicos, y los *fotorreceptores* transducen energía de la luz.

Repaso

- ¿Qué es un potencial de receptor?
- ¿Cuál es la función de la adaptación sensorial?
- ¿Cómo se integra la información sensorial?
- Mencione cinco tipos de receptores sensoriales con base en el tipo de energía que transducen. ¿Cuál es la función específica de cada uno?

TABLA 43-1 Clasificación de receptores por el tipo de energía que transducen

Tipo de receptor	Tipo de energía transducida	Ejemplos
Termorreceptores	Térmica	Receptores de temperatura en insectos que chupan sangre y sanguijuelas; órganos en forma de orificio en víboras; terminaciones nerviosas y receptores en la piel y lengua de muchos animales
Electrorreceptores y receptores electromagnéticos	Eléctrica; los receptores detectan diferencias en potencial eléctrico; los receptores electromagnéticos detectan campos magnéticos	Corrientes eléctricas en agua usadas para navegar por muchas especies de peces y algunas especies anfibias; campos magnéticos usados para orientación y migración
Nociceptores (receptores de dolor)	Mecánica; fuerza física como tacto fuerte, presión; calor, extremos de temperatura; productos químicos dañinos	Terminaciones neuronales en piel y otros tejidos
Mecanorreceptores	Mecánica; cambia de forma como resultado de ser empujado o tirado	Receptores táctiles (terminaciones nerviosas libres, células de Merkell, corpúsculos de Meissner, corpúsculos de Ruffini, corpúsculos de Pacini); responde al tacto y la presión) Proprioceptores; responden al movimiento y la posición del cuerpo Husos musculares; responden a la contracción muscular Órganos tendinosos de Golgi; responden al estiramiento de los receptores del tendón de la articulación; responden al movimiento en ligamentos Estatocistos en invertebrados, tienen células ciliadas que responden a la gravedad Órganos de la línea lateral de los peces; detectan vibraciones en el agua; responden a olas y corrientes Aparato vestibular Células ciliadas en el sáculo y el utrículo, responden a la gravedad, la aceleración lineal Células ciliadas en los canales semicirculares, responden a la aceleración angular Células ciliadas en el órgano de Corti en la cóclea; responden a ondas de presión (sonido)
Quimiorreceptores	Compuestos químicos específicos	Papilas gustativas; epitelio olfatorio
Fotorreceptores	Luz	Manchas oculares; omatidios en el ojo compuesto de los artrópodos, bastoncillos y conos en la retina de los vertebrados

43.2 TERMORRECEPTORES

OBJETIVO DE APRENDIZAJE

3 Identificar tres funciones de los termorreceptores.

Los **termorreceptores** responden al calor y al frío. Los mosquitos, las sanguijuelas y otros artrópodos que chupan sangre usan la termorrecepción en su búsqueda de un huésped endotérmico. Algunos tienen receptores de temperatura sobre sus antenas, de modo que son sensibles a cambios de menos de 0.5°C. Por lo menos dos tipos de serpientes, las víboras y las boas, usan termorreceptores para localizar su presa (**FIGURA 43-3**).

En los mamíferos, que son endotérmicos, terminaciones nerviosas libres (y tal vez, receptores especializados) en la piel y la lengua detectan cambios de temperatura en el ambiente externo. Además, receptores de dolor detectan temperaturas extremas que representan una amenaza para el cuerpo. Los termorreceptores en el hipotálamo detectan cambios internos en la temperatura. También reciben e integran información de los receptores sobre la superficie del cuerpo. Luego, el hipotálamo inicia mecanismos homeostáticos que aseguran una temperatura corporal constante.

Repaso

- ¿Cuáles son las funciones de los termorreceptores en mosquitos, serpientes y mamíferos?

Zig Leszczynski/Animals Animals

FIGURA 43-3 Termorrecepción

El órgano en forma de orificio de la víbora bambú (*Trimeresurus stejnegeri*) es un órgano sensorial ubicado entre cada ojo y la narina. Termorreceptores en el órgano en forma de orificio pueden detectar el calor emitido por un animal endotérmico hasta una distancia de entre 1 y 2 m.

43.3 ELECTRORRECEPTORES Y RECEPTORES ELECTROMAGNÉTICOS

OBJETIVO DE APRENDIZAJE

4 Describir las funciones de los electrorreceptores y los receptores electromagnéticos.

Los **electrorreceptores** detectan diferencias en potencial eléctrico. Algunas especies depredadoras como ciertos tipos de tiburones, rayas y peces óseos detectan campos eléctricos generados en el agua por la actividad muscular de su presa. Varios grupos de peces tienen órganos eléctricos, músculos especializados o células nerviosas que emiten señales eléctricas y reciben una señal de retroalimentación. En especies que producen una corriente eléctrica débil, los electrorreceptores pueden ayudar a la navegación. Este mecanismo es particularmente útil en agua turbia, donde la visibilidad y el olfato son deficientes.

La electrorrecepción también parece importante en comunicación, por ejemplo, para reconocer a una pareja potencial. Los machos y las hembras tienen diferentes frecuencias de descarga eléctrica. Unos cuantos peces, como las anguilas eléctricas o las rayas eléctricas, tienen órganos eléctricos en sus cabezas, capaces de suministrar choques poderosos (hasta de varios cientos de volts) que aturden a la presa o a los depredadores. Señales eléctricas más débiles son emitidas continuamente como ayuda para valorar el entorno, orientarse y comunicarse.

Algunos electrorreceptores, denominados **receptores electromagnéticos**, son suficientemente sensibles para detectar el campo magnético de la Tierra. Cuando un tiburón, una raya o una mantarraya nadan a través de una de las líneas de campo magnético de la Tierra, sus receptores electromagnéticos detectan cambios que ocurren en las corrientes eléctricas. Esta información, que es integrada en el cerebro, ayuda a que el animal se oriente. Muchos otros animales, incluyendo algunos insectos, peces óseos, anfibios, reptiles, aves y unos cuantos mamíferos, también pueden detectar campos magnéticos y usar esta información para orientarse. Las aves migratorias y las tortugas marinas son ejemplos bien conocidos de animales que usan campos magnéticos para navegar (lo cual se analiza con más detalle en el capítulo 52).

Repaso

- Mencione dos funciones de los electrorreceptores.
- ¿Cuál es la función de los receptores electromagnéticos?

43.4 NOCICEPTORES

OBJETIVO DE APRENDIZAJE

5 Describir las funciones de los nociceptores e identificar los papeles del glutamato y la sustancia P.

Los receptores de dolor, denominados **nociceptores** (del latín *nocere*, "lastimar") son terminaciones nerviosas libres (dendritas) de ciertas neuronas sensoriales que se encuentran casi en cualquier tejido. Se han identificado tres tipos principales de nociceptores. Los nociceptores mecánicos responden a fuertes estímulos táctiles como cortes, trituraciones o pinchamientos. Los nociceptores térmicos responden a temperaturas extremas (temperaturas superiores a 45°C o inferiores a 5°C). Otros nociceptores responden a una variedad de estímulos dañinos, incluyendo ciertos productos químicos.

Cuando los nociceptores son estimulados, transmiten señales a través de neuronas sensoriales hacia interneuronas en la médula espinal. Las neuronas sensoriales liberan el neurotransmisor **glutamato**, así como varios neuropéptidos, incluyendo la **sustancia P**, que mejoran y prolongan la acción del glutamato. La interneurona transmite el mensaje al lado opuesto de la médula espinal y luego hacia arriba hacia el tálamo, donde empieza la percepción del dolor. Desde el tálamo se envían impulsos hacia los lóbulos parietales y varias otras regiones corticales, incluyendo áreas del sistema límbico donde se procesan los aspectos emocionales del dolor. Cuando las señales de dolor llegan al cerebro, estamos totalmente conscientes de nuestro dolor y podemos evaluar la situación.

Repaso

- ¿Cuál es la función de cada tipo de nociceptor?
- ¿Cuál es la función de la sustancia P?

43.5 MECANORRECEPTORES

OBJETIVOS DE APRENDIZAJE

6 Comparar las funciones y los mecanismos de acción de los siguientes mecanorreceptores: receptores táctiles, proprioceptores, estatocistos, células ciliadas y órganos de la línea lateral.

7 Comparar la estructura y las funciones del sáculo y el utrículo con las de los canales semicirculares para mantener el equilibrio.

8 Seguir la ruta tomada por las ondas sonoras a través de las estructuras del oído y explicar cómo funciona el órgano de Corti como un receptor auditivo.

Los **mecanorreceptores** son activados cuando cambian de forma como resultado de haber sido empujados o tirados mecánicamente. Transducen energía mecánica, permitiendo que los animales sientan, oigan y mantengan el equilibrio. Estos receptores proporcionan información sobre la forma, textura, peso y relaciones topográficas de los objetos en el ambiente externo. Algunos mecanorreceptores son extremadamente sensibles. Por ejemplo, los cocodrilos tienen receptores de presión en sus caras que pueden detectar el movimiento en el agua circundante provocado por una simple gota de agua que cae.

Ciertos mecanorreceptores permiten que un organismo mantenga su posición corporal con respecto a la gravedad (para nosotros, la cabeza arriba y los pies abajo; para un perro, el lado dorsal hacia arriba y el lado ventral hacia abajo; para un perezoso de árbol, el lado ventral hacia arriba y el lado dorsal hacia abajo). Cuando el animal no se encuentra en su posición normal, ajusta rápidamente su cuerpo para volver a asumir su orientación normal. Los mecanorreceptores envían continuamente información al SNC con respecto a la posición y los movimientos del cuerpo. Estos receptores también proporcionan información sobre la operación de órganos internos. Por ejemplo, nos informan sobre la presencia de alimento en el estómago, heces en el recto, orina en la vejiga y un feto en el útero.

Los receptores táctiles se encuentran en la piel

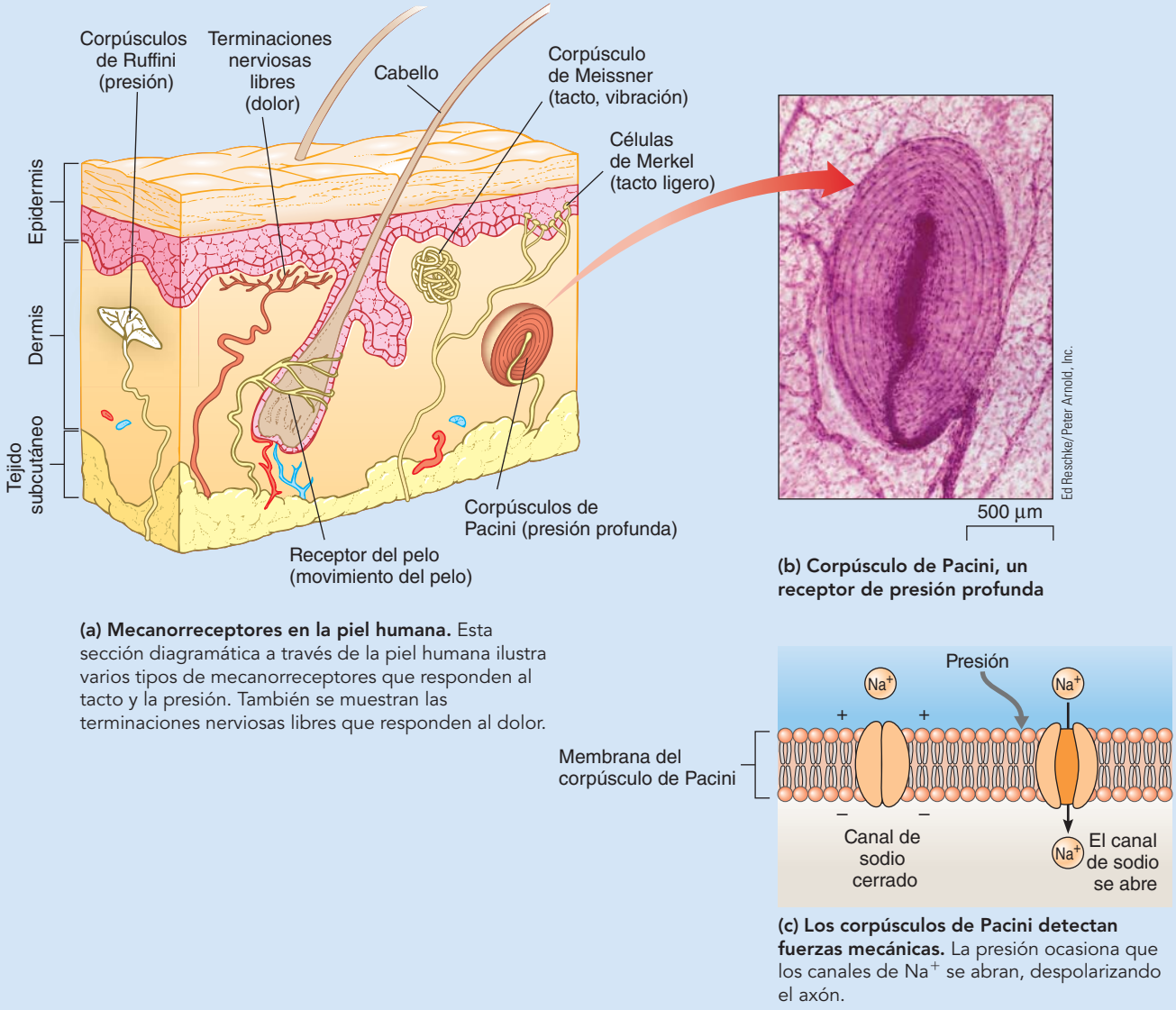
Los mecanorreceptores más simples son terminaciones nerviosas libres en la piel. Detectan tacto, presión, vibración y dolor cuando son estimu-

lados por objetos en contacto con la superficie del cuerpo. En muchos invertebrados y vertebrados, los **receptores táctiles** (tacto) están en la base de un pelo o cerda. Estos receptores pueden detectar la orientación del cuerpo en el espacio con respecto a la gravedad. También pueden detectar vibraciones en el aire y el agua, y el contacto con otros objetos. El receptor táctil es estimulado indirectamente cuando el pelo se flexiona o es desplazado. Se desarrolla un potencial de receptor, y pueden generarse algunos potenciales de acción. Este tipo de receptor responde sólo cuando el pelo se mueve. Aun cuando el pelo puede mantenerse en una posición desplazada, el receptor no es estimulado a menos que haya movimiento.

Miles de receptores táctiles especializados están localizados en la piel de los mamíferos (**FIGURA 43-4**). Las **células de Merkel** forman discos en las regiones profundas de la epidermis que se extienden hacia la dermis. Las células de Merkel son importantes para sentir tacto ligero y nos permiten distinguir entre la suavidad de la piel de un bebé, la vellosidad de un durazno o la dureza de la portada de un libro. Se adaptan lentamente, permitiéndonos saber que un objeto sigue en contacto con la piel.

Tres tipos de mecanorreceptores en la piel tienen terminaciones encapsuladas: los corpúsculos de Meissner, los corpúsculos de Ruffini y los corpúsculos de Pacini. Los **corpúsculos de Meissner**, localizados en la dermis superior, son sensibles al tacto ligero y vibración. Se adaptan rápidamente a un estímulo sostenido. Los **corpúsculos o bulbos de Ruffini**, que se ubican en la dermis, nos informan de presión pesada y continua y estiramiento de la piel. Se adaptan muy lentamente y se cree que proporcionan información sobre la posición de los dedos y la mano.

Los **corpúsculos de Pacini**, que están profundamente en la dermis, son sensibles a la presión profunda que ocasiona el movimiento rápido de los tejidos. Son especialmente sensibles a estímulos que vibran. El corpúsculo de Pacini consta de una terminación neuronal rodeada por capas concéntricas de tejido conectivo intercaladas con líquido. La compresión ocasiona el desplazamiento de las capas, lo cual estimula al axón. Inclusive si el desplazamiento es mantenido bajo compresión estable, el potencial de receptor rápidamente desciende a cero, y el potencial de acción cesa, un excelente ejemplo de adaptación sensorial.



(a) Mecanorreceptores en la piel humana. Esta sección diagramática a través de la piel humana ilustra varios tipos de mecanorreceptores que responden al tacto y la presión. También se muestran las terminaciones nerviosas libres que responden al dolor.

(b) Corpúsculo de Pacini, un receptor de presión profunda

(c) Los corpúsculos de Pacini detectan fuerzas mecánicas. La presión ocasiona que los canales de Na^+ se abran, despolarizando el axón.

FIGURA 43-4 ***Animada*** **Receptores sensoriales en piel humana**

Los proprioceptores ayudan a coordinar el movimiento muscular

Los **proprioceptores** ayudan a que los animales mantengan sus relaciones posturales: la posición de una parte del cuerpo con respecto a otra. Ubicados dentro de los músculos, tendones y articulaciones, los proprioceptores responden continuamente a la tensión y al movimiento. Con su entrada continua, un animal puede percibir las posiciones de sus brazos, piernas, cabeza y otras partes del cuerpo, junto con la orientación de su cuerpo como un todo. Esta información es esencial para todas las formas de locomoción y para todos los movimientos coordinados y calificados, desde girar un capullo hasta completar un clavado de una vuelta y media con giro hacia atrás. Con ayuda de los proprioceptores, es posible realizar actividades como vestirnos o tocar piano inclusive en la oscuridad.

Los vertebrados tienen tres tipos de proprioceptores principales: **husos musculares**, que detectan el movimiento de los músculos (**FIGURA 43-5**); **órganos tendinosos de Golgi**, que responden a la tensión en músculos que se contraen y los tendones que sujetan el músculo con el hueso; y **receptores articulares**, que detectan movimiento en los ligamentos. Los impulsos de los proprioceptores ayudan a coordinar las contracciones de los varios músculos diferentes que podrían estar implicados en un solo movimiento. Sin tales receptores, sería imposible realizar actos complicados calificados. Los proprioceptores también son importantes para mantener el equilibrio.

Los proprioceptores son probablemente más numerosos y están más continuamente activos que cualquier otro receptor sensorial, aunque estamos menos conscientes de ellos que de la mayoría de los otros. En tanto el estímulo esté presente, los potenciales de receptor son mantenidos (aunque no a magnitud constante) y los potenciales de acción continúan siendo generados. Los proprioceptores envían señales de manera continua para informar al cerebro sobre la posición.

El huso muscular de los mamíferos, uno de los más versátiles receptores de estiramiento, ayuda a mantener al tono muscular. Se trata de un haz de fibras musculares especializadas, con una región central rodeada por terminaciones neuronales sensoriales. Estas neuronas continúan transmitiendo señales durante un período prolongado en proporción al grado de estiramiento.

Muchos invertebrados tienen receptores de la gravedad denominados estatocistos

Muchos invertebrados –desde la medusa hasta el bagre– tienen receptores de la gravedad denominados **estatocistos** (**FIGURA 43-6**). Los estatocistos son los órganos más simples del equilibrio. Un estatocisto es básicamente un repliegue de la epidermis revestido con células receptoras, denominadas *células ciliadas sensoriales*. Estas células ciliadas están equipadas con pelos sensoriales (no cabellos verdaderos). La cavidad contiene uno o más **estatolitos**, gránulos diminutos de granos de arena sueltos o carbonato de calcio mantenidos unidos por un material adhesivo secretado por las células del estatocisto. Normalmente, las partículas son atraídas por la gravedad y estimulan las células ciliadas sensoriales.

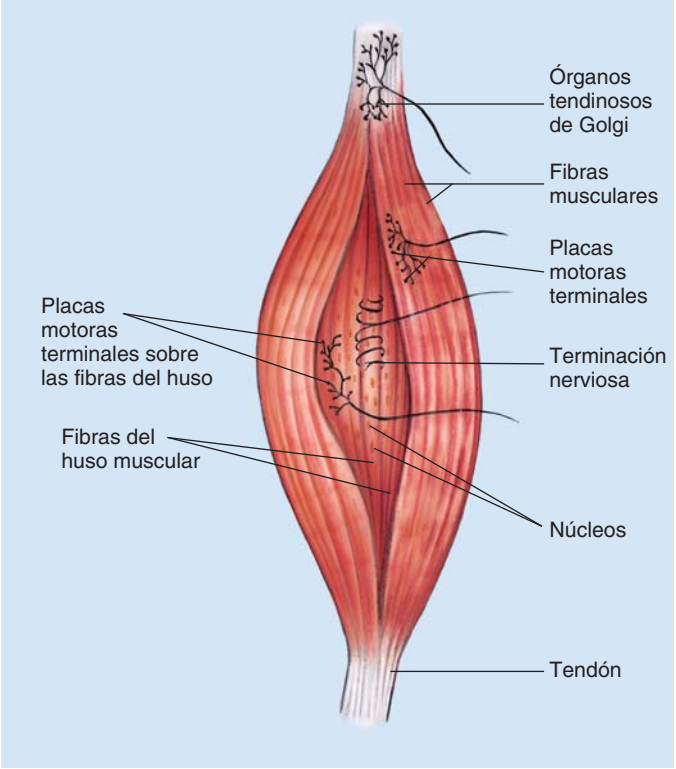


FIGURA 43-5 Proprioceptores
Los husos musculares detectan el movimiento del músculo. Un huso muscular consta de un haz elongado de fibras musculares especializadas. Los órganos tendinosos de Golgi responden a la tensión en los músculos y sus tendones asociados.

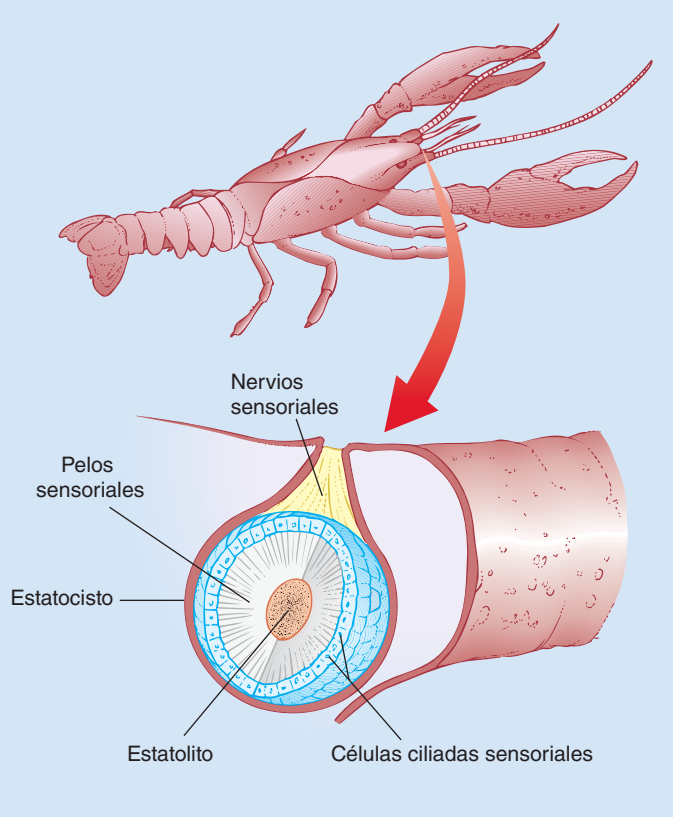


FIGURA 43-6 Un estatocisto
Muchos invertebrados tienen estatocistos, receptores que detectan a fuerza gravitacional y proporcionan información sobre la orientación del cuerpo con respecto a la gravedad.

Cuando el animal cambia de posición, el estatocisto se inclina y el estatolito se mueve en la misma dirección. Este movimiento flexiona los pelos sensoriales. Cada célula ciliada sensorial responde al máximo cuando el animal está en una posición particular con respecto a la gravedad. El desplazamiento mecánico resulta en potenciales de receptor y potenciales de acción que informan al SNC del cambio en posición. Al "saber" cuáles células sensoriales están activándose, el animal sabe dónde está "abajo" y puede corregir cualquier orientación anormal.

En un experimento clásico, la función del estatocisto fue demostrada al sustituir con limaduras de hierro los granos de arena en los estatocistos de un langostino. La fuerza de gravedad fue superada al mantener imanes por arriba de los animales. Las limaduras de hierro fueron atraídas hacia arriba por los imanes, y el langostino empezó a nadar al revés en respuesta a la nueva información proporcionada por sus receptores de la fuerza de gravedad.

Las células ciliadas están caracterizadas por estereocilios

Las **células ciliadas** de los vertebrados son mecanorreceptores que detectan movimiento. Son los detectores sensoriales, ubicados en la línea lateral de los peces, que detectan movimientos en el agua (**FIGURA 43-7**). Las células ciliadas también ayudan a mantener la posición y el equilibrio, y son importantes para la audición.

La superficie de una célula ciliada de un vertebrado suele ser un único **quinocilio** largo y muchos otros **estereocilios**, proyecciones semejantes a cabello que crecen en longitud de un lado de la célula ciliar al otro (vea la figura 43-7c). Un quinocilio es un cilio verdadero con un arreglo 9 + 2 de microtúbulos (vea el capítulo 4). Por el contrario, los estereocilios no son cilios verdaderos. Son microvellosidades que contienen filamentos de actina.

La estimulación mecánica de los estereocilios provoca cambios de tensión. La estimulación mecánica en una dirección ocasiona despolarización y liberación de neurotransmisor, mientras la estimulación mecánica en la dirección opuesta resulta en hiperpolarización. No obstante, las células ciliares carecen de axones y no producen sus propios potenciales de acción. Más bien, liberan neurotransmisor que despolariza neuronas asociadas.

Los órganos de la línea lateral complementan la visión en los peces

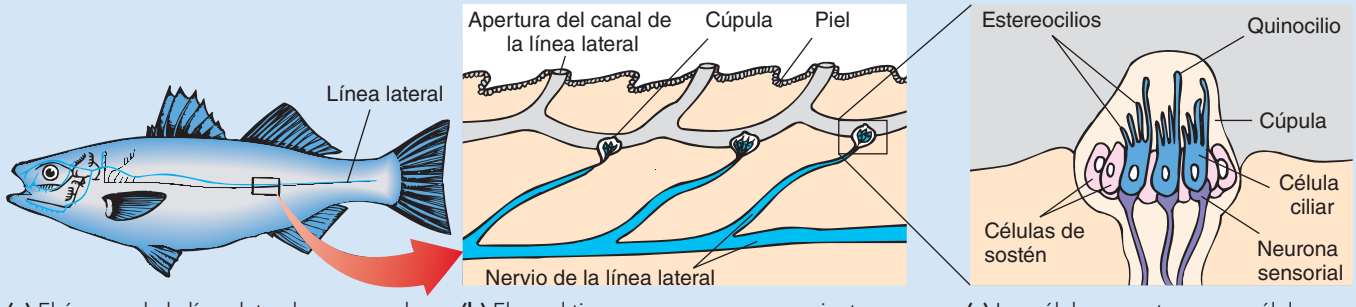
Los **órganos de la línea lateral** de los peces y anfibios acuáticos detectan vibraciones en el agua. Informan al animal sobre obstáculos en su camino y de objetos en movimiento como presas, enemigos y otros peces de su clase. Por lo general, el órgano de la línea lateral es un largo canal que sigue la longitud del cuerpo y continúa hacia la cabeza. El canal está revestido por células ciliares sensoriales. Las puntas de los estereocilios están encerradas por una **cúpula**, una masa de materia gelatinosa secretada por las células ciliares.

Ondas de presión, corrientes e inclusive ligeros movimientos en el agua producen vibraciones en el órgano de la línea lateral. Cuando el agua mueve la cúpula, los estereocilios se flexionan. Esto cambia el potencial de membrana de las células ciliares, que entonces pueden liberar el neurotransmisor. Si una neurona sensorial asociada es estimulada lo suficiente, un potencial de acción puede ser enviado al SNC.

El aparato vestibular mantiene el equilibrio

Cuando usted piensa en el oído, tal vez piensa en la audición. No obstante, en los vertebrados su principal función es ayudar a mantener el equilibrio. Muchos vertebrados carecen de oído externo o medio, pero todos tienen oído interno (**FIGURA 43-8**). El **oído interno** de los mamíferos incluye órganos del equilibrio equipados con células ciliares que detectan la posición del cuerpo con respecto a la fuerza de gravedad.

El oído interno es un grupo de canales y sacos interconectados, denominado **laberinto**, que incluye un laberinto membranoso que se ajusta dentro de un laberinto óseo. En los mamíferos, el laberinto membranoso contiene dos cámaras parecidas a sacos –el **sáculo** y el **utrículo**–, así como tres **canales semicirculares**. En conjunto, el sáculo, el utrículo y los tres canales semicirculares se denominan **aparato vestibular** (vea la figura 43-8b). La destrucción de estos órganos conduce a una pérdida considerable del sentido del equilibrio. Una paloma cuyo aparato vestibular haya sido destruido no puede volar, aunque con el tiempo puede volver a aprender cómo mantener el equilibrio al usar estímulos visuales.

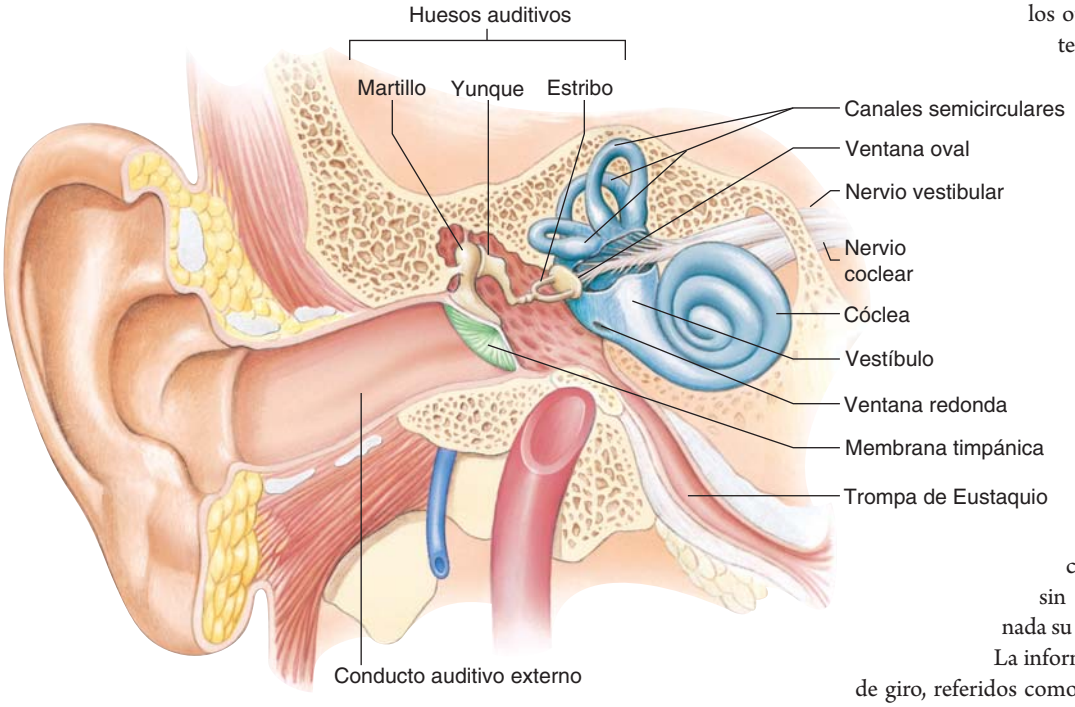


(a) El órgano de la línea lateral es un canal que se extiende a lo largo del cuerpo.

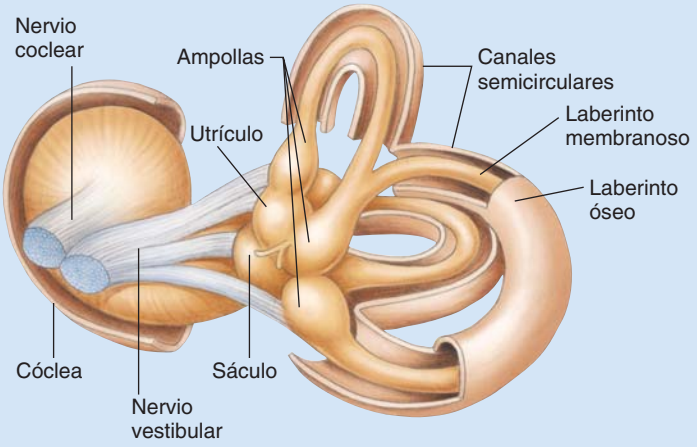
(b) El canal tiene numerosos agrupamientos de células ciliares y aperturas hacia el ambiente externo.

(c) Las células receptoras son células ciliares. Cada célula ciliar tiene un estereocilio y un quinocilio que están cubiertos por una cúpula gelatinosa. Las células ciliares responden a ondas, corrientes y otras perturbaciones en el agua.

FIGURA 43-7 Órganos de la línea lateral de peces
Esos mecanorreceptores detectan vibraciones en el agua, informando al pez sobre obstáculos u objetos en movimiento.



(a) Estructura del oído humano, vista anterior.



(b) El aparato vestibular. El sáculo, el utrículo y los canales semicirculares juntos constituyen el aparato vestibular. El utrículo y el sáculo se ven mejor en la vista posterior aquí mostrada.

FIGURA 43-8 ***Animada*** **El oído humano; audición y equilibrio**

Las células sensoriales del sáculo y el utrículo son células ciliares semejantes a las del órgano de la línea lateral (**FIGURA 43-9**). Los estereocilios que se proyectan desde las células ciliares están cubiertos por una cúpula gelatinosa donde están incrustadas piedras de carbonato de calcio del oído, denominadas **otolitos**. Las células ciliares en el sáculo y el utrículo están en planos diferentes.

Normalmente, la fuerza de gravedad hace que los otolitos presionen contra los estereocilios, estimulándolos para iniciar impulsos. Las neuronas sensoriales en las bases de las células ciliares transmiten estas señales al cerebro. Cuando la cabeza está inclinada o sujeta a aceleración lineal (velocidad creciente cuando el cuerpo se mueve en línea recta), los otolitos presionan sobre los estereocilios de células diferentes, flexionándolos. La deflexión de los estereocilios hacia el quinocilio despolariza la célula ciliar. La deflexión en la dirección opuesta hiperpolariza la célula ciliar. Así, dependiendo de la dirección de movimiento, las células ciliares liberan más o menos neurotransmisor. El cerebro interpreta los mensajes neuronales, de modo que el animal está consciente de toda la posición de su cuerpo con respecto al suelo, sin importar cómo está posicionada su cabeza.

La información sobre los movimientos de giro, referidos como aceleración angular, es suministrada por los tres canales semicirculares. Cada canal, un anillo hueco conectado con el utrículo, forma ángulos rectos con los otros dos y está lleno de un líquido denominado **endolinfa**. En una de las aperturas de cada canal hacia el utrículo hay una pequeña ampliación en forma de bulbo, la **ampolla**. Dentro de cada ampolla hay un grupo de células ciliares denominado **cresta**, semejante a los grupos de células ciliares en el utrículo y el sáculo. No hay otolitos presentes. Los estereocilios de las células ciliares de las cristas son estimulados por movimientos de la endolinfa en los canales (**FIGURA 43-10** en la página 922).

Cuando se gira la cabeza, hay un retraso en el movimiento del líquido dentro de los canales. Los estereocilios se mueven en relación con el líquido y son estimulados por su flujo. Esta estimulación produce no sólo la conciencia de la rotación sino también ciertos movimientos reflejos en respuesta a ella. Estos reflejos ocasionan que los ojos y la cabeza se muevan en dirección opuesta a la de la rotación original. Puesto que los tres canales están en tres planos diferentes, el movimiento de la cabeza en cualquier dirección estimula el movimiento del líquido en por lo menos uno de los canales.

Los humanos estamos acostumbrados a los movimientos en el plano horizontal pero no a movimientos verticales (paralelos al eje largo del cuerpo erecto). El movimiento de un elevador o el cabeceo de un barco en un mar agitado estimulan a los canales semicirculares de manera rara y pueden ocasionar mareo o cinetosis, resultando en náuseas o vómito. Cuando una persona mareada se acuesta, el movimiento estimula los canales semicirculares de una manera más conocida y es menos probable que se presente náusea.

Los receptores auditivos están localizados en la cóclea

Muchos artrópodos y la mayoría de los vertebrados poseen receptores de sonido, aunque para muchos de ellos el hecho de oír no parece ser una prioridad sensorial. Es importante en tetrápodos, sin embargo, y

PUNTO CLAVE El sáculo y el utrículo detectan cambios en la posición de la cabeza con respecto a la gravedad, así como cambios en la velocidad de movimiento cuando la cabeza se mueve en línea recta.

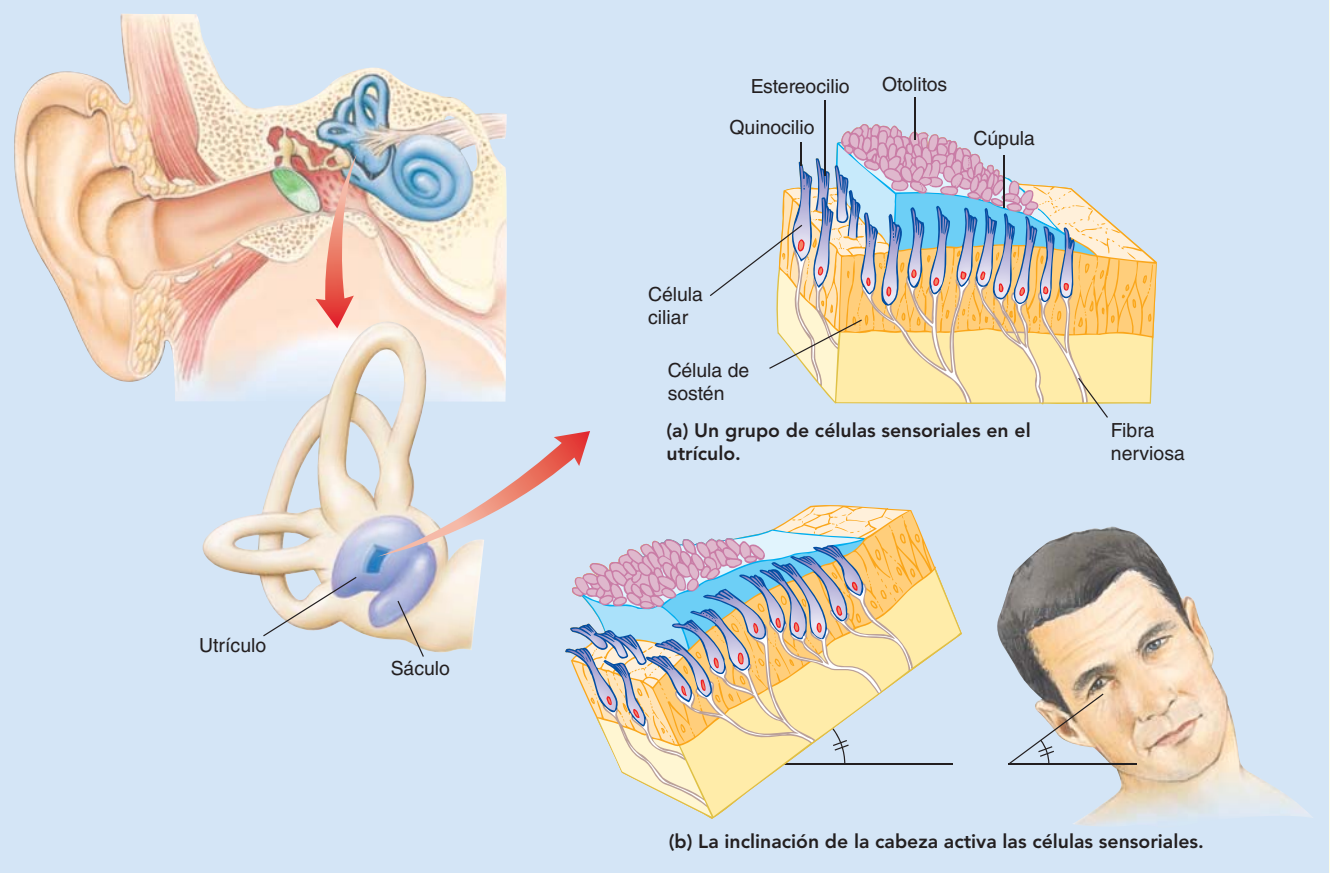


FIGURA 43-9 ***Animada*** **El sáculo y el utrículo: manteniendo el equilibrio**

El sáculo y el utrículo detectan la aceleración lineal, permitiendo saber la posición con respecto al suelo. Compare las posiciones de los otolitos y las células ciliares en **(a)** con las de **(b)**. Cambios en la posición de la cabeza hacen que la fuerza de gravedad distorsione la cúpula, que a su vez distorsiona los estereocilios de las células ciliares. Las células ciliares responden al liberar neurotransmisores. A lo largo del nervio vestibulococlear se transmiten estímulos hacia el cerebro.

tanto las aves como los mamíferos poseen un sentido altamente desarrollado del oído. Sus receptores auditivos, localizados en la **cóclea** del oído interno, contienen células ciliares mecanorreceptoras que detectan ondas de presión.

La cóclea es un tubo espiral parecido a la concha de un caracol (**FIGURA 43-11**). Si la cóclea estuviese desenrollada, se vería que consta de tres canales separados entre sí por membranas delgadas. Los canales casi coinciden en un punto en el ápice. Dos de estos canales, el **canal vestibular** y el **canal timpánico**, se conectan en el ápice de la cóclea y están llenos de un líquido denominado **perilinfa**. El canal central, el **conducto coclear**, está lleno de endolinfa y contiene el órgano auditivo, el **órgano de Corti**.

Cada órgano de Corti contiene alrededor de 18,000 células ciliares, en líneas que se extienden a lo largo de la cóclea enrollada. Los estereocilios de cada célula ciliar se extienden hacia el conducto coclear. Las células ciliares están sobre la **membrana basilar**, que separa el conducto coclear del canal timpánico. Otra membrana, la **membrana tectoria**, es voladiza y está en contacto con las células ciliares.

Las ondas sonoras son amplificadas en el oído medio

En vertebrados terrestres, las ondas sonoras en el aire son transformadas en ondas de presión en el fluido coclear. En el oído humano, por ejemplo, las ondas sonoras pasan a través del **canal auditivo externo** y hacen vibrar la **membrana timpánica**, o tímpano, que separa el oído externo del oído medio. Las vibraciones son transmitidas a través del oído medio por tres huesos diminutos: el **martillo**, el **yunque** y el **estribo**, así denominados debido a su forma. El martillo está en contacto con el tímpano, y el estribo está en contacto con una delgada región membranosa de la cóclea denominada **ventana oval**. La **trompa de Eustaquio**, que conecta el oído medio con la faringe (región de la garganta), ayuda a igualar la presión entre el oído medio y la atmósfera.

El martillo, el yunque y el estribo actúan como tres palancas interconectadas que amplifican vibraciones. Un pequeño movimiento en el martillo produce un mayor movimiento en el yunque y un movimiento mucho mayor en el estribo. Las vibraciones pasan por la ventana oval hacia la perilinfa en el canal vestibular. Si las ondas sonoras fuesen conducidas directamente del aire a la ventana oval, se perdería mucha energía. El oído medio funciona para acoplar las ondas sonoras en el aire con las ondas de presión conducidas a través del fluido en la cóclea.

Puesto que los líquidos son incompresibles, la ventana oval no puede causar movimiento del líquido en el canal vestibular si no hubiese una válvula de escape para la presión. Esta válvula es proporcionada por la **ventana redonda** membranosa al final del canal timpánico. La onda de presión presiona sobre las membranas que separan los tres conductos, y es transmitida hacia el canal timpánico. La onda de presión hace que la ventana redonda se abulte. Los movimientos de la membrana basilar producidos por estas pulsaciones hacen que los estereocilios del órgano de Corti se froten contra la membrana tectoria suprayacente.

Los estereocilios son flexionados por su contacto con la membrana tectoria. Como resultado, los canales iónicos en la membrana plasmática de las células ciliares se abren. Los iones de calcio se mueven hacia la célula ciliar, provocando la liberación de *glutamato*. Este neurotransmisor se une a receptores sobre neuronas sensoriales que establecen sinapsis con cada célula ciliar, conduciendo a la despolarización de estas neuronas sensoriales. Los axones de las neuronas sensoriales se unen para formar el **nervio coclear**, un componente del nervio vestibulococlear (nervio craneal VIII; también denominado *nervio auditivo*). Podemos resumir la secuencia de eventos implicados en la audición como sigue:

las ondas sonoras entran al canal auditivo externo ⟶ la membrana timpánica vibra ⟶ el martillo, el yunque y el estribo amplifican las vibraciones ⟶ La ventana oval vibra ⟶ las vibraciones son conducidas a través del fluido ⟶ la membrana basilar vibra ⟶ las células ciliares en el órgano de Corti son estimuladas ⟶ el nervio coclear transmite impulsos al cerebro

PUNTO CLAVE

Los canales semicirculares detectan la aceleración o desaceleración angular de la cabeza (cambios en la posición de la cabeza cuando se le hace girar).

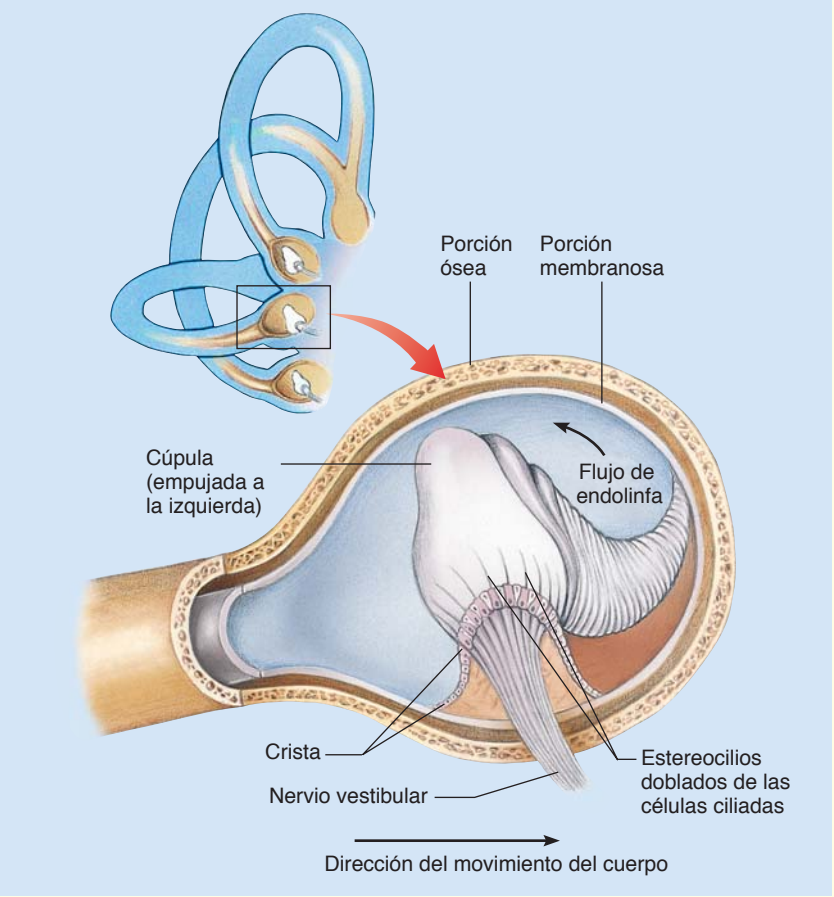


FIGURA 43-10 Canales semicirculares y equilibrio

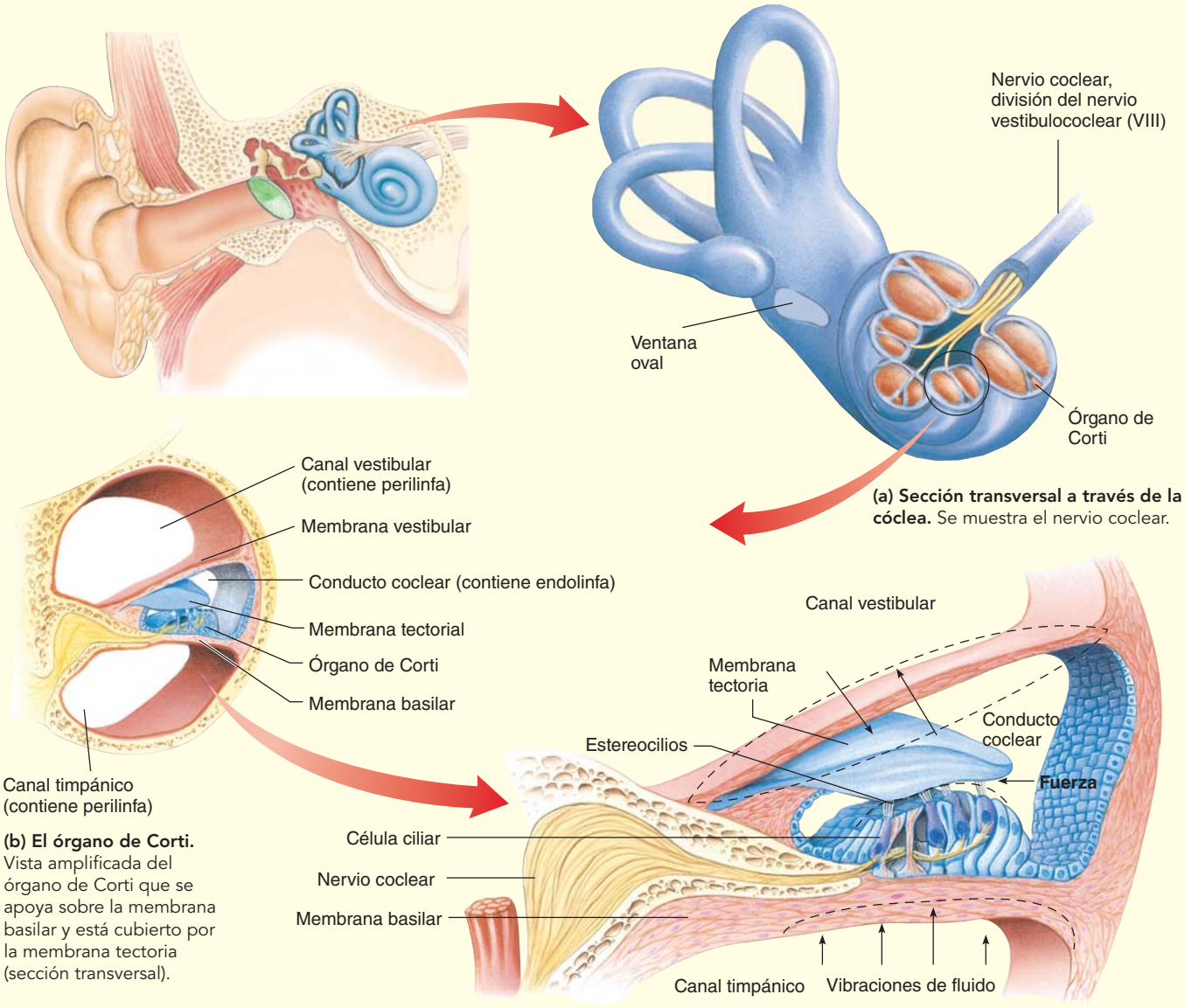
Cuando la cabeza cambia su sentido de rotación, la endolinfa dentro de la ampolla del canal semicircular distorsiona la cúpula. Los estereocilios de las células ciliares se flexionan, aumentando la frecuencia de potenciales de acción en las neuronas sensoriales. La información es transmitida al cerebro vía el nervio vestibular.

Los sonidos difieren en tono, intensidad y calidad del tono

El **tono** depende de la frecuencia de las ondas sonoras, o número de vibraciones por segundo, y se expresa como hertz (Hz). Las vibraciones de baja frecuencia resultan en la sensación de un tono bajo, mientras las de alta frecuencia dan la sensación de un tono alto. Los sonidos de una frecuencia dada establecen ondas de resonancia en el fluido coclear que provocan la vibración en una sección particular de la membrana basilar. Las altas frecuencias son detectadas por células ciliares ubicadas cerca de la base de la cóclea, mientras que las bajas frecuencias son detectadas por células ciliares cerca del ápice de la cóclea. El cerebro infiere el tono de un sonido a partir de las células ciliares particulares que son estimuladas.

El oído humano típicamente registra frecuencias sonoras entre alrededor de 20 y 20,000 Hz (lo que también se expresa como 20 kilohertz) y es más sensible a sonidos entre 1000 y 4000 Hz (**FIGURA 43-12** en la página 924). Al comparar la energía de ondas sonoras audibles con la energía de ondas de luz visible, el oído es diez veces más sensible que el ojo. Los perros pueden oír sonidos hasta 40,000 Hz, y los murciélagos pueden detectar frecuencias tan altas como 100,000 Hz.

PUNTO CLAVE Las células ciliares en el órgano de Corti en la cóclea son los receptores para la audición.



(a) Sección transversal a través de la cóclea. Se muestra el nervio coclear.

(b) El órgano de Corti. Vista amplificada del órgano de Corti que se apoya sobre la membrana basilar y está cubierto por la membrana tectoria (sección transversal).

(c) Cómo trabaja el órgano de Corti. Las vibraciones transmitidas por el martillo, el yunque y el estribo mueven el fluido en el canal timpánico. Estas vibraciones (*líneas punteadas*) son transmitidas a la membrana basilar. A medida que la membrana vibra, las células ciliares del órgano de Corti se frotan contra la membrana tectorial suprayacente. Esta estimulación despolariza las células ciliares, generando potenciales de acción en las neuronas sensoriales del nervio coclear.

FIGURA 43-11 La cóclea, órgano de la audición

Los sonidos altos producen ondas de resonancia de mayor amplitud (altura). Las células ciliares son estimuladas más intensamente, y el nervio coclear transmite un mayor número de impulsos por segundo. Las variaciones en la calidad del tono, o timbre, como cuando un oboe, una trompeta y un violín tocan la misma nota, dependen del número y tipos de sobretonos, o armónicos, producidos. Muchas células ciliares a lo largo de la membrana basilar son estimuladas y vibran simultáneamente, además de la vibración principal común a los tres instrumentos. Así, las diferencias en la calidad del tono son reconocidas en el patrón de las células ciliares estimuladas.

La sordera puede ser ocasionada por daño o malformación del mecanismo transmisor de sonido del oído externo, medio o interno o del mecanismo de percepción de sonido del oído interno. Neuronas eferentes del tronco encefálico protegen las células ciliares del órgano de

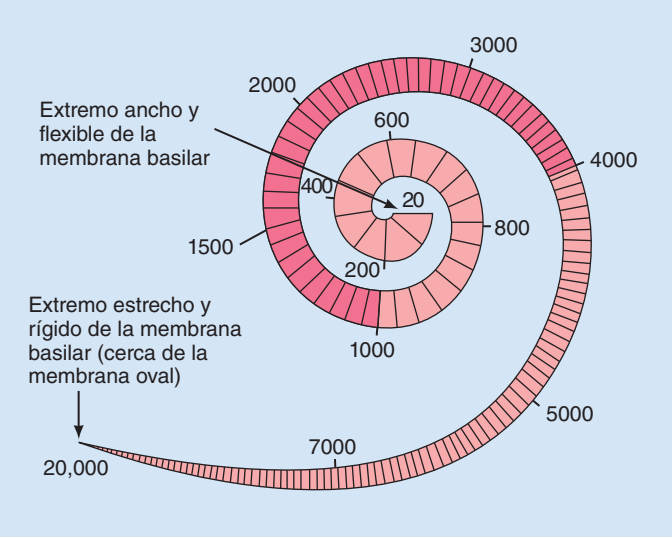


FIGURA 43-12 **Distinguiendo el tono**
Aquí la membrana basilar se muestra enrollada como estaría dentro de la cóclea. Varias partes de la membrana basilar vibran en respuesta a frecuencias específicas. El extremo estrecho y rígido de la membrana basilar responde a frecuencias más altas, mientras que el extremo ancho y flexible responde a frecuencias más bajas. El tono depende de la frecuencia de las ondas sonoras expresada en hertz (Hz). El oído humano es más sensible a sonidos entre 1000 y 4000 Hz (*color más oscuro*).

Corti al amortiguar su respuesta. Aun así, la exposición a sonidos de alta intensidad, como una música muy amplificada, daña las células ciliares en el órgano de Corti.

Repaso

- ¿Cuáles receptores sensoriales le permiten realizar acciones como vestirse o encontrar su camino hacia la cama en la oscuridad?
- ¿Cómo trabajan las células ciliares?
- ¿Qué son los otolitos y cuál es su papel en el mantenimiento del equilibrio?
- ¿Cuál es la secuencia de eventos implicada en la audición?

43.6 QUIMIORRECEPTORES

OBJETIVO DE APRENDIZAJE

9 Comparar la estructura y función de los receptores del gusto y el olfato, y describir la función del órgano vomeronasal.

Dos tipos altamente sensibles de **quimiorreceptores** han evolucionado para la **gustación**, o gusto, y la **olfación**. Estos sentidos químicos, que se encuentran en todo el reino animal, permiten a los animales detectar sustancias químicas en la comida, el agua y el aire. La evaluación de estas señales químicas permite que los animales encuentren alimento y pareja, y eviten depredadores. Los miembros de la misma especie usan quimiorreceptores para comunicarse sobre estas cuestiones críticas.

Para los vertebrados terrestres, el sentido del olfato implica sustancias gaseosas que llegan a receptores olfatorios a través del aire. El sentido del gusto depende de materiales disueltos en agua (o saliva) en la boca.

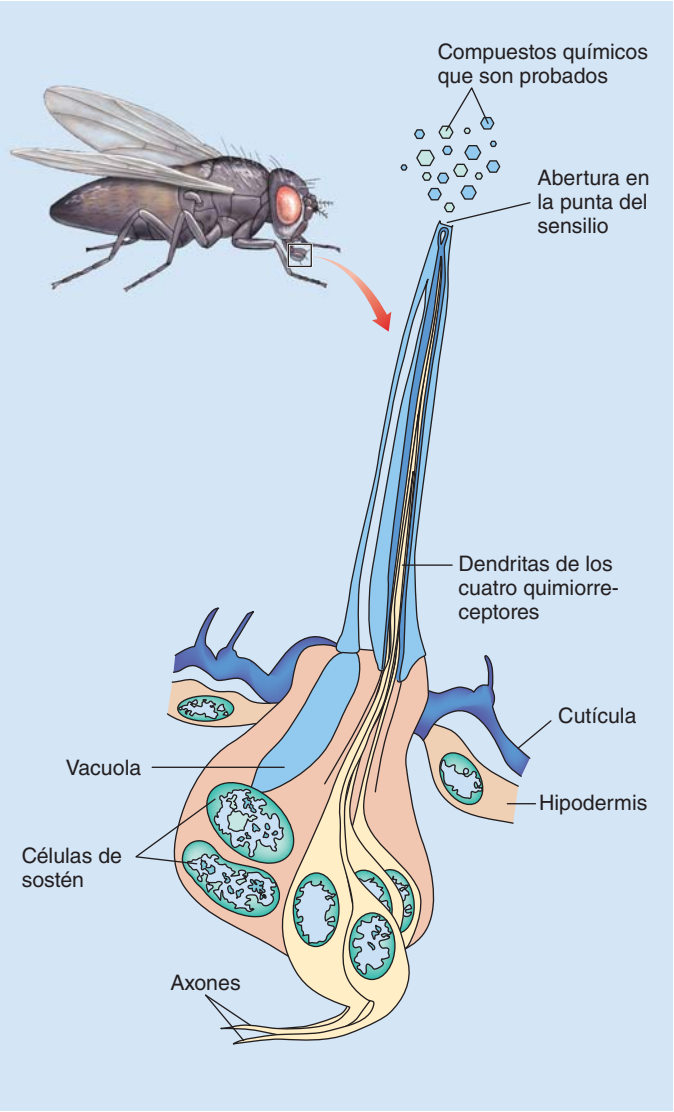
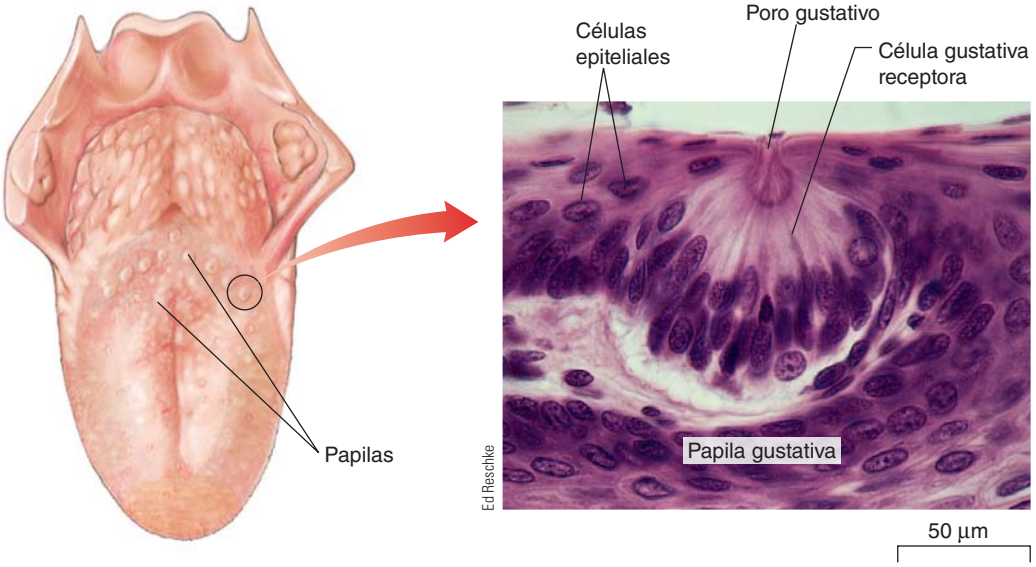


FIGURA 43-13 **Receptor del sabor de un insecto**
Los insectos responden a una amplia variedad de sustancias químicas que se encuentran en los alimentos. Cada sensilio en el moscardón contiene cuatro quimiorreceptores. Las dendritas se extienden hasta una abertura en la punta de las papilas gustativas. El otro extremo de cada quimiorreceptor es un axón que transmite señales sensoriales al cerebro.

Para animales acuáticos, estas distinciones se desdibujan. El bagre, ¿huele o prueba el agua?

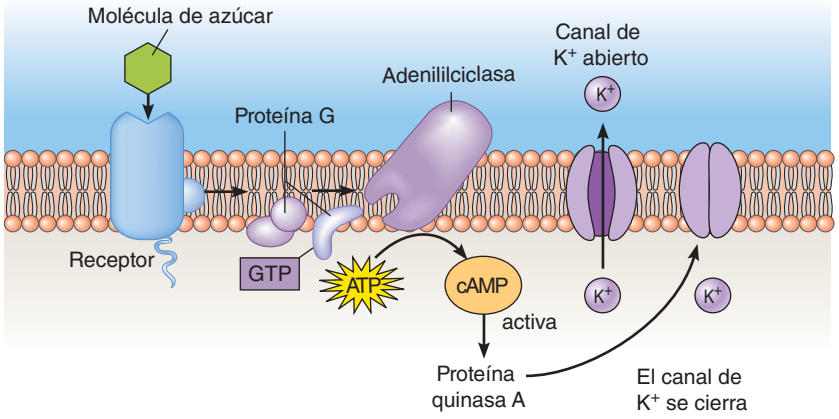
Los órganos del gusto y olfato en insectos son cilios sensoriales o pelos denominados **sensilios**. Los sensilios olfatorios suelen encontrarse en las antenas. En algunos insectos, incluyendo hormigas, abejas y avispas, los sensilios gustativos también están localizados en las antenas. Los sensilios gustativos suelen proyectarse desde partes de la boca. En mariposas y moscas, también pueden proyectarse desde el extremo de la pata.

En la mosca azul, cada sensilio contiene cuatro quimiorreceptores (**FIGURA 43-13**). Las dendritas de cada célula se extienden a una apertura en la punta, y axones transmiten señales sensoriales al cerebro. Descubrimientos recientes sugieren que los insectos pueden distinguir entre varios gustos amargos más precisamente que los mamíferos. Esta habi-



(a) Localización de las papilas gustativas. Las papilas gustativas están concentradas en las papilas que cubren la superficie de la lengua.

(b) Micrografía de una papila gustativa. Cada papila gustativa es una cápsula epitelial que contiene varias células receptoras gustativas. Una sola célula gustativa receptora puede responder a más de una categoría de gusto.



1. La molécula de azúcar se une con el receptor en la membrana plasmática de la célula receptora gustativa.
2. La proteína G se activa, y activa la adenililciclasa.
3. El ATP se convierte en AMP cíclico (AMPc).
4. El AMP cíclico activa una proteína quinasa que cierra los canales de K^+.

(c) Degustación de alimentos dulces. Una molécula de azúcar activa un proceso de transducción de la señal que conduce a un incremento de K^+ en la célula. La membrana se vuelve despolarizada, resultando en potenciales de acción en neuronas sensoriales.

FIGURA 43-14 ***Animada*** **Quimiorrecepción: gusto**

lidad es importante para discriminar gustos asociados con alimentos en mal estado, llenos de bacterias o toxinas.

Los receptores gustativos detectan moléculas de alimento disueltas

Así como acaba de describirse para los insectos, la habilidad para discriminar entre gustos posee un valor de supervivencia. Los venenos suelen ser amargos. Por el contrario, los alimentos con alto valor calórico a menudo saben dulces. Los mamíferos detectan el gusto con **papilas gustativas** localizadas en la boca. En los humanos, las papilas gustativas o papilas se encuentran principalmente en elevaciones minúsculas, en la lengua. Cada una de las aproximadamente 10,000 papilas gustativas es una cápsula epitelial ovalada que contiene alrededor de 50 células receptoras gustativas intercaladas con células de sostén (**FIGURA 43-14**). Las células receptoras gustativas son reemplazadas casi cada 10 días. Una neurona sensorial puede inervar varias papilas gustativas.

La membrana plasmática en la punta de cada célula gustativa receptora tiene microvellosidades que se extienden hacia un poro gustativo sobre la superficie de la lengua, donde son bañadas en saliva. Los receptores gustativos detectan sustancias químicas disueltas en saliva. Ciertas moléculas, como las que se perciben como dulces, activan un proceso de transducción de la señal que implica una proteína G (vea la figura 43-14c). De acuerdo con un modelo, la actividad de la adenilciclasa se incrementa, elevando los niveles de AMP cíclico. Se activa una proteína quinasa que fosforiliza y cierra los canales de K^+. Esta disminución en la permeabilidad del K^+ establece un potencial de receptor despolarizante. Luego se generan potenciales de acción en neuronas sensoriales que establecen sinapsis con la célula gustativa receptora. Un segundo modelo propone una vía que implica IP_3, lo cual conduce a la apertura de canales de Ca^{2+} (vea el capítulo 6). Cuando el Ca^{2+} penetra en la célula, también despolariza la célula gustativa.

Tradicionalmente se han identificado cuatro sabores básicos: dulce, agrio, salado y amargo. Recientemente se agregó un quinto sabor: umami, que es un sabor gustoso, o cárnico, es estimulado por el glutamato. El umami fue sugerido como sabor básico en 1908 por el fisiólogo japonés Kikunae Ikeda. En 1908, Ikeda identificó el glutamato como el componente que activa el gusto. Umami es responsable del olor agradable de ciertos quesos añejos, la salsa de soya, las anchoas y algunos tipos de mariscos. Se han propuesto sabores adicionales básicos, incluyendo el *graso*, que es estimulado por ácidos grasos.

El sabor depende de los cuatro o cinco gustos básicos en combinación con el olfato, la textura y la temperatura. El olfato afecta el sabor porque los olores pasan de la cámara nasal a la boca. Sin duda usted ya ha observado que cuando su nariz está congestionada, parece que los alimentos tienen poco "gusto". Las papilas gustativas no se ven afectadas, pero el bloqueo de los pasajes nasales reduce severamente la participación de la recepción olfatoria en la sensación compuesta del sabor.

El conocimiento del componente genético del gusto puede seguirse hasta 1931 cuando Arthur L. Fox, un químico en la DuPont Company, sintetizó un compuesto denominado *feniltiocarbamida* (*PTC* por sus siglas en inglés). Algo de PTC dispersa en el aire fue inhalada por uno de sus colegas, que experimentó que era bastante amarga. Debido a que Fox mismo no podía percibirla, éste quedó intrigado y solicitó a otras personas que lo hicieran. Fox encontró que alrededor de 25% de las personas no eran catadores. Todos los demás experimentaron que la PTC era amarga. Investigaciones adicionales mostraron que la habilidad para percibir la PTC se hereda como un rasgo dominante.

Desde entonces, los investigadores del gusto han encontrado que algunos catadores son especialmente sensibles a gustos amargos. De hecho, alrededor de 25% de la población en Estados Unidos son supercatadores, 50% son catadores regulares, y 25% son no catadores. Los supercatadores tienden a evitar frutas y verduras que saben amargo, como brócoli, coles de Bruselas y col. Esto puede ser un problema porque estos alimentos contienen flavonoides y otros compuestos que pueden proteger contra el cáncer. El hecho de continuar con las investigaciones de preferencias de gusto y sus consecuencias nutricionales puede llevar a un enfoque más efectivo para mejorar la nutrición y a una mejor comprensión de la importancia relativa de la genética y el aprendizaje en la selección de alimentos.

El epitelio olfatorio es responsable del sentido del olfato

La mayoría de los invertebrados dependen del olfato, la detección de olores, como su primera modalidad sensorial. Descubrimientos recientes indican que los mecanismos para la quimiorrecepción se han conservado bastante en todo el reino animal.

En vertebrados terrestres, el olfato ocurre en el epitelio nasal. En los humanos, el **epitelio olfatorio** se encuentra en el techo de la cavidad nasal (**FIGURA 43-15**). Contiene alrededor de 100 millones de células receptoras olfatorias con puntas ciliadas. Estos largos cilios inmóviles se extienden hacia una capa de moco sobre la superficie epitelial del pasaje nasal. Moléculas receptoras sobre los cilios se unen con compuestos disueltos en el moco. El otro extremo de cada célula receptora olfatoria es un axón que se proyecta directamente al cerebro. Estos axones forman el **nervio olfatorio** (nervio craneal I), que se extiende hacia el bulbo olfatorio en el cerebro. A partir de ahí, la información es transmitida a la **corteza olfatoria**, que está en el sistema límbico. (Recuerde que el sistema límbico también está asociado con el comportamiento emocional. Los olores a menudo son asociados con sentimientos y recuerdos).

Cuando un *odorante*, una molécula que puede ser olida, se une con un receptor sobre un cilio de una célula receptora olfatoria, se inicia un proceso de transducción de la señal (vea la figura 43-15c). Se activa una proteína G, el cual lleva a la síntesis de AMP cíclico, y abre canales bloqueados no específicos en la membrana plasmática. Estos canales permiten que Na^+ y otros cationes penetren en la célula, provocando despolarización; éste es el potencial de receptor. El número de moléculas olorosas determina la intensidad, que a su vez determina la magnitud del potencial de receptor.

Proyectos del genoma indican que los mamíferos tienen alrededor de 1000 genes que codifican 1000 tipos de receptores olfatorios. No obstante, los humanos tienen sólo alrededor de 350 genes olfativos funcionales. Los humanos pueden detectar por lo menos siete grupos de olores; alcanfor, almizclado, floral, menta, éter, acre y pútrido. Cada olor consta de varios grupos químicos componentes, y cada tipo de receptor puede unirse con un componente particular. La combinación de receptores activados determina el olor que se percibe. Una persona es capaz de percibir alrededor de 10,000 olores.

Los receptores olfatorios responden a cantidades extraordinariamente pequeñas de una sustancia. Por ejemplo, la mayoría de la gente puede detectar ionona, el sustituto sintético del olor a violetas, cuando está presente en una concentración de sólo una parte en más de 30 mil millones de partes de aire. El olfato es quizá el sentido que se adapta más rápido. Los receptores olfatorios se adaptan alrededor de 50% en el primer segundo o algo así después de ser estimulados, de modo que inclusive el aire con olores ofensivos puede parecer inodoro al cabo de sólo unos cuantos minutos.

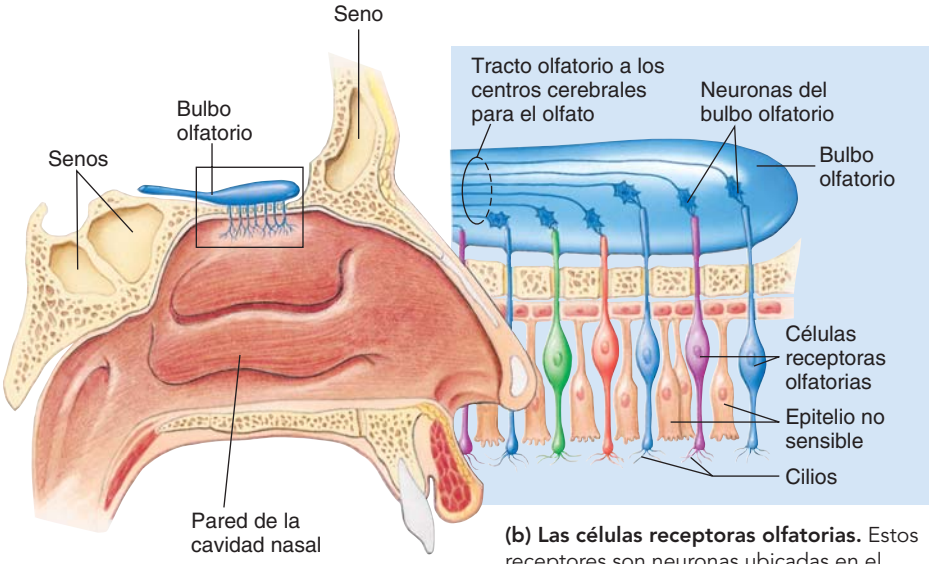
Muchos animales se comunican con feromonas

Los animales de muchas especies se comunican entre sí mediante la liberación de **feromonas**, pequeñas moléculas volátiles secretadas hacia el entorno. Por ejemplo, las polillas hembras liberan feromonas que atraen a los machos. Los perros y lobos usan feromonas para marcar territorio.

Los mamíferos tienen células quimiorreceptoras especializadas que detectan las feromonas. Estas células integran el **órgano vomeronasal** localizado en el epitelio de la nariz (separado del epitelio olfatorio principal). Las neuronas sensoriales vomeronasales envían señales a áreas del hipotálamo, que sirve como enlace con el sistema endocrino. (Las feromonas se analizan con más detalle en el capítulo 52).

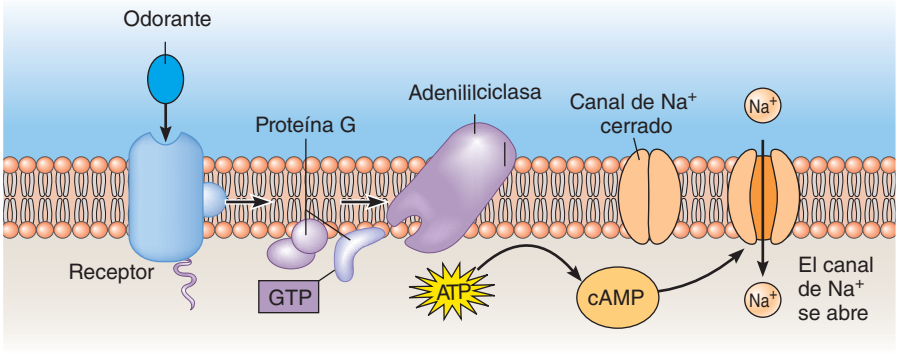
Repaso

- ¿En qué se parece la transducción de la señal en las papilas gustativas y en las células receptoras olfatorias? ¿En qué es diferente?



(a) Localización de las células receptoras olfatorias. El olfato depende de miles de células quimiorreceptoras en el techo de la cavidad nasal.

(b) Las células receptoras olfatorias. Estos receptores son neuronas ubicadas en el epitelio olfatorio.



1 El odorante se une al receptor en la membrana plasmática de la célula olfatoria.

2 La proteína G es activada y activa la adenililciclasa.

3 El ATP es convertido en AMP cíclico.

4 Los canales bloqueados de Na^+ se abren, conduciendo a despolarización.

(c) La química del olfato. Un odorante activa un proceso de transducción de la señal que conduce a un incremento en la permeabilidad del Na^+. La membrana se vuelve despolarizada, resultando en la transmisión de potenciales de acción que transmiten información al cerebro.

FIGURA 43-15 ***Animada*** **Quimiorrecepción: olfato**

43.7 FOTORRECEPTORES

OBJETIVOS DE APRENDIZAJE

10 Contrastar ojos simples, ojos compuestos y ojos de vertebrados.

11 Describir la función de cada estructura del ojo de vertebrados.

12 Comparar los dos tipos de fotorreceptores, describir la vía de transducción de la señal que es activada cuando la rodopsina responde a la luz, y resumir la vía visual.

La mayoría de los animales tienen **fotorreceptores** que usan pigmentos para absorber energía luminosa. Las **rodopsinas** son los fotopigmentos en los ojos de moluscos cefalópodos (calamares y pulpos), artrópodos y vertebrados. La energía luminosa que incide en una célula receptora sensible a la luz que contiene estos pigmentos activa cambios químicos en las moléculas de pigmentos que resultan en potenciales de receptor.

Los fotorreceptores de los invertebrados incluyen manchas oculares, ojos simples y ojos compuestos

Las estructuras sensibles a la luz más simples en los animales se encuentran en ciertos cnidarios y platelmintos (**FIGURA 43-16**). Se trata de **manchas oculares**, denominadas **ocelos**, que detectan la luz pero no forman imágenes. Las manchas oculares a menudo son acumulaciones en forma de tazón de células sensibles a la luz dentro de la epidermis. Pueden detectar la dirección de la fuente luminosa y distinguir la intensidad de la luz.

La formación efectiva de imágenes requiere un **ojo** más complejo, usualmente con una lente. Una **lente** es una estructura que concentra la luz sobre un grupo de fotorreceptores. La visión también requiere un cerebro capaz de interpretar los potenciales de acción generados por los fotorreceptores. El cerebro integra la información sobre movimiento, brillantez, localización, posición y forma del estímulo visual. Evolucionaron dos tipos de ojos fundamentalmente diferentes: el ojo compuesto de los artrópodos y el ojo de cámara de los vertebrados y los moluscos cefalópodos.

Los **ojos compuestos** de los crustáceos e insectos difieren estructural y funcionalmente de los ojos de los vertebrados. La superficie de un ojo compuesto parece facetada, lo que significa "con muchas caras", como un diamante (**FIGURA 43-17**). Cada **faceta** es la *córnea* convexa de una de las unidades visuales del ojo, denominadas **omatidios**. El número de omatidios varía con la especie. Por ejemplo, cada ojo de ciertos crustáceos tiene sólo 20 omatidios, mientras que el ojo de la libélula tiene hasta 28,000.

La parte óptica de cada omatidio incluye una lente biconvexa y un **cono cristalino**. La lente y el cono cristalino enfocan la luz sobre células fotorreceptoras denominadas **células de la retina**. Estas células tienen una membrana sensible a la luz hecha de microvellosidades que contienen rodopsina. Las membranas de varias células de la retina pueden fusionarse para formar un **rabdoma** en forma de bastón que es sensible a la luz.

Los ojos compuestos no perciben bien las formas. Aunque el sistema de lentes de cada omatidio es idóneo para enfocar una pequeña imagen invertida, hay poca evidencia de que el animal en realidad las perciba como imágenes. No obstante, todos los omatidios juntos producen una imagen compuesta, o un **mosaico** de imágenes. Cada omatidio, al hacer converger un punto de luz sobre un sector estrecho del campo vi-

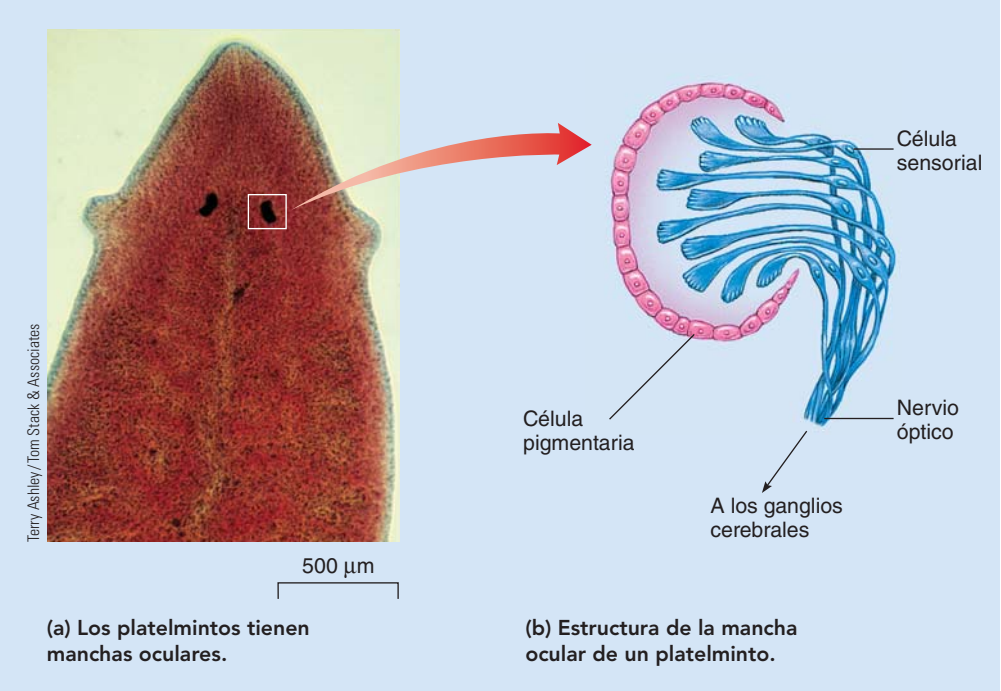


FIGURA 43-16 **Fotorrecepción: manchas oculares**
La estructura más simple sensible a la luz son los ocelos, o manchas oculares, encontrados en ciertos invertebrados.

sual, está de hecho muestreando una intensidad media desde ese sector. Todos los puntos de luz tomados juntos forman un mosaico de imágenes (vea la figura 43-17d).

Los ojos de los artrópodos suelen adaptarse a diferentes intensidades de luz. Una vaina de células pigmentadas envuelve cada omatidio, y en las *células del iris* y en células de la retina hay pigmentos de detección. En insectos nocturnos y crepusculares (activos al anochecer) y muchos crustáceos, el pigmento migra de manera proximal y distal dentro de cada célula pigmentada. Cuando el pigmento está en la posición proximal, cada omatidio está protegido de su vecino, y sólo la luz que penetra directamente a lo largo de su eje puede estimular los receptores. Cuando el pigmento está en la posición distal, la luz que incide en cualquier ángulo puede pasar a través de varios omatidios y estimular muchas unidades de la retina. Como resultado, la sensibilidad se incrementa en luz tenue y el ojo está protegido de estimulación excesiva en luz brillante. La migración de pigmento está bajo control neuronal en insectos y bajo control hormonal en crustáceos. En algunas especies sigue un ritmo diario.

Aunque el ojo compuesto puede formar sólo imágenes burdas, es compensado al seguir parpadeos de la luz a frecuencias más altas. Las moscas pueden detectar hasta alrededor de 265 parpadeos por segundo. Por el contrario, el ojo humano puede detectar sólo de 45 a 53 parpadeos por segundo; para nosotros, las luces parpadeantes se fusionan por arriba de esos valores, de modo que vemos la luz suministrada por una bombilla como estable y la acción en imágenes en movimiento como continua. Para un insecto, tanto la luz ambiental como las imágenes en movimiento deben parpadear horriblemente. El alto umbral crítico de fusión de parpadeo del insecto permite la detección inmediata de movimientos inclusive imperceptibles de la presa o el enemigo. El ojo compuesto es una adaptación importante al estilo de vida de los artrópodos.

Los ojos compuestos difieren de nuestros ojos en otro aspecto. Son sensibles a longitudes de onda de luz en un rango del rojo al ultravioleta (UV). En consecuencia, un insecto puede ver bien la luz UV, y su mundo cromático es muy diferente al nuestro. Debido a que reflejan la luz UV en varios grados, las flores que parecen del mismo color para los humanos pueden parecer sorprendentemente distintas para los insectos (vea la figura 37-4e).

Los ojos de los vertebrados forman imágenes nítidas

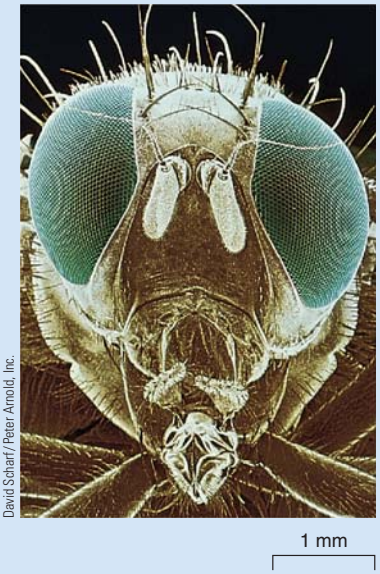
La posición de los ojos en la parte frontal de la cabeza de los primates y ciertas aves permite que ambos ojos se enfoquen sobre el mismo objeto. La superposición de la información que reciben resulta en la misma información visual que incide en las dos retinas (áreas sensibles a la luz) al mismo tiempo. Esta **visión binocular** es importante para juzgar la distancia y en la percepción de profundidad.

El ojo de los vertebrados puede compararse con una cámara antigua. Una lente ajustable puede enfocarse para diferentes distancias, y un diafragma, denominado **iris**, regula el tamaño de la abertura a la luz, denominada **pupila** (**FIGURA 43-18**). La **retina** corresponde a la película sensible a la luz utilizada en una cámara. Fuera de la retina está la capa **coroides**, una hoja de células llena con pigmento negro que absorbe la luz extra. Este mecanismo impide que la luz sea reflejada de vuelta hacia los fotorreceptores, lo que podría ocasionar borrosidad en las imágenes. (Las cámaras también son negras en su interior). La coroides es rica en vasos sanguíneos que abastecen a la retina.

La capa externa del globo ocular, denominada **esclerótica**, es una lámina dura, opaca y curvada de tejido conectivo que protege las estructuras internas y ayuda a mantener la rigidez del globo ocular. Sobre la superficie frontal del ojo, esta lámina se transforma en la **córnea**, más delgada y transparente, a través de la cual penetra la luz. La córnea sirve como una *lente* fija que enfoca la luz.

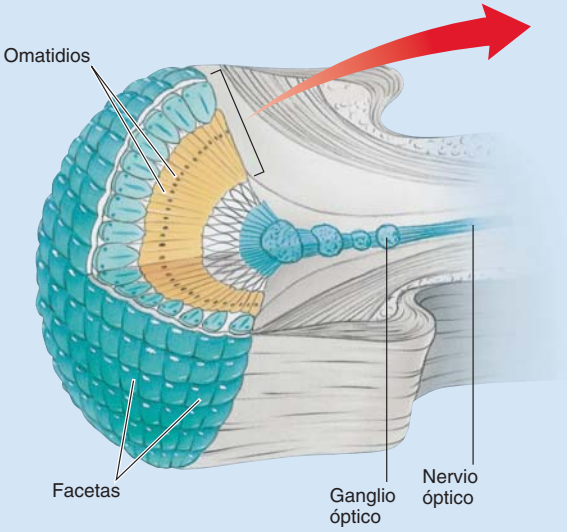
La **lente** del ojo es una bola transparente y elástica situada justo atrás del iris. Desvía los rayos de luz entrante y los lleva a un foco sobre la retina. La lente es auxiliada por la superficie curva de la córnea y por las propiedades refractivas (capacidad de desviar rayos de luz) de los líquidos en el interior del globo ocular. La **cavidad anterior** entre la córnea y la lente está llena de una sustancia acuosa, el líquido acuoso. La **cavidad posterior** más grande entre la lente y la retina está llena de un líquido más viscoso, el **cuerpo vítreo**. Ambos líquidos son importantes para mantener la forma del globo ocular al proporcionar presión interna al líquido.

En su margen anterior, la coroides es gruesa y se proyecta medialmente hacia el globo ocular, formando el **cuerpo ciliar**, que consta de procesos ciliares y el músculo ciliar. Los procesos ciliares son pliegues en forma de bellota que se proyectan hacia el objetivo y secretan el líquido acuoso.

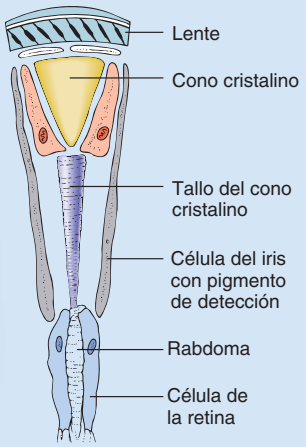


David Scharf / Peter Arnold, Inc.

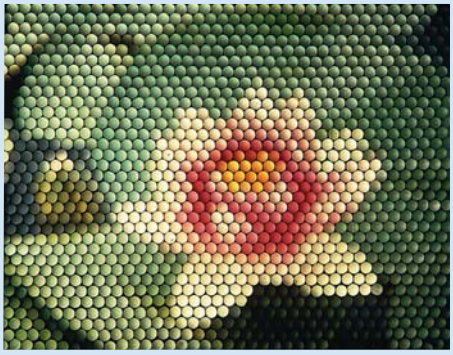
(a) Micrografía de una mosca de la fruta del Mediterráneo (*Ceratitis capitata*) que muestra sus prominentes ojos compuestos.



(b) Estructura del ojo compuesto que muestra varios omatidios. El ojo registra cambios en la luz y sombra, permitiendo que el animal detecte movimiento.



(c) Estructura de un omatidio. El rabdoma es el núcleo sensible a la luz del omatidio.



Cortesía de J. L. Gould, Princeton University

(d) Cómo ve el ojo de una abeja una flor. Esta fotografía fue tomada usando un dispositivo óptico para lograr una simulación aproximada de cómo la abeja podría ver una flor. No obstante, la abeja vería luz UV en lugar de roja, y los círculos estarían elongados verticalmente como elipses.

FIGURA 43-17 Fotorreceptores: ojos compuestos

Enfocamos una cámara al modificar la distancia entre la lente y la película. El ojo tiene el **poder de acomodación**, la habilidad para cambiar el foco para visión de cerca o visión de lejos al cambiar la forma de la lente (**FIGURA 43-19**). Este ajuste se lleva a cabo mediante el **músculo ciliar**, una parte del cuerpo ciliar. Para enfocar objetos próximos, el músculo ciliar se contrae, haciendo más redonda la lente elástica. Para enfocar objetos más lejanos, el músculo ciliar se relaja y la lente asume una forma aplanada (ovoidal).

La cantidad de luz que entra al ojo es regulada por el iris, un anillo de músculo liso que parece azul, verde, gris o café dependiendo de la cantidad y naturaleza de pigmento presente. El iris consta de dos conjuntos mutuamente antagónicos de fibras musculares. Un conjunto está dispuesto de manera circular y se contrae para *disminuir* el tamaño de la pupila. El otro está dispuesto radialmente y se contrae para *aumentar* el tamaño de la pupila.

Cada ojo también tiene seis músculos que se extienden desde la superficie del globo ocular hasta varios puntos en la cavidad ósea. Estos músculos permiten que el ojo se mueva como un todo y se oriente en una dirección dada. Los nervios craneales inervan los músculos de forma que los ojos se mueven normalmente juntos y enfocan la misma área.

La retina contiene bastoncillos y conos sensibles a la luz

La estructura sensible a la luz en el ojo de los vertebrados es la retina, que alinea los dos tercios posteriores del globo ocular y cubre a la coroides. La retina, que está compuesta por diez capas, contiene las células fotorreceptoras denominadas, según la forma, **bastoncillos** y **conos**. En las células tanto de bastoncillos como de conos, pliegues de la membrana plasmática forman pilas de discos membranosos que contienen los fotopigmentos. Los discos incrementan significativamente la superficie absorbente de luz.

El ojo humano cuenta con alrededor de 125 millones de bastoncillos y 6.5 millones de conos. Los bastoncillos funcionan en luz tenue permitiéndonos detectar forma y movimiento. No son sensibles a los colores. Debido a que los bastoncillos son más numerosos en la periferia de la retina, es posible ver mejor los objetos en luz tenue si se mira ligeramente a un lado de éstos (permitiendo que la imagen caiga sobre los bastoncillos).

Los conos responden a luz a niveles más altos de intensidad, como la luz del día, y nos permiten percibir detalles finos. Los conos son responsables de la visión a color; son diferencialmente sensibles a luz de diferentes longitudes de onda (colores). En primates y ciertas aves de rapiña (como las águilas), los conos están más concentrados en la fóvea, una pequeña área deprimida en el centro de la retina. La **fóvea** es la

región de visión más aguda porque tiene la mayor densidad de células receptoras y porque la retina es más delgada ahí.

La luz debe pasar por varias capas de neuronas de conexión en la retina para llegar a los bastoncillos y conos (**FIGURA 43-20**). Esta disposición permite que los bastoncillos y conos entren en contacto con una capa de epitelio pigmentado que suministra *retinal*, un componente de la rodopsina. La retina tiene cinco tipos principales de neuronas: (1) fotorreceptores (bastoncillos y conos) establecen sinapsis con (2) **células bipolares**, que establecen contacto sináptico con (3) **células ganglionares**. Dos tipos de interneuronas laterales son las (4) **células horizontales**, que reciben información de las células fotorreceptoras y la envían a las células bipolares, y (5) **células amacrinas**, que reciben mensajes de las células bipolares y devuelven señales a las células bipolares o a las células ganglionares (**FIGURA 43-21**). Las células horizontales y las células amacrinas ayudan a procesar la entrada visual dentro de la retina. De manera interesante, un grupo de células ganglionares se *proyecta* hacia (es decir, tienen axones que se extienden hacia) el núcleo supraquiasmático, el reloj biológico más importante del cuerpo. Las células ganglionares contienen un pigmento sensible a la luz (melanopsina) que es importante para respuestas no visuales a la luz.

Los axones de las células ganglionares se extienden a través de la superficie de la retina y se unen para formar el *nervio óptico*. El área donde el nervio óptico pasa por el globo ocular, el **disco óptico**, se conoce como *punto ciego*; debido a que carece de bastoncillos y conos, las imágenes sobre éste no pueden percibirse.

A continuación se presenta un resumen simplificado de la trayectoria visual:

la luz pasa a través de la córnea ⟶ a través del líquido acuoso ⟶ a través de la lente ⟶ a través del cuerpo vítreo ⟶ se forma una imagen sobre las células fotorreceptoras en la retina ⟶ señal en células bipolares ⟶ señal en células ganglionares ⟶ el nervio óptico transmite las señales al tálamo ⟶ integración por áreas visuales de la corteza cerebral

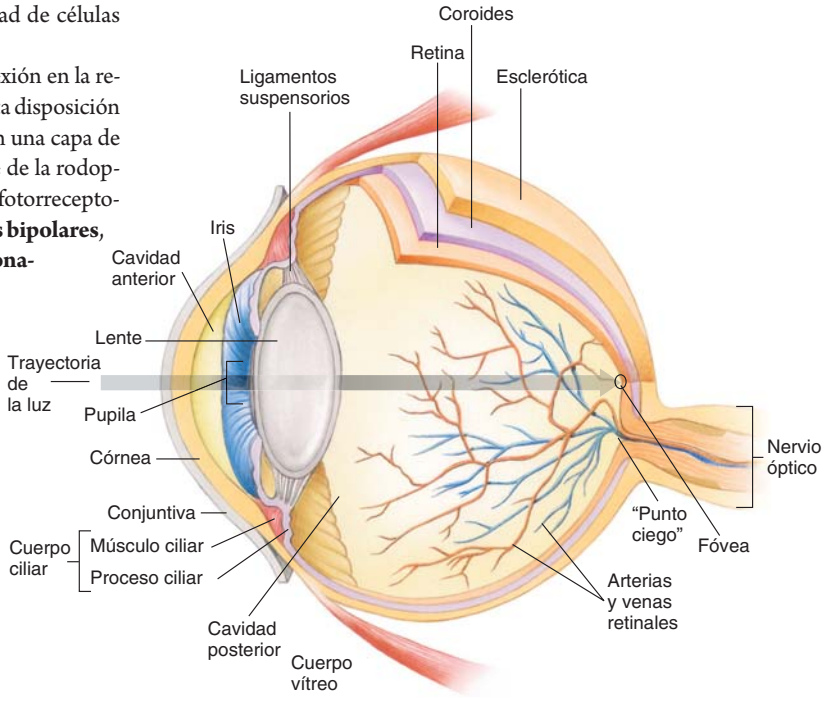


FIGURA 43-18 ***Animada*** **Fotorrecepción: estructura del ojo humano**

La luz pasa a través del ojo humano hacia células fotorreceptoras en la retina. En esta vista lateral, el ojo se muestra parcialmente seccionado a lo largo del plano sagital para exponer sus estructuras internas.

La luz activa la rodopsina

¿Cómo se transforma la luz en las señales neurales que transmiten información sobre estímulos ambientales y se convierten en imágenes en el cerebro? Las células de los bastoncillos son tan sensibles a la luz que pueden responder a un simple fotón. La rodopsina en las células de los bastoncillos y algunos fotopigmentos estrechamente relacionados en las células de cono son responsables de la habilidad para ver. La **rodopsina** consta de *opsina*, una proteína grande que está unida químicamente con el *retinal*, un aldehído de la vitamina A (vea la figura 3-14). Existen dos isómeros del retinal. La forma *cis*, que está plegada, y la forma *trans*, que es recta.

En la oscuridad, la opsina se une con el retinal en la forma *cis*. GMP cíclico (monofosfato de guanosina cíclico, una molécula semejante al AMP cíclico) abre canales no específicos que permiten el paso de Na^+ y otros cationes en la célula de bastones (**FIGURA 43-22**). Este proceso despolariza la célula tipo bastón, que a continuación libera

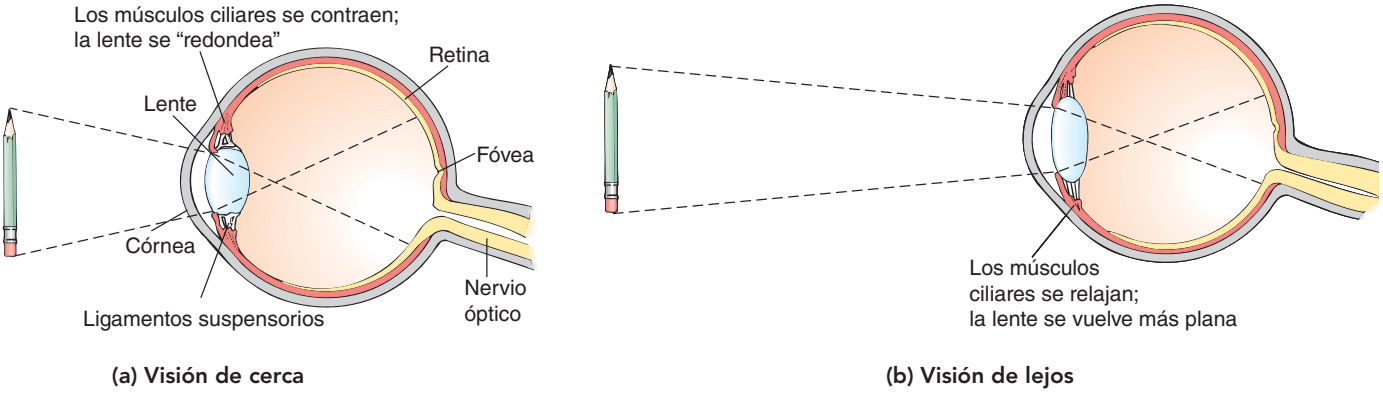
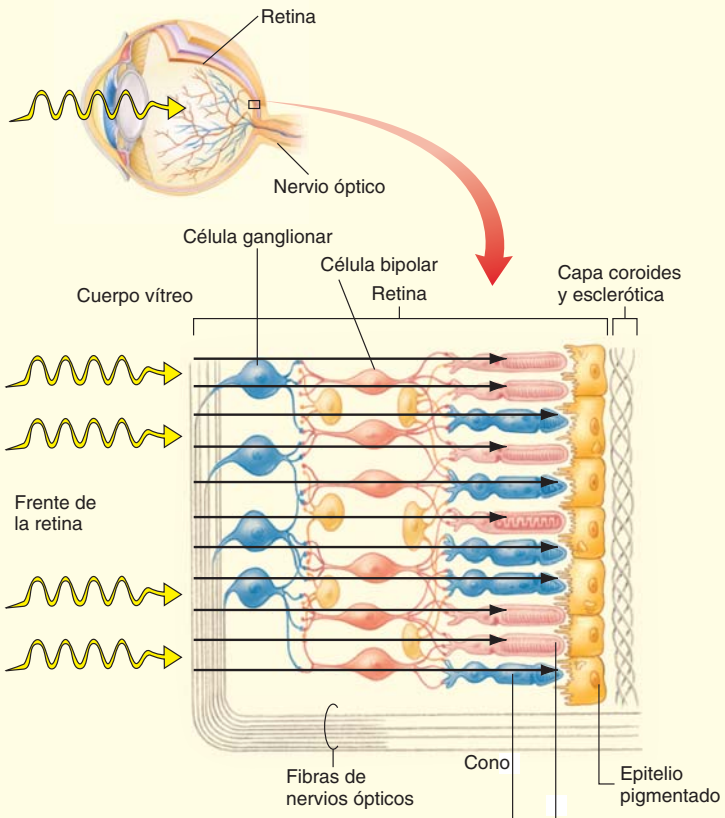


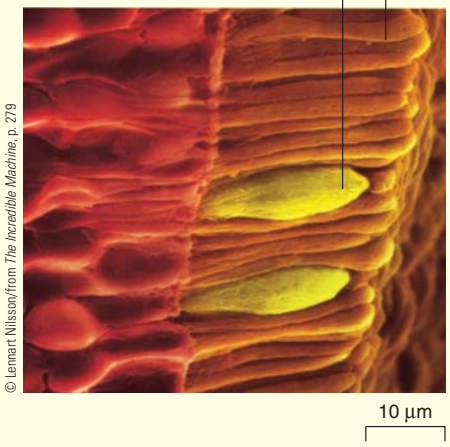
FIGURA 43-19 ***Animada*** **Acomodación**

Manera en que el ojo humano se enfoca para **(a)** visión de cerca y **(b)** visión de lejos.

PUNTO CLAVE Los bastoncillos y los conos en la retina son los fotorreceptores en los vertebrados.



(a) Neuronas en la retina. Las elaboradas interconexiones entre las diversas capas de neuronas en la retina les permiten interactuar e influenciarse mutuamente.



© Lennart Nilsson/from *The Incredible Machine*, p. 279

(b) Micrografía de bastoncillos y conos. Las elongadas estructuras rojas son bastoncillos. Las dos estructuras más cortas, más gruesas y amarillas son conos. Los bastoncillos funcionan en luz tenue y le permitirán ver las formas y el movimiento. Los conos permiten ver el mundo en color.

FIGURA 43-20 ***Animada*** **Organización de la retina**

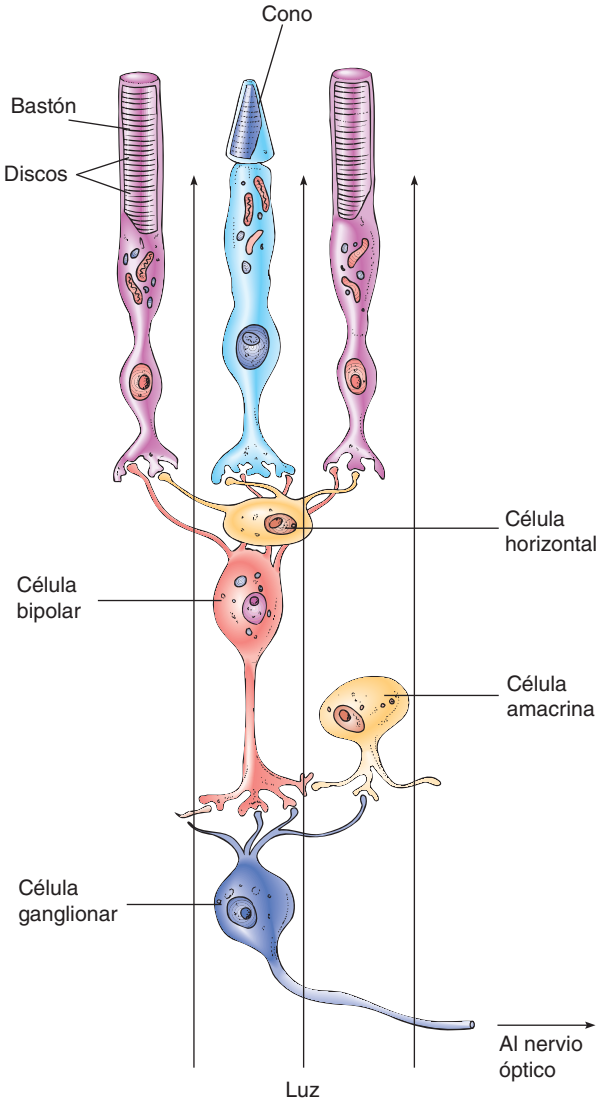


FIGURA 43-21 Vía neuronal en la retina

Las células fotorreceptoras (bastoncillos y conos) están localizadas en la parte posterior de la retina. Transmiten información a células bipolares. Las células bipolares establecen sinapsis con células ganglionares. Las células horizontales y amacrinas son importantes en el procesamiento local de entrada visual dentro de la retina. Los axones de las células ganglionares constituyen el nervio óptico.

el neurotransmisor glutamato. El glutamato hiperpolariza la membrana de la célula bipolar, de modo que ésta no transmite mensajes.

Observe que el fotorreceptor difiere de otras neuronas en que los canales iónicos en su membrana están abiertos normalmente; está despolarizado y continuamente libera neurotransmisor. El flujo estable de iones hacia la célula cuando el entorno es oscuro se denomina *corriente oscura*. Otra característica poco común de los fotorreceptores, y de las células bipolares, es que no producen potenciales de acción. Su liberación de neurotransmisor es graduada, regulada por la cantidad de despolarización.

Cuando la luz incide en la rodopsina, se transduce energía luminosa. Este proceso puede considerarse en tres etapas:

1. La luz activa la rodopsina. La luz transforma el retinal *cis* en retinal *trans*. La rodopsina cambia de forma y se reduce a sus componentes, opsina y retinal. Éste es el proceso dependiente de la luz en la visión.
2. La rodopsina es parte de una vía de transducción de la señal. Cuando cambia de forma, se une con **transducina**, una proteína G. La transducina activa una esterasa que hidroliza al GMP cíclico (GMPc) en GMP, reduciendo la concentración de GMPc.
3. El decremento en la concentración de GMPc en el bastón ocasiona que los canales de Na^+ se cierren. Menos cationes pasan hacia la célula de bastones, y ésta se vuelve más negativa (hiperpolarizada). Luego, la célula de bastones libera menos glutamato. Así, la luz disminuye el número de señales neuronales de las células de bastones.

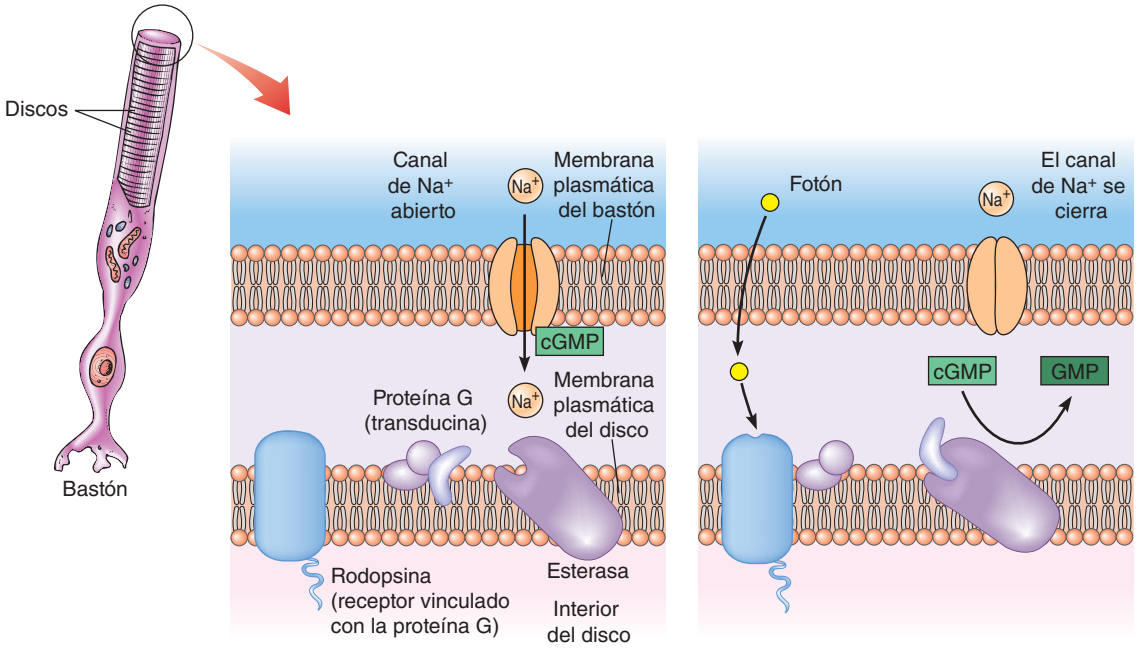
La liberación de glutamato normalmente hiperpolariza la membrana de la célula bipolar, de modo que una disminución en liberación de glutamato resulta en despolarización. La célula bipolar despolarizada incrementa su liberación de un neurotransmisor, lo que suele estimular la célula ganglionar.

Cuando una persona se mueve de la luz diurna brillante a una habitación a oscuras, experimenta "ceguera" durante unos instantes mientras sus ojos se adaptan. Durante la exposición a luz brillante, la rodopsina se descompone, disminuyendo la sensibilidad de los ojos. La **adaptación a la oscuridad** ocurre cuando las enzimas restauran la rodopsina a una forma en que puede responder a la luz. En luz tenue, la visión depende de los bastoncillos. A la inversa, cuando una persona se desplaza de la oscuridad a luz brillante, sus ojos son muy sensibles y puede sentirse "cegada" por la luz. La **adaptación a la luz** ocurre cuando algunos de los fotopigmentos se descomponen y la sensibilidad de los ojos disminuye.

La visión a color depende de tres tipos de conos

Muchos invertebrados y por lo menos algunos animales en cada clase vertebrada tienen visión a color. La percepción del color depende de los conos. La mayoría de los mamíferos tienen dos tipos de conos, pero los humanos y otros primates tienen tres tipos: azul, verde y rojo. Cada uno contiene un fotopigmento ligeramente distinto. Aunque la porción retinal de la molécula de pigmento es la misma que en la rodopsina, la proteína opsina difiere ligeramente en cada tipo de fotorreceptor.

Cada tipo de cono responde a la luz dentro de un rango considerable de longitudes de onda pero se llama así por la habilidad de su pigmento para absorber una longitud de onda particular más fuertemente de lo que la absorben otros conos. Por ejemplo, la luz roja puede ser absorbida por los tres tipos de conos, pero los conos más sensibles al rojo actúan como receptores del rojo. Al comparar las respuestas relativas de los tres tipos de conos, el cerebro puede detectar colores de longitudes de onda intermedia. La ceguera al color ocurre cuando hay una deficiencia de uno o más de los tres tipos de conos. Esto suele ser una condición hereditaria ligada al cromosoma X (vea la figura 11-15).



(a) En la oscuridad. Los canales de sodio están abiertos. La membrana de la célula de bastones está despolarizada y libera el neurotransmisor inhibitorio glutamato (no se muestra).

(b) En la luz. Cuando la rodopsina absorbe luz, cambia de forma, activando una vía de transducción de la señal. La concentración de GMPc se reduce. Como resultado, los canales bloqueados de sodio de GMPc se abren, hiperpolarizando la membrana. La hiperpolarización resulta en una disminución de las señales inhibitorias de la célula de bastones.

FIGURA 43-22 La bioquímica de la visión

Pliegues hacia dentro de la membrana plasmática producen una serie de discos en cada célula de bastones. En la oscuridad, la célula de bastones está despolarizada; en la luz se vuelve hiperpolarizada.

La integración de información visual empieza en la retina

El tamaño, la intensidad y la ubicación de los estímulos luminosos determinan el procesamiento inicial en la retina. Los bastoncillos y los conos envían señales directamente a las células bipolares, y éstas envían señales directamente a las células ganglionares. No obstante, como se ilustra en la figura 43-21, las células fotorreceptoras también pueden transmitir señales a las células horizontales, y las células bipolares pueden transmitir señales a las células amacrinas. Las células ganglionares son inhibidas por las células amacrinas y pueden ser inhibidas indirectamente por las células horizontales como resultado de su acción sobre células bipolares. Así, las células horizontales y las células amacrinas integran señales lateralmente.

Las células bipolares, horizontales y amacrinas combinan señales de varios fotorreceptores. Cada célula ganglionar tiene un **campo receptivo**, un grupo específico de fotorreceptores en los que debe incidir la luz a fin de estimular la célula ganglionar. Las células ganglionares son activadas o inhibidas, dependiendo de cuáles células fotorreceptoras han sido estimuladas.

El patrón de activación neuronal en la retina es muy importante. Las señales enviadas a las células ganglionares dependen de patrones espaciales y de la sincronización de la luz que incide en la retina. Las células ganglionares reciben señales sobre tipos específicos de estímulos visuales, como color, brillo y movimiento, y transmiten esta información sobre las características de una imagen visual. Las células ganglionares producen potenciales de acción, en contraste con los bastoncillos y conos y la mayoría de las otras neuronas de la retina, que producen sólo potenciales graduados.

La retina empieza la construcción de imágenes visuales, pero estas imágenes son interpretadas en el cerebro. Los axones de más de un millón de células ganglionares forman los nervios ópticos que transmiten información al cerebro por medio de señales complejas codificadas. Los nervios ópticos cruzan el piso del hipotálamo, formando una estructura en forma de X, el **quiasma óptico** (**FIGURA 43-23**). Algunos de los axones de los nervios ópticos se cruzan y luego extienden al lado opuesto del cerebro.

Los axones de los **nervios ópticos** terminan en los **núcleos geniculados laterales** del tálamo. A partir de ahí, las neuronas envían señales a la **corteza visual primaria** en el lóbulo occipital del cerebro. El núcleo geniculado lateral controla qué información es enviada a la corteza visual. Las neuronas en el sistema de activación reticular participan en esta integración. La información es transmitida desde la corteza visual primaria hacia las otras áreas corticales para procesamiento adicional.

Diferentes tipos de células ganglionares reciben información sobre diversos aspectos de un estímulo visual. Como resultado, la información proveniente de cada punto en la retina es transmitida en paralelo por varios tipos de células ganglionares. Estas células se proyectan a diferentes tipos de neuronas en el núcleo geniculado lateral y la corteza visual primaria.

Los neurobiólogos aun no han descubierto todos los mecanismos por los cuales el cerebro da sentido a la información visual que recibe. Sabemos que una gran parte de las áreas de asociación del cerebro están implicadas en la integración de la información visual recibida. Las neuronas de la corteza visual están organizadas como un mapa del campo visual externo. También están organizadas en columnas. Cada columna de neuronas recibe señales que se originan por la luz que penetra en el ojo derecho o en el ojo izquierdo. Las columnas también están organizadas según la orientación de la luz. Las neuronas en una columna reciben señales originalmente activadas por luz con la misma orientación. No obstante, estas señales se originan en diferentes ubicaciones en la retina.

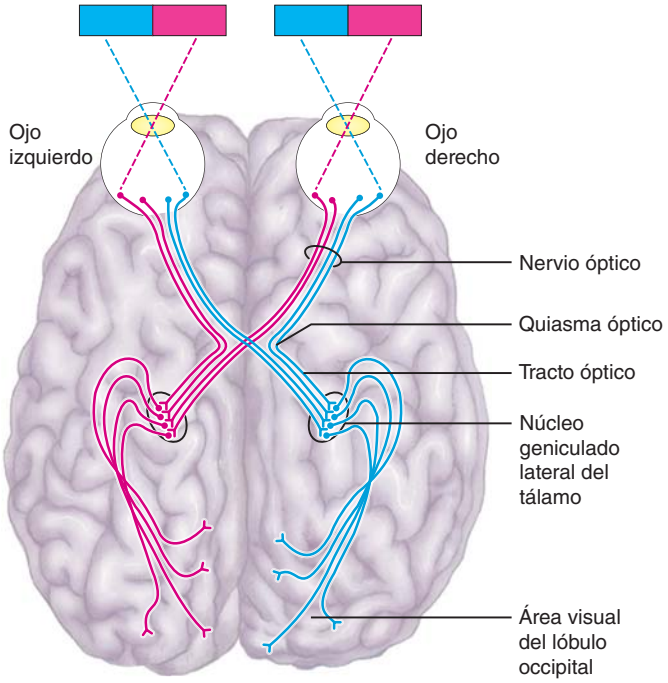


FIGURA 43-23 ***Animada*** **Vía neuronal para la transmisión de información visual**

Los axones de las células ganglionares forman los nervios ópticos. Los nervios ópticos se cruzan, formando el quiasma óptico. Muchas otras fibras nerviosas terminan en los núcleos geniculados laterales del tálamo. A partir de ahí, las señales son enviadas al área visual en el lóbulo occipital. (El cerebro está visto desde arriba, sin las estructuras suprayacentes).

Repaso

- ¿Cómo se compara el ojo compuesto de los insectos con el ojo de los vertebrados?
- ¿Qué ocurre cuando la luz incide en la rodopsina? (Incluya una descripción de la vía de transducción de la señal en su respuesta).
- ¿Cuál es la secuencia de la señalización neuronal en la retina?
- ¿Qué se entiende por la afirmación "la visión ocurre principalmente en el cerebro"?

RESUMEN: ENFOQUE EN LOS OBJETIVOS DE APRENDIZAJE

43.1 *(página 912)*

1 Describir cómo funcionan los sistemas sensoriales; incluir descripciones de receptores sensoriales, transducción de energía, potencial de receptor, adaptación sensorial y percepción.

- Los **receptores sensoriales** son terminaciones neuronales o células receptoras especializadas en contacto estrecho con las neuronas. Los **órganos de los sentidos** constan de receptores sensoriales y células accesorias.
- Los receptores sensoriales absorben energía de un estímulo y transducen esa energía –**transducción de energía**– en energía eléctrica. Los receptores sensoriales producen **potenciales de receptor**, que son despolariza-

ciones o hiperpolarizaciones de la membrana. Los potenciales de receptor son **respuestas** graduadas. Los potenciales de receptor pueden generar potenciales de acción en **neuronas sensoriales**, que transmiten señales codificadas al SNC.

- La **adaptación sensorial**, el decremento en frecuencia de los potenciales de acción en una neurona sensorial inclusive cuando se mantiene el estímulo, disminuye la respuesta a ese estímulo.
- El cerebro interpreta las sensaciones al convertirlas en percepciones de estímulos. La **percepción** sensorial es el proceso de seleccionar, interpretar y organizar información sensorial.

CENGAGENOW™ **Aprenda más sobre la percepción sensorial en la piel humana haciendo clic en la figura en CengageNOW.**

2 Clasificar los receptores sensoriales según la ubicación de los estímulos a los que responden y de acuerdo con los tipos de energía que transducen.

- Los **exteroceptores** reciben estímulos del entorno externo. Los **interoceptores** detectan cambios dentro del cuerpo, como cambios en pH, presión osmótica, temperatura corporal y la composición química de la sangre.
- Los receptores sensoriales pueden clasificarse según los tipos de energía que transducen. Los termorreceptores responden al calor y al frío. Los electrorreceptores detectan diferencias en potencial eléctrico. Algunos receptores electromagnéticos pueden detectar el campo magnético de la Tierra. Los nociceptores (receptores del dolor) responden a estímulos mecánicos, de temperatura y otros estímulos que pueden ser dañinos. Los mecanorreceptores transducen energía mecánica –tacto, presión, fuerza de gravedad, estiramiento y movimiento–. Los quimiorreceptores transducen ciertos compuestos químicos, y los fotorreceptores transducen energía luminosa.

43.2 *(página 915)*

3 Identificar tres funciones de los termorreceptores.

- Los **termorreceptores** transducen energía térmica; responden al calor y al frío. Algunos parásitos usan termorreceptores para encontrar un huésped endotérmico. Algunos predadores usan termorreceptores para encontrar una presa endotérmica. En los animales endotérmicos, los termorreceptores proporcionan señales sobre la temperatura corporal.

43.3 *(página 916)*

4 Describir las funciones de los electrorreceptores y los receptores electromagnéticos.

- Los **electrorreceptores**, usados por peces predadores para detectar la presa, responden a estímulos eléctricos.
- Algunos electrorreceptores, denominados **receptores electromagnéticos**, son suficientemente sensibles para detectar el campo magnético de la Tierra. Algunos animales usan información sobre campos magnéticos para orientarse. Muchos animales migratorios usan campos magnéticos para navegar.

43.4 *(página 916)*

5 Describir las funciones de los nociceptores e identificar los papeles del glutamato y la sustancia P.

- Los **nociceptores** son receptores del dolor; son terminaciones nerviosas libres de ciertas neuronas sensoriales que responden a estímulos táctiles intensos, temperaturas extremas y ciertos productos químicos. Las neuronas sensoriales que transmiten señales de dolor liberan los neurotransmisores **glutamato** y **sustancia P**. La sustancia P mejora y prolonga las acciones del glutamato.

43.5 *(página 916)*

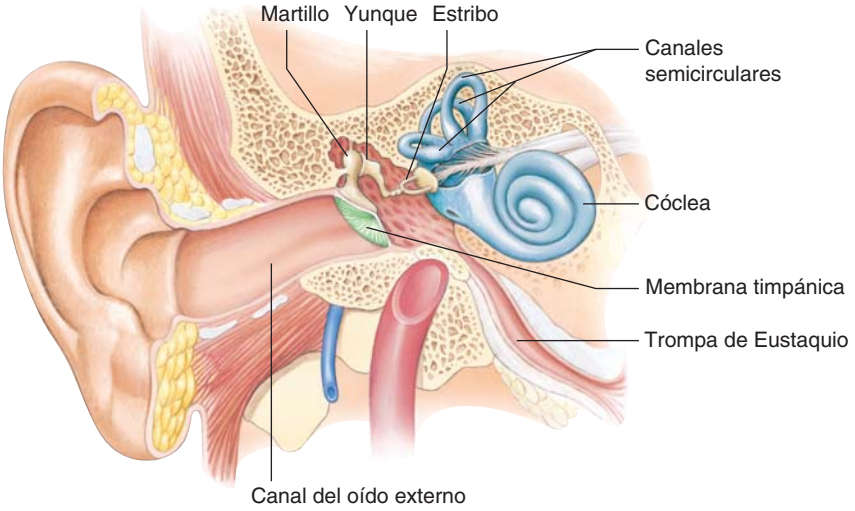
6 Comparar las funciones y los mecanismos de acción de los siguientes mecanorreceptores: receptores táctiles, proprioceptores, estatocistos, células ciliadas y órganos de la línea lateral.

- Los **mecanorreceptores** transducen energía mecánica, permitiendo a los animales sentir, oír y mantener el equilibrio. Los mecanorreceptores responden al tacto, presión, fuerza de gravedad, estiramiento o movimiento. Son activados cuando cambian de forma como resultado de ser empujados o tirados mecánicamente.
- Los **receptores táctiles** en la piel responden al desplazamiento mecánico de cabellos o al desplazamiento de las células receptoras mismas. El **corpúsculo de Pacini** es un receptor táctil que responde al tacto y a la presión.
- Los **proprioceptores** permiten que un animal perciba la orientación de su cuerpo y la posición de sus partes. **Husos musculares**, **órganos tendinosos de Golgi** y **receptores articulares** son proprioceptores que continuamente responden a la tensión y al movimiento.
- Los **estatocistos**, receptores de la fuerza de gravedad que se encuentran en muchos invertebrados, son órganos simples del equilibrio. Un estatocisto consta de una cámara revestida con mecanorreceptores ciliados; la cámara contiene **estatolitos**, gránulos de granos de arena o carbonato de calcio que cambian de posición cuando el animal se mueve. Cuando los estatolitos se mueven, pelos sensoriales se flexionan y diferentes células sensoriales son estimuladas. Este desplazamiento mecánico resulta en potenciales de receptor y potenciales de acción que informan al SNC del cambio en posición.
- Las **células ciliares** de los vertebrados detectan movimiento; se encuentran en la línea lateral de los peces, el aparato vestibular, los canales semicirculares y la cóclea. Cada célula ciliar tiene un único **quinocilio**, que es un cilio verdadero, y **estereocilios**, que son microvellosidades que contienen filamentos de actina.
- Los **órganos de la línea lateral** complementan la visión en los peces y algunos anfibios al informar al animal sobre objetos en movimiento u objetos en su camino.

7 Comparar la estructura y las funciones del sáculo y el utrículo con las de los canales semicirculares para mantener el equilibrio.

- El **oído interno** de los vertebrados consta de un **laberinto** de cámaras llenas de líquido y canales que ayudan a mantener el equilibrio; el **aparato vestibular** en la parte superior del laberinto consta del **sáculo**, **utrículo** y **canales semicirculares**.
- El sáculo y el utrículo contienen **otolitos** que cambian de posición cuando la cabeza es inclinada o cuando el cuerpo se mueve en línea recta. Los otolitos estimulan a las células ciliares que envían señales al cerebro, permitiendo que el animal perciba la dirección de la fuerza de gravedad.
- Los canales semicirculares informan al cerebro sobre movimientos de giro. Grupos de células ciliares, denominados **crestas**, están ubicados dentro de cada ampliación parecida a un bulbo, denominada **ampolla**. Las crestas son estimuladas por movimientos de la **endolinfa**, un fluido que llena cada canal.

8 Seguir la ruta tomada por las ondas sonoras a través de las estructuras del oído y explicar cómo funciona el órgano de Corti como receptor auditivo.



- En vertebrados terrestres, el **órgano de Corti** dentro de la **cóclea** contiene receptores auditivos.
- Las ondas sonoras pasan por el **canal auditivo externo** y hacen vibrar a la **membrana timpánica** (tímpano). Los huesos del oído –**martillo**, **yunque** y **estribo**– transmiten y amplifican las vibraciones a través del oído medio. Las vibraciones pasan por la **ventana oval** hacia el fluido dentro del canal vestibular. Ondas de presión presionan sobre las membranas que separan los tres conductos de la cóclea.
- El abultamiento de la **ventana redonda** sirve como válvula de escape para la presión. Las ondas de presión provocan movimientos de la **membrana basilar**. Estos movimientos estimulan las células ciliares del órgano de Corti al frotarlas contra la **membrana tectoria** suprayacente.
- Los impulsos neuronales se inician en las dendritas de las neuronas que se encuentran en la base de cada célula ciliar y son transmitidos por el **nervio coclear** al cerebro.

CENGAGENOW™ **Vea el cerebro humano en acción haciendo clic en las figuras en CengageNOW.**

43.6 *(página 924)*

9 Comparar la estructura y función de los receptores del gusto y el olfato, y describir la función del órgano vomeronasal.

- Los **quimiorreceptores** transducen ciertos tipos de compuestos químicos, permitiendo la **gustación**, o gusto, y el **olfato**.
- En los vertebrados, las células receptoras del gusto son células epiteliales especializadas en **papilas gustativas**. El **epitelio olfatorio** contiene células olfativas especializadas con axones que se extienden al cerebro como fibras de los **nervios olfatorios**.
- Cuando una molécula se une con un receptor en una célula receptora del gusto o con una célula receptora olfatoria, se inicia un proceso de transducción de la señal que implica una proteína G.
- Los receptores que constituyen el **órgano vomeronasal**, localizados en el epitelio nasal de los mamíferos, detectan **feromonas**, pequeñas moléculas volátiles de señalización liberadas por los animales.

CENGAGENOW™ **Aprenda más sobre las papilas gustativas y el epitelio olfatorio haciendo clic en las figuras en CengageNOW.**

43.7 *(página 927)*

10 Contrastar ojos simples, ojos compuestos y ojos de vertebrados.

- Los **fotorreceptores** transducen energía luminosa y sirven como los receptores sensoriales en las manchas oculares y en los ojos. Las **manchas oculares**, u **ocelos**, que se encuentran en cnidarios y platelmintos, detectan la luz pero no forman imágenes.
- El **ojo compuesto** de insectos y crustáceos consta de unidades visuales denominadas **omatidios**, que colectivamente producen un **mosaico** de imágenes. Cada omatidio tiene una lente transparente y un **cono cristalino** que enfocan la luz sobre células receptoras denominadas **células de la retina**.
- Los ojos de los vertebrados forman imágenes nítidas.

11 Describir la función de cada estructura del ojo de los vertebrados.

- En el ojo humano, la luz entra por la **córnea**, es enfocada por la **lente** y produce una imagen en la **retina**. El **iris** regula la cantidad de luz que puede entrar. La superficie interna del ojo está cubierta por la **coroides**, una capa negra que evita la dispersión de los rayos de luz.
- El ojo tiene el poder de **acomodación**, la habilidad para cambiar de foco para visión de cerca o de lejos al modificar la forma de la lente. La lente está sujeta por los **músculos ciliares**. Cuando los músculos ciliares se contraen, la lente se vuelve más redonda. Cuando se relajan, la lente se aplana.

CENGAGENOW™ **Aprenda más sobre el ojo humano y la organización de la retina haciendo clic en las figuras en CengageNOW.**

12 Comparar los dos tipos de fotorreceptores, describir la vía de transducción de la señal que es activada cuando la rodopsina responde a la luz, y resumir la vía visual.

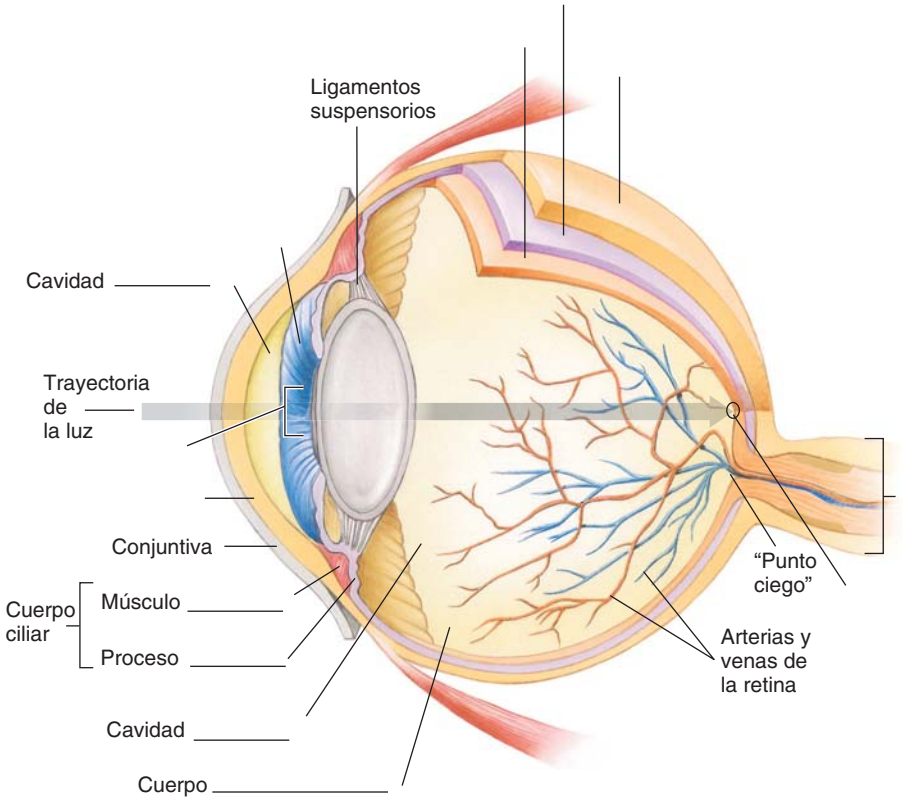
- La retina contiene las células fotorreceptoras; **bastoncillos**, que funcionan en condiciones de luz tenue y forman imágenes en blanco y negro; y **conos**, que funcionan en condiciones de luz brillante y permiten la visión a color.
- La retina también contiene **células bipolares** que envían señales a las **células ganglionares**. Dos tipos de interneuronas laterales integran la información; las **células horizontales** reciben señales de los bastoncillos y conos y envían señales a las células bipolares, y las **células amacrinas** reciben señales de las células bipolares y envían las señales de vuelta a las células bipolares y las células ganglionares.
- Cuando el entorno es oscuro, los canales iónicos en la membrana plasmática de las células de bastones se abren y las células son despolarizadas; liberan glutamato, que hiperpolariza las membranas de las células bipolares, de modo que no envían señales.
- Cuando la luz incide en el fotopigmento **rodopsina** en las células de bastones, su porción retinal cambia de forma e inicia un proceso de transducción de la señal que implica **transducina**. Esa proteína G activa una esterasa que hidroliza GMPc, reduciendo su concentración. Como resultado, los canales iónicos se cierran y la membrana se vuelve hiperpolarizada. Las células de bastones liberan menos glutamato, y menos señales son transmitidas. Como resultado, las células bipolares se despolarizan y liberan neurotransmisor que estimula las células ganglionares.
- Los axones de las células ganglionares constituyen los **nervios ópticos**. Los nervios ópticos transmiten información al **núcleo geniculado lateral** en el tálamo. A partir de ahí, las neuronas se proyectan hacia la **corteza visual primaria** y luego a centros de integración en la corteza cerebral.

CENGAGENOW™ **Vea cómo los trastornos de la visión cambian el ojo haciendo clic en las figuras en CengageNOW.**

EVALÚE SU COMPRENSIÓN

1. ¿Cuál de las siguientes afirmaciones *no* es verdadera para un receptor sensorial? (a) detecta un estímulo en el entorno (b) convierte energía del estímulo en energía eléctrica (c) produce un potencial de receptor (d) produce una respuesta graduada (e) interpreta estímulos sensoriales
2. Un receptor sensorial absorbe energía de algún estímulo. El siguiente paso es la (a) liberación de neurotransmisor (b) transmisión de un potencial de acción (c) transducción de energía (d) transmisión de un potencial de receptor (e) adaptación sensorial
3. Los interoceptores (a) ayudan a mantener la homeostasis (b) están localizados en la piel (c) son fotorreceptores (d) se adaptan rápidamente (e) convierten energía absorbida directamente en potenciales de acción
4. ¿Cuál de las siguientes parejas es *incorrecta*? (a) mecanorreceptores-tacto, presión (b) electrorreceptores-tensión (c) fotorreceptores-luz (d) quimiorreceptores-fuerza de gravedad (e) nociceptores-temperaturas extremas
5. ¿Cuál(es) de los siguientes está(n) asociado(s) con comunicación al cerebro sobre un movimiento de giro? a) canales semicirculares (b) sáculo (c) linfa (d) otolitos (e) utrículo
6. Los receptores auditivos están localizados en (a) el utrículo (b) el órgano de Corti (c) el aparato vestibular (d) el sáculo (e) los canales semicirculares
7. ¿Cuál de los siguientes receptores *no* tiene células ciliares? (a) órgano de la línea lateral (b) sáculo (c) utrículo (d) canales semicirculares (e) bastoncillos

8. En el proceso de audición, la membrana basilar vibra. ¿Qué evento ocurre a continuación? (a) la membrana timpánica vibra (b) los huesos en el oído medio amplifican y conducen vibraciones (c) el nervio coclear transmite impulsos al órgano de Corti (d) las células ciliares en el órgano de Corti son estimuladas (e) vibraciones son conducidas a quimiorreceptores
9. En el olfato, (a) las feromonas estimulan las papilas gustativas (b) el número de moléculas olorosas determina la magnitud del potencial de receptor (c) señales químicas son convertidas directamente en señales eléctricas (d) una proteína G es activada y conduce al cierre de canales bloqueados (e) la concentración de AMP cíclico aumenta, conduciendo a hiperpolarización del receptor
10. En la vía visual humana, después que la luz pasa por la córnea, a continuación (a) estimula las células ganglionares (b) pasa a través de la lente (c) envía señales a través del nervio óptico (d) despolariza las células horizontales (e) hiperpolariza las células de bastones
11. Cuando se activa la rodopsina, (a) se concentra en las células bipolares (b) transmite más potenciales de acción (c) se une con una proteína G (d) envía señales a los núcleos geniculados laterales (e) activa la sustancia P
12. Rotule el diagrama. Consulte la figura 43-18 para comprobar sus respuestas.

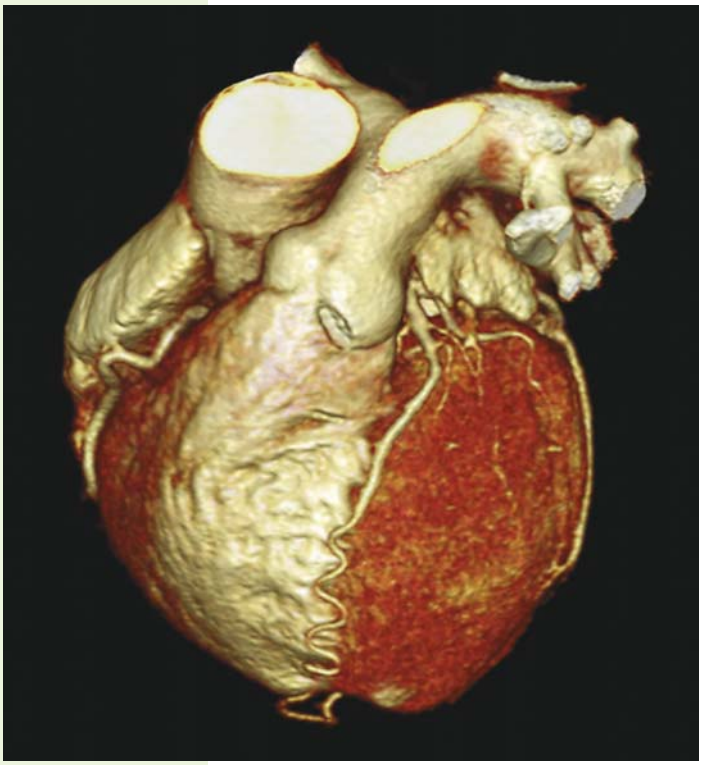


PENSAMIENTO CRÍTICO

1. Si todas las neuronas transmiten el mismo tipo de mensaje, ¿cómo se conoce la diferencia entre sonido y luz? ¿Cómo es posible distinguir entre un dolor intenso y uno leve? ¿Cómo son adaptativas estas discriminaciones?
2. Los catadores pueden identificar muchas variedades de vino o queso al "probarlos". ¿Cómo es posible esto, cuando sólo hay unos cuantos tipos de receptores del gusto? ¿Cómo puede ser adaptativo lo anterior?
3. Diseñe un mecanismo sináptico por el cual el mismo neurotransmisor tenga un efecto excitatorio sobre una célula bipolar en la retina y un efecto inhibitorio sobre otra.
4. **ENLACE DE EVOLUCIÓN.** Las proteínas conocidas como opsinas están presentes en fotorreceptores de todos los receptores sensibles a la luz que han sido estudiados. ¿Qué sugiere esto sobre las relaciones de organismos tan diversos como amibas, platelmintos, langostinos y elefantes?
5. **ENLACE DE EVOLUCIÓN.** Una vez que evolucionó la habilidad para producir imágenes, los ojos evolucionaron relativamente rápido. Conjeture por qué los ojos que forman imágenes evolucionaron rápidamente y ahora están presentes en la mayoría de los grupos animales.

CENGAGENOW™ **Preguntas adicionales están disponibles en Cengage NOW en www.cengage.com/login.**

44 Transporte interno



James D. Mauseth, University of Texas

Tomografía computarizada (TC) a color del corazón humano y algunos de sus vasos sanguíneos. Las grandes estructuras color crema en el centro arriba del corazón son vasos sanguíneos que transportan sangre hacia y desde el corazón. Los finos vasos sanguíneos sobre la superficie de las cámaras son arterias coronarias, que abastecen al músculo cardiaco de sangre oxigenada y nutrientes.

CONCEPTOS CLAVE

44.1 Los artrópodos y la mayoría de los moluscos tienen un sistema circulatorio abierto donde la sangre irriga los tejidos directamente; algunos invertebrados y todos los vertebrados tienen un sistema circulatorio cerrado donde un corazón bombea sangre que circula por un circuito continuo de vasos sanguíneos.

44.2 La sangre de los vertebrados consta de plasma, que transporta nutrientes, desechos, gases y hormonas; eritrocitos, cuya especialidad es transportar oxígeno; leucocitos, que defienden al cuerpo contra enfermedades; y plaquetas, que funcionan en la coagulación de la sangre.

44.3 Los vertebrados tienen tres tipos de vasos sanguíneos principales: las arterias, que alejan la sangre del corazón; capilares; que son vasos de intercambio; y venas, que transportan la sangre de regreso hacia el corazón.

44.4 Durante la evolución de los vertebrados terrestres, adaptaciones en las estructuras del sistema circulatorio separaron la sangre rica en oxígeno de la sangre pobre en oxígeno. Los corazones con cuatro cámaras y circuitos dobles de las aves y mamíferos endotérmicos separan por completo la sangre rica en oxígeno de la sangre pobre en oxígeno.

44.5 El marcapasos en el nódulo sinoatrial inicia cada latido del corazón en los reptiles no aviarios, aves y mamíferos; un latido completo constituye un ciclo cardiaco.

44.6 La presión sanguínea depende del gasto cardiaco, del volumen de la sangre y de la resistencia periférica.

44.7 Junto con la evolución de los pulmones, los vertebrados desarrollaron una doble circulación. La circulación pulmonar conecta el corazón y los pulmones, mientras la circulación sistémica suministra sangre rica en oxígeno a todos los tejidos y órganos del cuerpo.

44.8 El sistema linfático de los vertebrados ayuda a mantener la homeostasis de los líquidos al devolver fluido intersticial a la sangre, y defiende al cuerpo de organismos patógenos.

44.9 Varios factores de riesgo modificables han sido identificados para las enfermedades cardiovasculares, que son la principal causa de muerte en el mundo.

La mayoría de las células requieren un abastecimiento continuo de nutrientes y oxígeno y la eliminación de productos de desecho. En animales muy pequeños, estas necesidades metabólicas se satisfacen por simple **difusión**, el movimiento neto de partículas de una región de mayor concentración a una de menor concentración como resultado del movimiento aleatorio. Una molécula se puede difundir una micra (μm) en menos de un milisegundo (ms), de modo que la difusión es adecuada en distancias microscópicas. En invertebrados que miden sólo una micra de espesor, la difusión es un mecanismo eficaz para distribuir materiales hacia y desde sus células. En consecuencia, muchos invertebrados acuáticos pequeños carecen de sistema circulatorio. El líquido entre las células, denominado **fluido intersticial**, o fluido tisular, irriga las células y constituye un medio para la difusión de oxígeno, nutrientes y desechos.

El tiempo requerido por la difusión aumenta con el cuadrado de la distancia sobre la que ocurre la difusión. Una célula que se encuentra a 10 μm de su fuente de oxígeno (o nutriente) puede recibir oxígeno por difusión en aproximadamente 50 ms, pero una célula que esté a 1000 μm (1 mm) de su fuente de oxígeno podría tener que esperar varios minutos. A esta distancia, una célula no podría sobrevivir si tuviera que depender sólo de la difusión. La evolución de **sistemas circulatorios** especializados permitió a los animales aumentar de tamaño y adquirir el grosor de muchas células. Un sistema circulatorio reduce la distancia de difusión que deben desplazarse los materiales necesarios. Transporta oxígeno, nutrientes, hormonas y otros materiales al fluido intersticial que circunda a todas las células y elimina desechos metabólicos. En la mayoría de los animales, un sistema circulatorio interactúa con cada sistema de órganos en el cuerpo.

La tomografía computarizada (TC) mostrada en la página anterior visualiza el corazón humano y varios vasos sanguíneos. El sistema circulatorio humano, conocido como **sistema cardiovascular**, constituye el tema de muchas investigaciones porque los trastornos cardiovasculares son la causa más importante de fallecimiento en Estados Unidos y en todo el mundo. Un factor de riesgo fundamental para los trastornos cardiovasculares son los elevados niveles de colesterol y lipoproteínas de baja densidad (LBb) en la sangre. Por el contrario, las lipoproteínas de alta densidad (LAD) parecen desempeñar un papel protector, eliminando el exceso de colesterol de la sangre y los tejidos. Las células en el hígado y algunos otros órganos se unen con HDL, eliminan el colesterol y lo utilizan para sintetizar compuestos necesarios.

Los investigadores han identificado un gen en ratones que codifica un receptor de LAD. Cuando los investigadores eliminan este gen, el colesterol aumenta a más del doble. A medida que se descubren nuevos receptores y mecanismos implicados en el transporte y metabolismo de lípidos, funcionan como objetivos para nuevos medicamentos y otros tratamientos para trastornos cardiovasculares.

44.1 TIPOS DE SISTEMAS CIRCULATORIOS

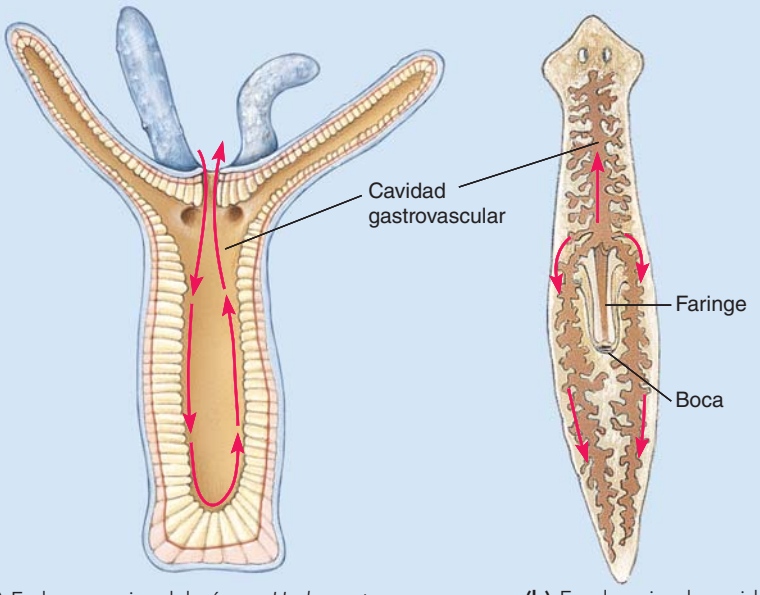
OBJETIVO DE APRENDIZAJE

1 Comparar y contrastar el transporte interno en animales sin sistema circulatorio con el de animales que tienen sistema circulatorio abierto y con el de animales que tienen sistema circulatorio cerrado.

Ningunas estructuras especializadas están presentes en esponjas, cnidarios (hidras, medusas), ctenóforos (*comb jellies*), platelmintos o nematodos (gusanos redondos). En los cnidarios, la cavidad gastrovascular central sirve como órgano circulatorio, así como órgano digestivo (**FIGURA 44-1a**). Cuando el animal se estira y contrae, los movimientos del cuerpo remueven el contenido de la cavidad gastrovascular y ayudan a distribuir nutrientes.

El cuerpo plano de los platelmintos permite un intercambio efectivo de gases por difusión (**FIGURA 44-1b**). Su cavidad gastrovascular ramificada acerca nutrientes a todas las células. Así como en los cnidarios, la circulación es auxiliada por contracciones de los músculos de la pared del cuerpo, que mueven el fluido por toda la cavidad gastrovascular. El sistema excretor ramificado de las planarias proporciona transporte interno de desechos metabólicos que después son expulsados del cuerpo.

El fluido en la cavidad corporal de los nemátodos y otros animales pseudocelomados ayuda a la circulación de materiales. Nutrientes, oxígeno y desechos se disuelven y difunden en este fluido hacia y desde las



(a) En las especies del género *Hydra* y otros cnidarios, los nutrientes circulan a través de la cavidad gastrovascular y entran en contacto con la capa interior de las células del cuerpo. Los nutrientes se difunden por la corta distancia hacia la capa exterior de las células.

(b) En planarias, la cavidad gastrovascular ramificada permite que los nutrientes se aproximen bastante a la mayoría de las células del cuerpo.

FIGURA 44-1 Los invertebrados no tienen sistema circulatorio
La flechas rojas indican la trayectoria de circulación de los nutrientes a través de la cavidad gastrovascular

células. Los movimientos del cuerpo del animal mueven el fluido y así distribuyen estos materiales.

Animales más grandes requieren un sistema circulatorio para la distribución eficiente de materiales. Normalmente, un sistema circulatorio tiene los siguientes componentes: (1) **sangre**, un tejido conectivo que consta de células y fragmentos de células dispersos en el fluido, que suele llamarse *plasma*; (2) un órgano de bombeo, generalmente un **corazón**; y (3) un sistema de **vasos sanguíneos** o espacios por los que circula la sangre. Dos tipos principales de sistemas circulatorios son el abierto y el cerrado.

Muchos invertebrados tienen un sistema circulatorio abierto

Los artrópodos y la mayoría de los moluscos tienen un **sistema circulatorio abierto**, donde el corazón bombea sangre hacia vasos cuyos extremos son abiertos. Su sangre y el fluido intersticial se denominan en conjunto **hemolinfa**. Este fluido se derrama fuera de los extremos abiertos de los vasos sanguíneos, llenando grandes espacios denominados *senos*. Los senos forman el **hemocele** (cavidad de la sangre) que no forma parte del celoma. (En artrópodos y moluscos, el celoma es reducido). La hemolinfa irriga las células del cuerpo directamente. La hemolinfa vuelve a entrar al sistema circulatorio a través de aperturas en el corazón (en los artrópodos) o a través de vasos con extremo abierto que conducen a las branquias (en los moluscos).

En el sistema circulatorio abierto de la mayoría de los moluscos, el corazón tiene tres cámaras (**FIGURA 44-2a**). Las dos *aurículas* reciben hemolinfa de las branquias. Luego, el único ventrículo bombea la hemolinfa rica en oxígeno hacia los vasos sanguíneos que la conducen hacia los largos senos del hemocele. Después de irrigar las células del cuerpo, la hemolinfa pasa hacia vasos que llevan a las branquias, donde es recargada de oxígeno. Luego, la hemolinfa regresa al corazón.

Algunos moluscos, así como artrópodos, tienen un pigmento de hemolinfa, **hemocianina**, que contiene cobre que transporta el oxígeno. Cuando la hemocianina está oxigenada, es de color azul e imparte un color azulado a la hemolinfa de estos animales (¡los de sangre azul originales!)

En los artrópodos, un corazón tubular bombea hemolinfa hacia las arterias, vasos sanguíneos que la entregan a los senos del hemocele (**FIGURA 44-2b**). Luego, la hemolinfa circula a través del hemocele, para volver finalmente a la cavidad pericardial que rodea al corazón. La hemolinfa entra al corazón a través de la ostia, aperturas diminutas equipadas con válvulas que impiden el contraflujo. El ritmo de circulación de hemolinfa aumenta cuando el animal se mueve. Así, cuando un animal está activo y requiere más nutrientes como combustible, su propio movimiento asegura una circulación efectiva.

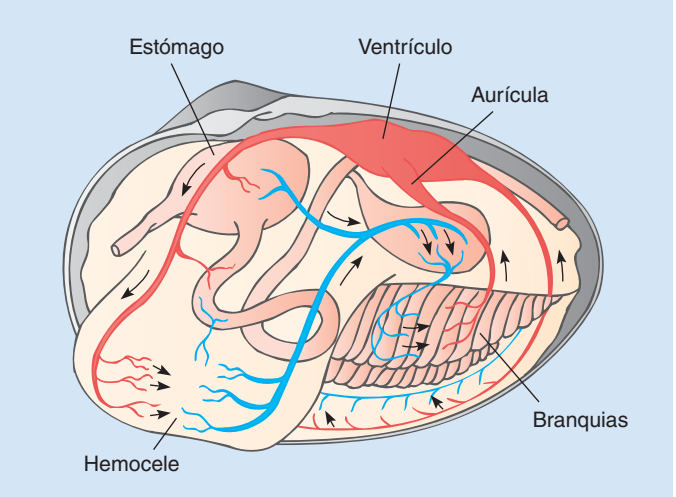
En langostas y otros crustáceos, cuando la hemolinfa circula por las branquias se lleva a cabo un intercambio de gases. Sin embargo, un sistema circulatorio abierto no puede suministrar suficiente oxígeno para mantener el activo estilo de vida de los insectos. La hemolinfa distribuye principalmente nutrientes y hormonas en los insectos. El oxígeno se difunde directamente a las células a través de un sistema de tubos de aire (tráquea) que forman el sistema respiratorio (véase la figura 46-2).

Algunos invertebrados tienen un sistema circulatorio cerrado

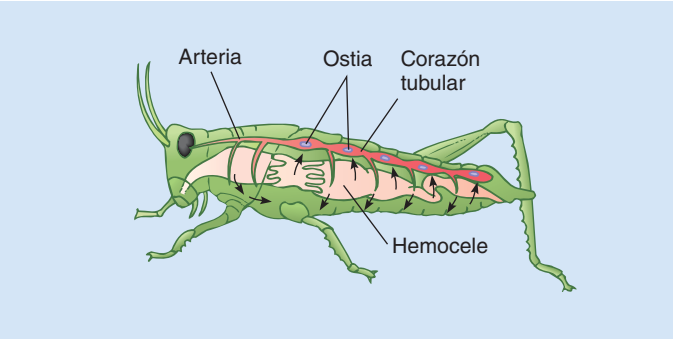
Los anélidos, algunos moluscos (cefalópodos) y los equinodermos tienen un **sistema circulatorio cerrado**. En estos animales, la sangre fluye a través de un circuito continuo de vasos sanguíneos. Las paredes de los vasos sanguíneos más pequeños, los *capilares*, son lo suficientemente delgadas para permitir la difusión de gases, nutrientes y desechos entre la sangre en los vasos y el fluido intersticial que irriga las células.

Los gusanos probóscidos (filum Nemertea) tienen un sistema circulatorio cerrado rudimentario. Su sistema consta de una red completa de vasos sanguíneos pero sin corazón. La circulación de la sangre depende de los movimientos del animal y de contracciones en las paredes de grandes vasos sanguíneos.

Las lombrices y otros anélidos tienen un sistema circulatorio cerrado donde dos vasos sanguíneos principales se extienden a lo largo del cuerpo (**FIGURA 44-3**). El vaso ventral conduce sangre posteriormente, y el vaso dorsal conduce sangre anteriormente. Los vasos dorsal y ventral están conectados por vasos laterales en cada segmento. Ramas de los vasos laterales suministran sangre a la superficie, donde es oxigenada. En la parte anterior del gusano, cinco pares de vasos sanguíneos contráctiles (algunas veces denominados "corazones") conectan los vasos dorsal y ventral. Las con-



(a) En la mayoría de los moluscos, el corazón bombea hemolinfa hacia vasos sanguíneos que la conducen al hemocele. Después de bañar las células, la hemolinfa entra a los vasos que llevan a las branquias. La hemolinfa es recargada de oxígeno y luego es devuelta al corazón.



(b) En los artrópodos, un corazón tubular bombea hemolinfa hacia arterias que la entregan a los senos del hemocele. Después de circular, la hemolinfa vuelve a entrar al corazón a través de la ostia en la pared del corazón.

FIGURA 44-2 ***Animada*** **Sistemas circulatorios abiertos**
En los moluscos y artrópodos, un corazón bombea la sangre hacia arterias que terminan en senos del hemocele. La hemolinfa circula a través del hemocele.

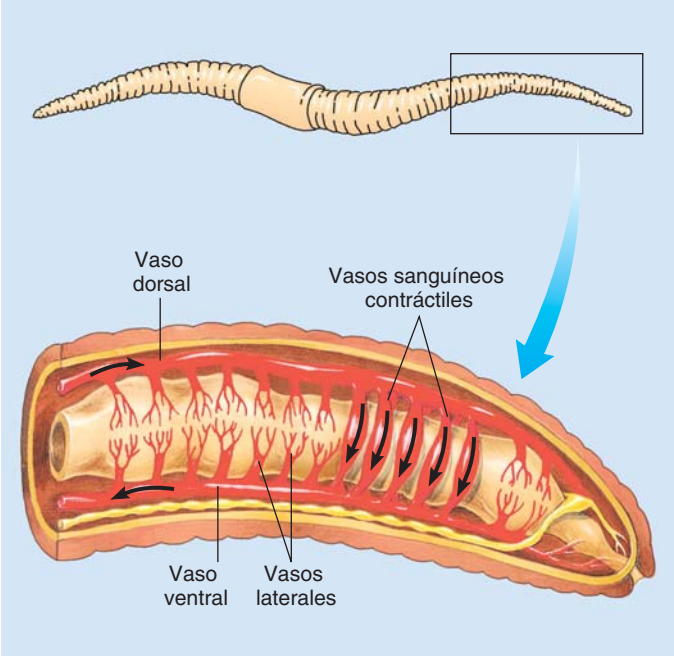


FIGURA 44-3 ***Animada*** **Sistema circulatorio cerrado de la lombriz**

La sangre circula a través de un sistema continuo de vasos sanguíneos. Cinco pares de vasos sanguíneos contráctiles suministran sangre del vaso dorsal al vaso ventral.

tracciones de estos vasos pareados y del vaso dorsal, así como la contracción de los músculos de la pared del cuerpo, hacen circular la sangre. Las lombrices tienen **hemoglobina**, el mismo pigmento rojo que transporta oxígeno en la sangre de los vertebrados. Sin embargo, su hemoglobina no está contenida en las células sanguíneas rojas, sino que está disuelta en el plasma sanguíneo.

Aunque otros moluscos tienen un sistema circulatorio abierto, los rápidos cefalópodos, como el calamar y el pulpo, requieren un medio más eficiente de transporte interno. Cuentan con un sistema cerrado que es aún más efectivo debido a "corazones" accesorios en la base de las branquias, que aceleran el paso de sangre a través de las branquias.

Los vertebrados tienen un sistema circulatorio cerrado

Todos los vertebrados tienen un corazón muscular, ventral, que bombea sangre hacia un sistema cerrado de vasos sanguíneos. Los **capilares**, los vasos sanguíneos más pequeños, tienen paredes muy delgadas que permiten el intercambio de materiales entre la sangre y el fluido intersticial. El sistema circulatorio de los vertebrados consta de corazón, vasos sanguíneos, sangre, linfa, vasos linfáticos y órganos asociados como el timo, el bazo y el hígado. Este sistema lleva a cabo varias funciones:

1. Transporta nutrientes del sistema digestivo y depósitos de almacenamiento a cada célula
2. Transporta oxígeno de estructuras respiratorias (branquias o pulmones) a las células
3. Transporta desechos metabólicos de cada célula a órganos que los excretan
4. Transporta hormonas de las glándulas endocrinas a tejidos objetivo
5. Ayuda a mantener el equilibrio de líquidos.
6. Ayuda a distribuir calor metabólico dentro del cuerpo, lo cual es de utilidad para mantener una temperatura corporal constante en animales endotérmicos
7. Ayuda a mantener un pH idóneo
8. Defiende al cuerpo contra microorganismos invasores

Repaso

- ¿Cómo son transportados los nutrientes y el oxígeno a las células del cuerpo en una *Hydra*, un platelminto, una lombriz, un insecto y una rana?
- ¿Cuál es la diferencia entre un sistema circulatorio abierto y uno cerrado?
- ¿Cuáles son las cinco funciones del sistema circulatorio de los vertebrados?

44.2 SANGRE DE LOS VERTEBRADOS

OBJETIVOS DE APRENDIZAJE

2 Comparar la estructura y función del plasma, células sanguíneas rojas, células sanguíneas blancas y plaquetas.

3 Resumir la secuencia de eventos implicados en la coagulación de la sangre.

En los vertebrados, la sangre consta de un fluido amarillento pálido denominado **plasma**, donde están suspendidas células sanguíneas rojas, células sanguíneas blancas y plaquetas (**FIGURA 44-4** y **TABLA 44-1**). En los humanos el volumen total de la sangre circulante es aproximadamente 5 L en una mujer adulta y aproximadamente 5.5 L en un hombre adulto. Alrededor de 55% del volumen de sangre es plasma. El 45% restante está compuesto por células sanguíneas y plaquetas. Puesto que las células sanguíneas y las plaquetas son más pesadas que el plasma, pueden separarse de éste por centrifugación. El plasma no se separa de las células sanguíneas en el cuerpo debido a que la sangre se mezcla constantemente a medida que circula en los vasos sanguíneos.

El componente líquido de la sangre es el plasma

El plasma consta de agua (92%), proteínas (alrededor de 7%), sales y una variedad de materiales transportados, como gases disueltos, nutrientes, desechos y hormonas. El plasma está en equilibrio dinámico con el fluido intersticial que irriga las células y con el fluido intracelular. Cuando la sangre pasa por los capilares, las sustancias se mueven continuamente hacia dentro y hacia fuera del plasma. Cualquier diferencia con respecto a su composición original indica a uno o más órganos que restaure la homeostasis.

El plasma contiene varios tipos de **proteínas del plasma**, cada una con propiedades y funciones específicas: **fibrinógeno**; **globulinas** alfa, beta y gamma; y **albúmina**. El fibrinógeno es una de las proteínas presentes en el proceso de coagulación. Cuando las proteínas implicadas en este proceso se eliminan del plasma, el líquido que queda se denomina **suero**. Las globulinas alfa incluyen ciertas hormonas y proteínas que transportan hormonas; la protrombina, una proteína que participa en la coagulación de la sangre; y lipoproteínas de alta densidad (LAD), que transportan grasas y colesterol. Las globulinas beta incluyen otras lipoproteínas que transportan grasas y colesterol, así como proteínas que transportan ciertas vitaminas y minerales. La fracción de **globulina gamma** del plasma contiene muchos tipos de anticuerpos que proporcionan inmunidad a enfermedades como sarampión y hepatitis infecciosa. La globulina gamma purificada humana se usa algunas veces para tratar ciertas enfermedades o para reducir la posibilidad de adquirir alguna enfermedad.

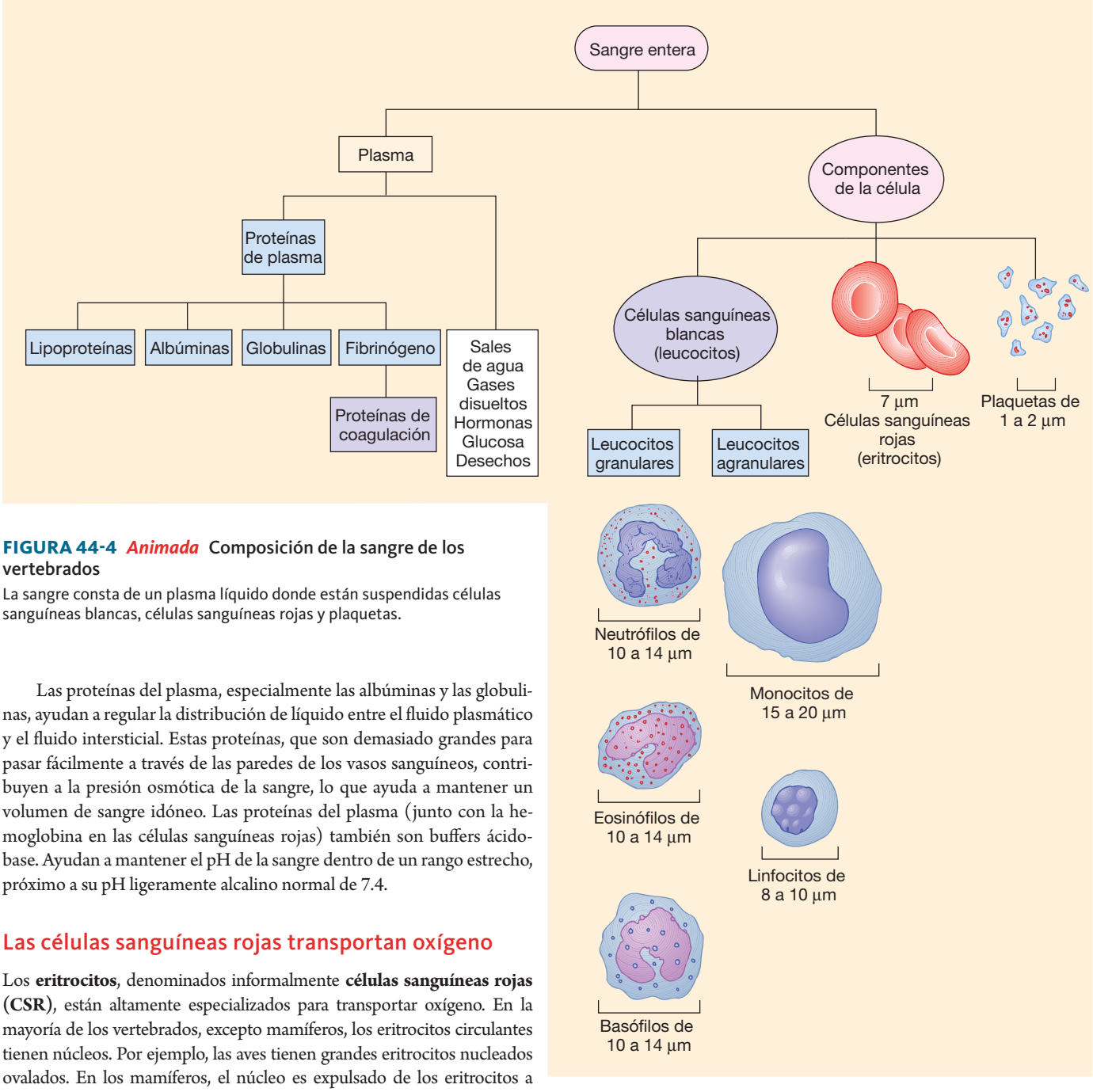


FIGURA 44-4 ***Animada*** **Composición de la sangre de los vertebrados**

La sangre consta de un plasma líquido donde están suspendidas células sanguíneas blancas, células sanguíneas rojas y plaquetas.

Las proteínas del plasma, especialmente las albúminas y las globulinas, ayudan a regular la distribución de líquido entre el fluido plasmático y el fluido intersticial. Estas proteínas, que son demasiado grandes para pasar fácilmente a través de las paredes de los vasos sanguíneos, contribuyen a la presión osmótica de la sangre, lo que ayuda a mantener un volumen de sangre idóneo. Las proteínas del plasma (junto con la hemoglobina en las células sanguíneas rojas) también son buffers ácido-base. Ayudan a mantener el pH de la sangre dentro de un rango estrecho, próximo a su pH ligeramente alcalino normal de 7.4.

Las células sanguíneas rojas transportan oxígeno

Los **eritrocitos**, denominados informalmente **células sanguíneas rojas (CSR)**, están altamente especializados para transportar oxígeno. En la mayoría de los vertebrados, excepto mamíferos, los eritrocitos circulantes tienen núcleos. Por ejemplo, las aves tienen grandes eritrocitos nucleados ovalados. En los mamíferos, el núcleo es expulsado de los eritrocitos a medida que la célula se desarrolla. Cada eritrocito de los mamíferos es un disco flexible bicóncavo de 7 a 8 μm de diámetro y de 1 a 2 μm de espesor. Un marco elástico interno mantiene la forma del disco y permite que la célula se doble y tuerza cuando pasa a través de vasos sanguíneos inclusive más pequeños que su propio diámetro. Su forma bicóncava proporciona una gran razón de área superficial a volumen, lo cual permite la difusión eficiente de oxígeno y dióxido de carbono hacia dentro y hacia fuera de la célula. En un adulto humano, en la sangre circulan alrededor de 30 mil millones de eritrocitos, aproximadamente 5 millones por μL.

Los eritrocitos son producidos dentro de la médula ósea roja de ciertos huesos; vértebras, costillas, esternón, huesos del cráneo y huesos largos. Cuando un eritrocito se desarrolla, produce grandes cantidades de **hemoglobina**, el pigmento transportador de oxígeno que proporciona a la sangre de los vertebrados su color rojo. (El transporte de oxígeno se analiza en el capítulo 46). La vida útil de un eritrocito humano es de aproximadamente 120 días. Cuando la sangre circula por el hígado y el bazo, células fagocitas eliminan los eritrocitos gastados de la circulación. Luego, estos eritrocitos son desarmados y algunos de sus componentes son reciclados. En el cuerpo humano, más de 2.4 millones de eritrocitos son destruidos cada segundo, de modo que un número igual debe producirse en la médula ósea para remplazarlos. La producción de eritrocitos es regulada por la hormona **eritropoyetina**, que liberan los riñones en respuesta a una disminución de oxígeno.

La **anemia** es una deficiencia en hemoglobina (a menudo acompañada por una disminución en el número de eritrocitos). Cuando la hemoglobina es insuficiente, la cantidad de oxígeno transportado es inadecuada para satisfacer las necesidades del cuerpo. Una persona anémica puede quejarse de sentirse débil y puede cansarse fácilmente. Tres causas generales de la anemia son: (1) pérdida de sangre a causa de

TABLA 44-1 Componentes celulares de la sangre

	Rango normal	Función	Patología
Eritrocitos	Hombre: 4.2–5.4 millones /μL Mujer: 3.6–5.0 millones /μL	Transporte de oxígeno; transporte de bióxido de carbono	Muy pocos: anemia Demasiados: policitemia
Plaquetas	150,000–400,000/μL	Esencial para la coagulación	Mal funcionamiento de coagulación; sangrado, generación de moretones con facilidad
Leucocitos	5000–10,000/μL		
Neutrófilos	Alrededor de 60% de leucocitos	Fagocitosis	Demasiados: puede deberse a infecciones bacteriales, inflamación, leucemia mielógena
Eosinófilos	1%–3% de leucocitos	Desempeñan un papel en respuestas alérgicas; liberan proteínas que son tóxicas para gusanos parásitos; liberan compuestos importantes en respuestas inmunes	Demasiados: puede resultar de reacciones alérgicas, infestación de parásitos
Basófilos	1% de leucocitos	Pueden tener algún papel en la prevención de coagulación inapropiada; liberan histamina, que es importante en respuestas inflamatorias	
Linfocitos	25%–35% de leucocitos	Producen anticuerpos; destruyen células extrañas	Los linfocitos atípicos presentes en mononucleosis infecciosas; demasiados puede deberse a leucemia linfocítica, ciertas infecciones virales
Monocitos	6% de leucocitos	Pueden diferenciarse para formar macrófagos o células dendríticas	Pueden aumentar en leucemia monocítica e infecciones fúngicas

una hemorragia o sangrado interno; (2) disminución en la producción de hemoglobina o eritrocitos, como anemia por deficiencia de hierro o anemia perniciosa (que puede ser provocada por deficiencia de vitamina B_{12}); y (3) aumento de ritmo en la destrucción de eritrocitos; las **anemias hemolíticas**, como la anemia drepanocítica (vea el capítulo 16).

Las céluas sanguíneas blancas defienden al cuerpo contra organismos patógenos

Los **leucocitos**, o **células sanguíneas blancas (CSB)**, están especializados en defender al cuerpo contra bacterias dañinas y otros microorganismos. Los leucocitos son células semejantes a amibas capaces de efectuar movimiento independiente. Algunos tipos normalmente se deslizan a través de las paredes de los vasos sanguíneos y penetran en el tejido. La sangre humana contiene tres tipos de leucocitos granulares y dos tipos de leucocitos agranulares (vea la figura 44-4). Ambos tipos son producidos en la médula ósea roja.

Los **leucocitos granulares** están caracterizados por grandes núcleos lobulados y granulares en su citoplasma. Las tres variedades de leucocitos granulares son neutrófilos, eosinófilos y basófilos. Los **neutrófilos**, las células fagocitas más importantes en la sangre, son especialmente adeptos a buscar e ingerir bacterias. También fagocitan células muertas, una tarea de limpieza que es especialmente demandada después de una lesión o infección. La mayoría de los gránulos en los neutrófilos contienen enzimas que digieren material ingerido.

Los **eosinófilos** tienen grandes gránulos que manchan el rojo brillante con eosina, un colorante ácido. Los eosinófilos aumentan en número durante reacciones alérgicas y durante infestaciones parasitarias (por ejemplo, tenias). Los lisosomas de estos leucocitos contienen enzimas como peroxidasas que degradan las membranas celulares de gusanos parásitos y protozoos. Estas sustancias también pueden dañar el tejido normal. Los eosinófilos también producen sustancias que promueven la inflamación.

Los **basófilos** presentan profundos gránulos azules cuando se los tiñe con colorantes básicos. Así como los eosinófilos, estas células desempeñan un papel en reacciones alérgicas. Los basófilos no contienen lisosomas. Los gránulos en su citoplasma contienen **histamina**, una sustancia que dilata los vasos sanguíneos y hace más permeables los capilares. Los basófilos liberan histamina en tejidos lesionados y en respuestas alérgicas. Otros gránulos basófilos contienen **heparina**, que acelera la eliminación de grasa de la sangre después que se ingiere carne alta en grasa. La heparina es un anticoagulante que puede ayudar a evitar que la sangre se coagule de manera incorrecta dentro de los vasos sanguíneos.

Los **leucocitos agranulares** carecen de grandes gránulos distintivos, y sus núcleos tienen forma redonda o de riñón. Dos tipos de leucocitos agranulares son los linfocitos y los monocitos. Algunos **linfocitos** están especializados en producir anticuerpos, mientras otros atacan directamente a invasores extraños como bacterias o virus (lo cual se analiza en el capítulo 45).

Los **monocitos** son los leucocitos más grandes, llegando a medir 20 μm de diámetro. Cuando hay infecciones, los monocitos migran de la sangre hacia los tejidos. Pueden fagocitar células y eliminar moléculas tóxicas. Los monocitos también pueden diferenciarse en células macrófagos o células dendríticas. Los **macrófagos** son grandes células basurero que engullen vorazmente bacterias, células muertas y escombros. Las **células dendríticas** también son células importantes del sistema inmune. Por ejemplo, algunas células dendríticas producen compuestos que ayudan al cuerpo a combatir infecciones virales. Analizaremos los macrófagos y las células dendríticas con más detalle en el capítulo 45.

La sangre humana normalmente tiene alrededor de 7000 leucocitos por μL de sangre (sólo 1 de cada 700 eritrocitos). Cuando hay infecciones bacteriales, el número puede subir abruptamente, de modo que un conteo de leucocitos es de utilidad para efectos de diagnóstico. La proporción de cada tipo de leucocitos es determinada por un conteo diferencial de leucocitos. La distribución normal de éstos se indica en la tabla 44-1.

La **leucemia** es una forma de cáncer donde cada uno de los diversos tipos de leucocitos se multiplica rápidamente dentro de la médula

ósea. Muchas de estas células no maduran, y sus grandes cantidades se agolpan desarrollando eritrocitos y plaquetas, conduciendo a anemia y alteración de la coagulación. Una causa común de muerte por leucemia es la hemorragia interna, especialmente en el cerebro. Otra causa frecuente de muerte es la infección; aunque la cantidad de leucocitos puede aumentar de manera espectacular, las células son inmaduras y anormales, de modo que no pueden defender al cuerpo contra organismos patógenos.

La leucemia se trata con quimioterapia, y algunas veces con radioterapia o trasplante de médula ósea. Gracias a nuevos tratamientos, las tasas de supervivencia para personas con leucemia han aumentado notablemente durante los años recientes, particularmente en niños. Por ejemplo, la tasa de supervivencia para niños menores de cinco años con leucemia linfocítica aguda es superior a 90%.

Las plaquetas funcionan en la coagulación de la sangre

En la mayoría de los vertebrados distintos a los mamíferos, la sangre contiene pequeñas células ovaladas nucleadas denominadas **trombocitos** que funcionan en la coagulación de la sangre. Los mamíferos tienen **plaquetas**, minúsculos paquetes de citoplasma esféricos o en forma de disco sin núcleos. En la sangre humana hay alrededor de 300,000 plaquetas por μL. Las plaquetas son desprendimientos de células de gran tamaño en la médula ósea. Así, una plaqueta no es una célula completa sino un fragmento de citoplasma encerrado por una membrana.

Las plaquetas funcionan en la coagulación de la sangre y también pueden estimular el sistema inmune. Cuando un vaso sanguíneo se corta, se constriñe para reducir la pérdida de sangre. Las plaquetas parchan físicamente la rotura al pegarse a los bordes ásperos del vaso cortado. Cuando las plaquetas comienzan a juntarse, liberan sustancias que atraen a otras plaquetas. Las plaquetas se vuelven pegajosas y se adhieren a fibras de colágeno en la pared del vaso capilar sanguíneo. Aproximadamente 5 minutos después de producida la lesión, forman un tapón de plaquetas, o un coágulo temporal.

Al mismo tiempo que se forma el coágulo temporal, empieza a desarrollarse un coágulo más fuerte y permanente. Más de 30 sustancias químicas interactúan en este complicado proceso. La serie de reacciones que conducen a la coagulación es accionada cuando uno de los factores de la coagulación en la sangre es activado por contacto con el tejido lesionado. En la **hemofilia**, uno de los factores de la coagulación está ausente como resultado de alguna mutación genética heredada (véase el capítulo 16).

La **protrombina**, una proteína del plasma elaborada en el hígado, requiere vitamina K para su producción. En presencia de factores de la coagulación, iones de calcio y compuestos liberados desde las plaquetas, la protrombina es convertida en **trombina**. Luego, la trombina cataliza la conversión de la proteína del plasma soluble **fibrinógeno** en una proteína insoluble, **fibrina**. Una vez formada, la fibrina se polimeriza, produciendo largos hilos que se adhieren a la superficie dañada del vaso sanguíneo y forman la correa del coágulo. Estos hilos atrapan células de sangre y plaquetas, lo que ayuda a reforzar el coágulo. El proceso de coagulación se resume en la **FIGURA 44-5**.

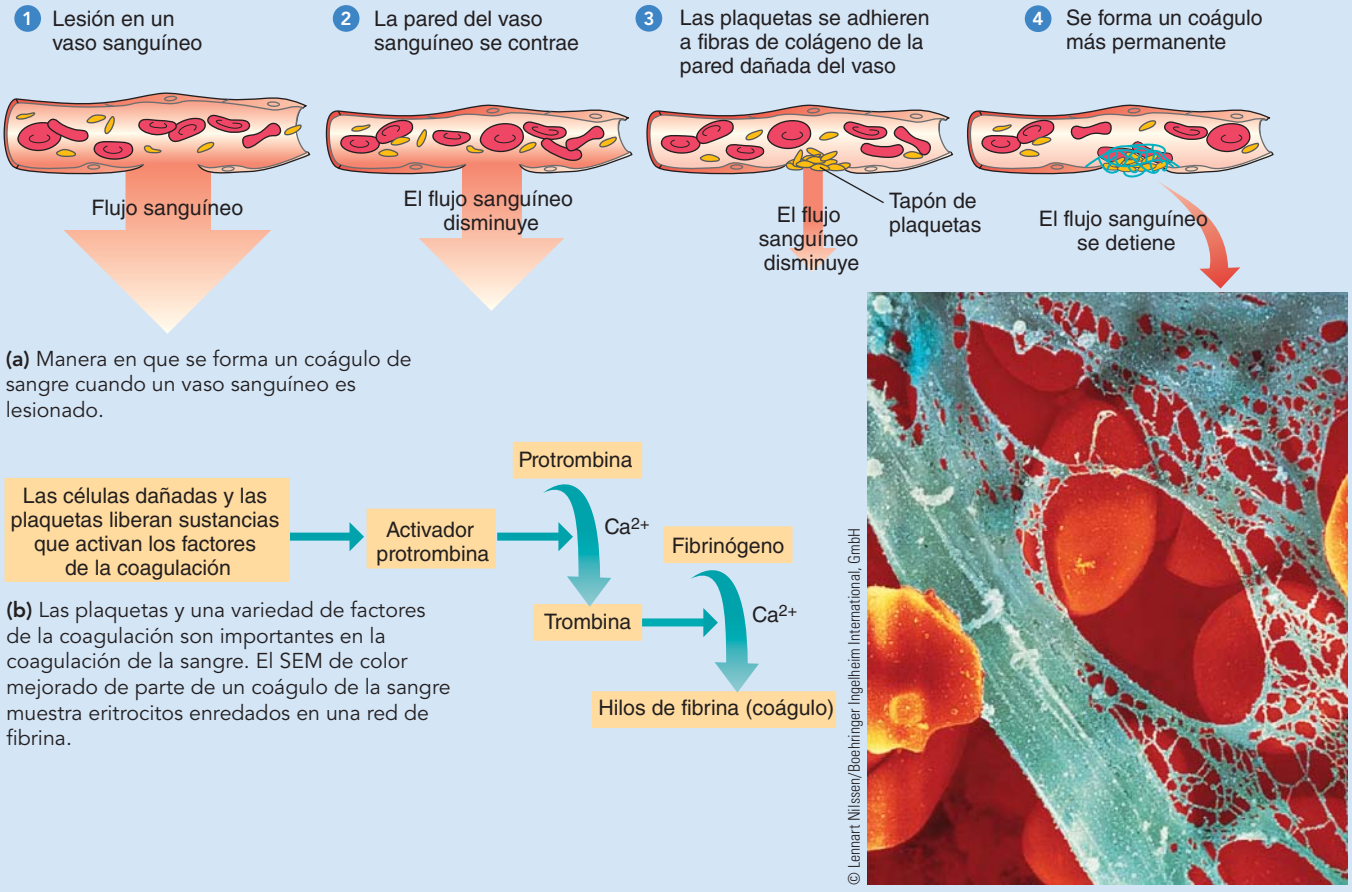
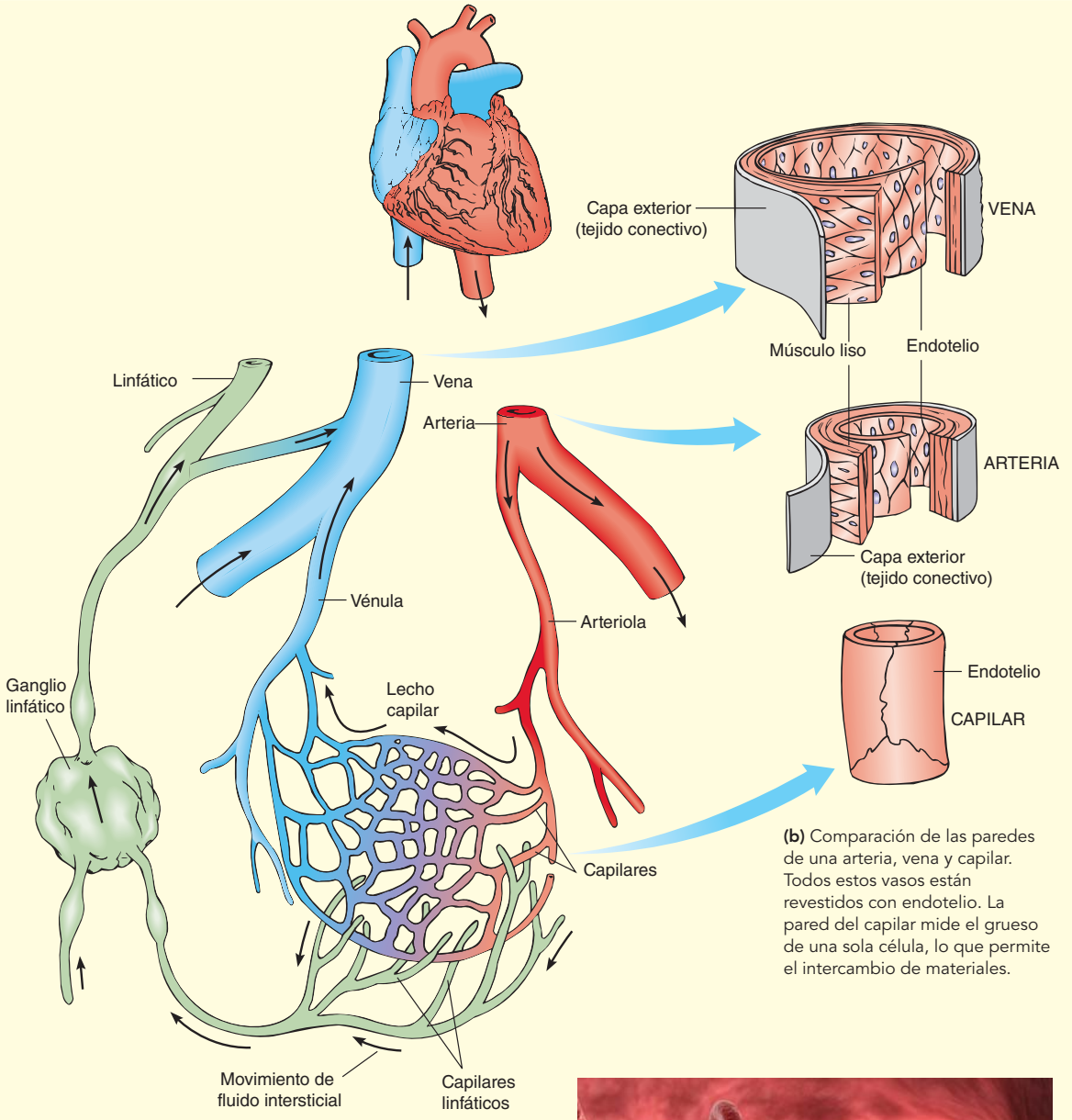


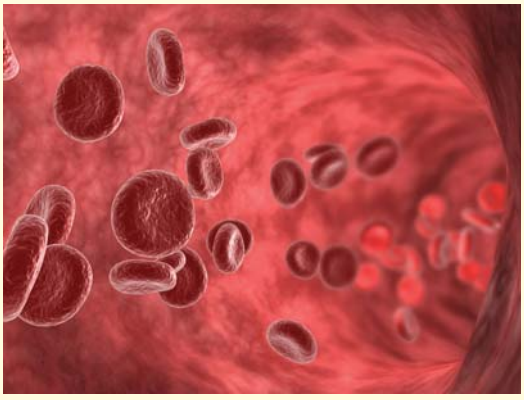
FIGURA 44-5 Coagulación de la sangre

PUNTO CLAVE La estructura de la pared de cada tipo de vaso sanguíneo está adaptada para la función particular del vaso; por ejemplo, a través de las delgadas paredes de los capilares se intercambian materiales.



(a) El corazón bombea sangre hacia las arterias. Luego, la sangre fluye por las arteriolas, capilares y venas, que la regresan al corazón. Algo de plasma sale de los capilares y se vuelve fluido intersticial. Los vasos linfáticos devuelven el exceso de fluido intersticial a la sangre a través de ductos que conducen a grandes venas en la región del hombro. Los vasos sanguíneos con sangre rica en oxígeno se muestran en rojo. Los vasos sanguíneos con sangre pobre en oxígeno se muestran en azul.

(b) Comparación de las paredes de una arteria, vena y capilar. Todos estos vasos están revestidos con endotelio. La pared del capilar mide el grueso de una sola célula, lo que permite el intercambio de materiales.



© Normanblue/Dreamstime

(c) Micrografía de eritrocitos pasando a través de capilares en una sola fila.

FIGURA 44-6 *Animada* Sangre y vasos linfáticos

Repaso

- ¿Cuáles son las funciones de los grupos principales de proteínas del plasma?
- ¿Cuál es la función de los eritrocitos? ¿Y la de los neutrófilos?
- ¿Cuáles son los pasos más importantes en la coagulación de la sangre?

44.3 VASOS SANGUÍNEOS DE LOS VERTEBRADOS

OBJETIVO DE APRENDIZAJE

4 Comparar la estructura y función de diferentes tipos de vasos sanguíneos, incluyendo arterias, arteriolas, capilares y venas.

El sistema circulatorio de los vertebrados incluye tres tipos principales de vasos sanguíneos: arterias, capilares y venas (**FIGURA 44-6**). Una **arteria** transporta sangre lejos de una cámara cardiaca hacia otros tejidos. Cuando una arteria entra en un órgano, se divide en muchas ramas pequeñas denominadas **arteriolas**. Las arteriolas suministran sangre hacia los **capilares** microscópicos. Después que la sangre circula por redes de capilares dentro de un órgano o tejidos, los capilares se unen para formar **venas** que canalizan la sangre de vuelta al corazón.

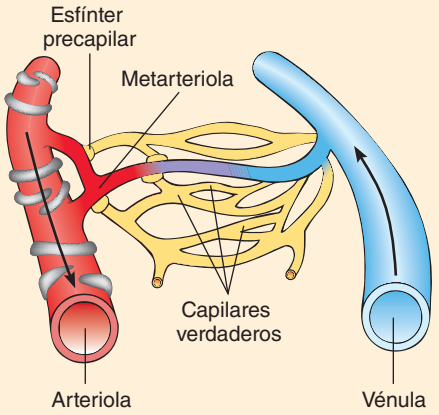
La pared de una arteria o vena consta de tres capas (vea la figura 44-6b). La capa más interna, que reviste el vaso sanguíneo, consta principalmente de **endotelio**, un tejido semejante al epitelio escamoso (vea el capítulo 39). La capa de en medio es tejido conectivo y células de músculo liso, y la capa externa es tejido conectivo rico en fibras elásticas y colágenas.

Los gases y nutrientes no pueden pasar a través de las gruesas paredes de las arterias y venas. Los materiales se intercambian entre la sangre y el fluido intersticial que irriga las células a través de las paredes de los capilares, cuyo espesor mide lo que una sola célula gruesa. Las redes de capilares en el cuerpo son tan extensas que por lo menos uno de estos vasos diminutos está localizado cerca de cada célula en el cuerpo. La longitud total de todos los capilares en el cuerpo se ha estimado en ¡más de 96,000 km!

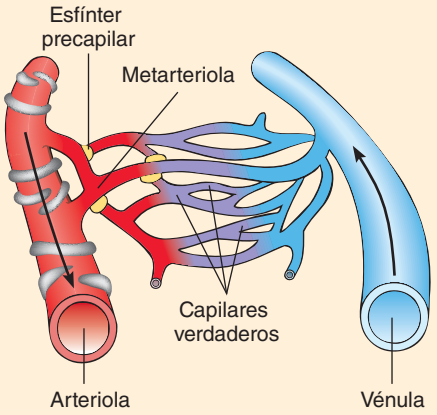
El músculo liso en la pared de la arteriola puede constreñirse (**vasoconstricción**) o relajarse (**vasodilatación**), cambiando el radio de la arteriola. Estos cambios ayudan a mantener una presión sanguínea apropiada y ayudar a controlar el volumen de sangre que pasa a un tejido particular. Los cambios en el flujo sanguíneo son regulados por el sistema nervioso en respuesta a las necesidades metabólicas del tejido, así como por las demandas del cuerpo como un todo. Por ejemplo, cuando un tejido es metabolizado rápidamente, necesita más nutrientes y oxígeno. Cuando se hace ejercicio, las arteriolas dentro de los músculos esqueléticos se dilatan, aumentando en más de 10 veces la cantidad de sangre que circula hacia estos tejidos musculares.

Si todos los vasos capilares sanguíneos de una persona se dilatasen al mismo tiempo, la persona no tendría sangre suficiente para llenarlos completamente. En condiciones normales, el hígado, los riñones y el cerebro reciben la parte del león de sangre. No obstante, si repentinamente ocurriese una emergencia que requiriese acción rápida, la sangre sería desviada rápidamente en favor del corazón y los músculos. En una ocasión así, el sistema digestivo y los riñones pueden arreglárselas con menos sangre porque no son cruciales en la respuesta a la crisis.

Los pequeños capilares que unen directamente las arteriolas con las vénulas (venas pequeñas) son **metarteriolas**. Los verdaderos capilares se bifurcan a partir de las metarteriolas y luego vuelven a reunirse con éstas (**FIGURA 44-7**). Los verdaderos capilares también están interconectados entre sí. Siempre que un capilar se bifurca de una metarteriola, una célula de músculo esquelético sirve como *esfínter precapilar* que se abre y cierra continuamente, dirigiendo la sangre primero a una y luego a otra sección del tejido. Estos esfínteres precapilares (junto con el músculo liso en las paredes de las arterias y las arteriolas) regulan el suministro de sangre a cada órgano y sus subdivisiones.



(a) Esfínteres cerrados. Cuando un tejido está inactivo, sólo sus metarteriolas están abiertas.



(b) Esfínteres abiertos. Cuando el tejido se vuelve activo, un decremento en la tensión del oxígeno en el tejido relaja los esfínteres precapilares y los capilares se abren. Este proceso incrementa el suministro de sangre y así la entrega de nutrientes y oxígeno al tejido activo.

FIGURA 44-7 Flujo de sangre a través de una red de capilares
Cuando el tejido se vuelve activo, el patrón de flujo sanguíneo a través de su red de capilares cambia.

Repaso

- Compare las funciones de las arterias, los capilares y las venas.
- ¿Cómo funcionan las arteriolas para mantener la homeostasis?

44.4 EVOLUCIÓN DEL SISTEMA CARDIOVASCULAR DE LOS VERTEBRADOS

OBJETIVO DE APRENDIZAJE

5 Seguir la evolución del sistema cardiovascular de los vertebrados desde los peces hasta los mamíferos.

El sistema cardiovascular de los vertebrados se ha modificado en el transcurso de la evolución, como cuando el sitio de intercambio de gases se desplazó de las branquias a los pulmones y cuando ciertos vertebrados se volvieron animales activos, endotérmicos con tasas metabólicas más altas. El corazón de los vertebrados tiene una o dos **aurículas**, cámaras que reciben sangre que regresa de los tejidos, y uno o dos **ventrículos** que bombean sangre hacia las arterias (**FIGURA 44-8**). Los vertebrados de algunos grupos tienen cámaras adicionales.

El corazón de los peces tiene una aurícula y un ventrículo. La aurícula bombea sangre hacia el ventrículo, que bombea sangre hacia un único circuito de vasos sanguíneos. La sangre es oxigenada cuando pasa a través de capilares en las branquias. Después que la sangre circula a través de los capilares de las branquias, su presión es baja, de modo que la sangre pasa muy lentamente a los otros órganos. Los movimientos natatorios del pez facilitan la circulación. La sangre que regresa al corazón tiene bajo contenido de oxígeno. Un delgado seno venoso recibe sangre que regresa de los tejidos y la bombea hacia la aurícula.

En los anfibios, la sangre circula a través de un circuito doble: la **circulación pulmonar** y la **circulación sistémica**. La sangre rica en oxígeno y la sangre pobre en oxígeno se mantienen separadas de alguna manera. El corazón de los anfibios tiene dos aurículas y un ventrículo. Un *seno venoso* reúne sangre pobre en oxígeno que regresa de las venas y la bombea hacia la aurícula derecha. La sangre que regresa de los pulmones pasa directamente hacia la aurícula izquierda.

Ambas aurículas bombean hacia el único ventrículo, pero la sangre pobre en oxígeno es bombeada hacia fuera del ventrículo antes que entre sangre rica en oxígeno. La sangre pasa hacia una arteria, el *cono arterioso*, equipado con un pliegue que mantiene separada la sangre. Gran cantidad de sangre pobre en oxígeno es dirigida hacia la circulación pulmonar, que la entrega a los pulmones y la piel, donde es recargada de oxígeno. La circulación sistémica entrega sangre rica en oxígeno hacia las arterias que la conducen a los varios tejidos del cuerpo.

La mayoría de los reptiles no avianos también tienen un doble circuito de flujo sanguíneo, hecho más eficiente por una pared que divide parcialmente los ventrículos. (En este análisis, las aves se consideran por separado de otros reptiles). La mezcla de sangre rica en oxígeno y sangre pobre en oxígeno es minimizada por la sincronización de las contracciones de los lados izquierdo y derecho del corazón y por diferencias de presión. En los cocodrilos y lagartos, la pared entre los ventrículos es completa, de modo que el corazón consta de dos aurículas separadas y dos ventrículos separados. Así, entre los reptiles no avianos primero evolucionó un corazón de cuatro cámaras. En contraste con las aves y los mamíferos, los anfibios y los reptiles no avianos no ventilan sus pulmones continuamente. En consecuencia, sería ineficiente bombear continuamente sangre a través de la circulación pulmonar. Las derivaciones entre los dos lados del corazón permiten la distribución de sangre hacia los pulmones según sea necesario.

En todas las aves y los mamíferos (y en las variedades de cocodrilos), el *tabique* (pared) entre los ventrículos es completo. Los biólogos conjeturan que el corazón completamente dividido evolucionó dos veces durante el transcurso de la evolución de los vertebrados; primero en el clado de los cocodrilos-aves y luego independientemente en los mamíferos. El tabique entre los ventrículos evita que la sangre rica en oxígeno en la cámara izquierda se mezcle con la sangre pobre en oxígeno en la cámara derecha. El cono arterioso se dividió y se convirtió en la base de la **aorta** (la arteria más grande) y en la arteria pulmonar. No hay seno venoso como una cámara por separado, aunque permanece un vestigio en el *nodo sinoauricular* (el marcapasos).

La separación completa de los lados derecho e izquierdo del corazón requiere que la sangre pase por el corazón dos veces cada que da una vuelta al cuerpo. El doble circuito completo permite que las aves y los mamíferos mantengan presiones sanguíneas relativamente altas en la circulación sistémica y presiones modestas en la circulación pulmonar. La presión más alta es necesaria para una circulación sanguínea eficiente a través del cuerpo. No obstante, los delicados sacos de aire y los capilares de los pulmones podrían ser dañados por esta presión.

El doble circuito circulatorio suministra materiales a los tejidos de manera rápida y eficientemente. Puesto que su sangre contiene más oxígeno por unidad de volumen y circula más rápido que en otros vertebrados, los tejidos de las aves y los mamíferos reciben más oxígeno. Como resultado, estos animales pueden mantener una tasa metabólica más alta y una temperatura corporal constante, inclusive en entornos fríos.

El patrón de circulación sanguínea en aves y mamíferos puede resumirse como sigue:

venas (conducen la sangre desde los órganos) ⟶ aurícula derecha ⟶ ventrículo derecho ⟶ arterias pulmonares ⟶ capilares en los pulmones ⟶ venas pulmonares ⟶ aurícula izquierda ⟶ ventrículo izquierdo ⟶ aorta ⟶ arterias (conducen sangre a los órganos) ⟶ arteriolas ⟶ capilares ⟶ venas

Repaso

- ¿Cuáles son algunas de las adaptaciones principales que ocurrieron en la evolución del sistema cardiovascular de los vertebrados?

44.5 EL CORAZÓN HUMANO

OBJETIVOS DE APRENDIZAJE

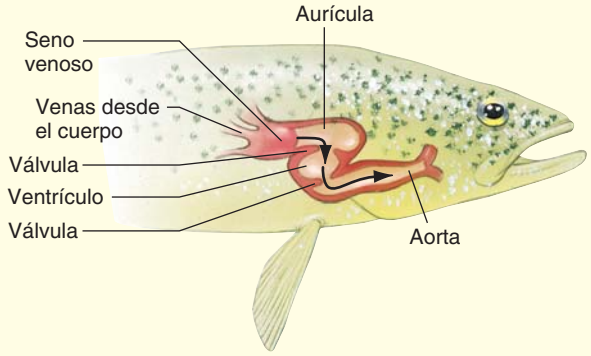
6 Describir la estructura y función del corazón humano. (Incluya el sistema de conducción cardiaca en su respuesta).

7 Seguir los eventos del ciclo cardiaco y relacionar los sonidos del corazón normal con estos eventos.

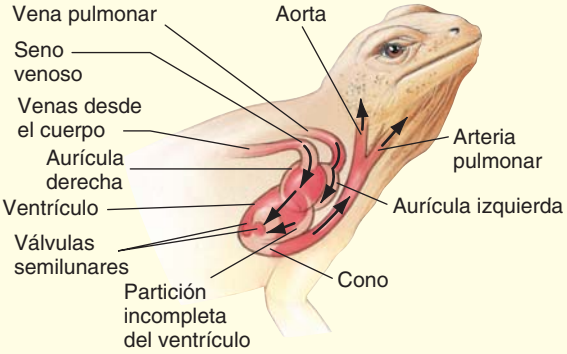
8 Definir *gasto cardiaco*, describir cómo es regulado e identificar factores que lo afectan.

El corazón humano, no más grande que un puño y menos de medio kilogramo de peso, es un órgano extraordinario que late alrededor de 2.5 miles de millones de veces durante una vida media, bombeando aproximadamente 300 millones de litros de sangre. Para satisfacer las ne-

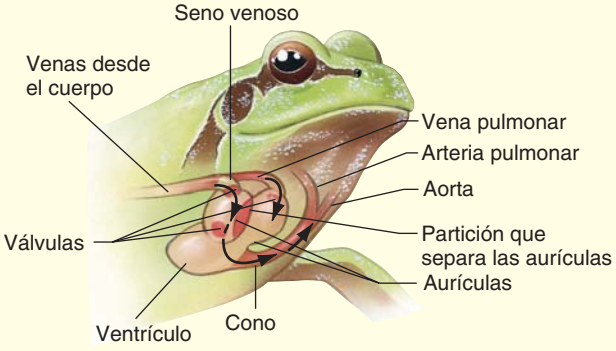
PUNTO CLAVE **El corazón con cuatro cámaras y doble circuito que separa sangre rica en oxígeno de sangre pobre en oxígeno son adaptaciones importantes que evolucionaron cuando los vertebrados se diversificaron y algunos se volvieron animales activos, terrestres y endotérmicos.**



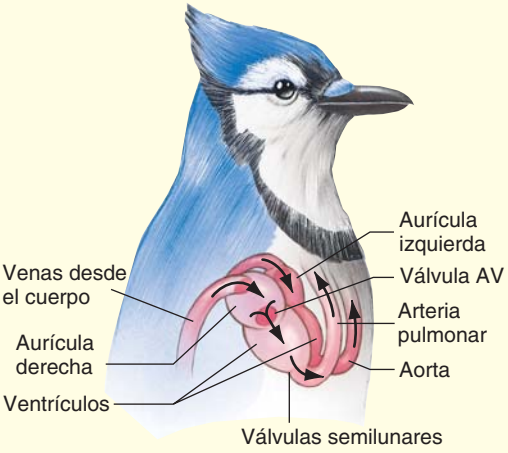
(a) Peces. La única aurícula y el ventrículo del corazón de los peces son parte de un solo circuito de flujo sanguíneo.



(c) Reptiles (excepto aves). El corazón de los reptiles tiene dos aurículas y dos ventrículos. En la mayoría de los reptiles no avianos, la pared que separa los ventrículos es incompleta, de modo que la sangre de las cámaras derecha e izquierda se mezcla en alguna medida. En los cocodrilos y lagartos, el tabique es completo y el corazón consta de cuatro cámaras separadas.



(b) Anfibios. En los anfibios, el corazón consta de dos aurículas y un ventrículo; la sangre circula a través de un circuito doble.



(d) Aves y mamíferos. En aves y mamíferos, dos aurículas y dos ventrículos separan la sangre rica en oxígeno de la sangre pobre en oxígeno.

FIGURA 44-8 Evolución del sistema cardiovascular de los vertebrados

cesidades cambiantes del cuerpo, el corazón puede variar su gasto desde 5 litros hasta más de 20 litros de sangre por minuto.

El corazón humano es un órgano muscular hueco localizado en la cavidad torácica directamente bajo el esternón. Su pared consta principalmente de músculo cardiaco sujeto a un marco de fibras de colágeno. El **pericardio**, un saco de tejido conectivo duro, encierra al corazón. Una capa lisa de endotelio cubre la superficie interior del pericardio y la superficie exterior del corazón. Entre estas dos superficies hay una pequeña **cavidad pericardial** llena de líquido, lo que reduce la fricción a un mínimo cuando late el corazón.

Una pared, o **septum**, separa la aurícula y el ventrículo derechos de la aurícula y el ventrículo izquierdos. Entre las aurículas, la pared se denomina **tabique interauricular**; entre los ventrículos, **tabique interventricular**. Una depresión poco profunda, la **fosa oval**, en el tabique interauricular indica el sitio donde una apertura, el **foramen oval**, estaba localizada en el corazón fetal. En el feto, el foramen oval deja que la sangre pase directamente de la aurícula derecha a la izquierda, de modo que muy poca pasa a los pulmones no funcionales. Una pequeña bolsa muscular, denominada **aurícula**, está en la superficie superior de cada aurícula.

Para impedir que la sangre fluya en sentido contrario, el corazón tiene válvulas que se cierran automáticamente (**FIGURA 44-9**). La válvula entre la aurícula derecha y el ventrículo derecho se denomina **válvula atrioventricular derecha (AV)** o **válvula tricúspide**. La **válvula AV izquierda** (entre la aurícula izquierda y el ventrículo izquierdo) es la **válvula mitral**, o **válvula bicúspide**. Las válvulas AV se mantienen

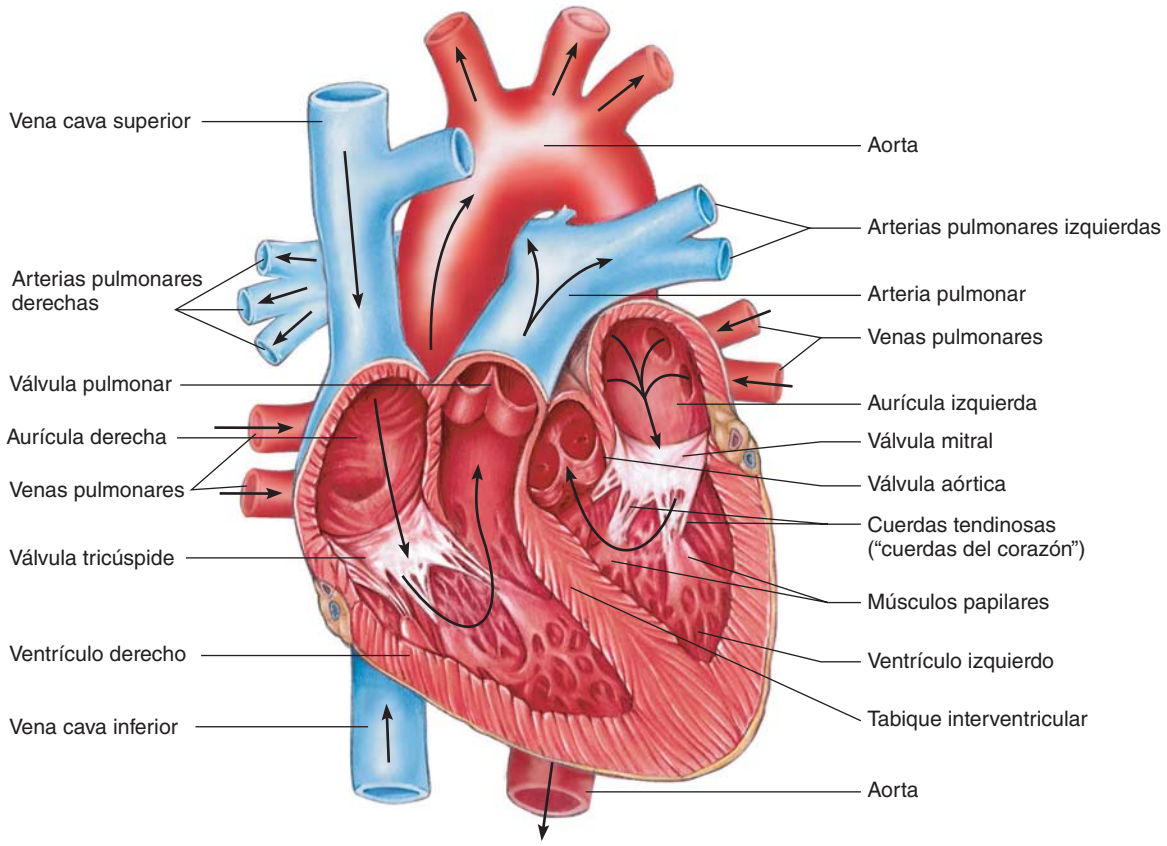


FIGURA 44-9 ***Animada*** **Sección a través del corazón humano que muestra las válvulas**
Observe las aurículas derecha e izquierda, que reciben sangre, y los ventrículos derecho e izquierdo, que bombean sangre hacia las arterias. Las flechas indican la dirección del flujo sanguíneo.

en su sitio por medio de cuerdas gruesas, o "fibras del corazón", las **cuerdas tendinosas**. Estas cuerdas sujetan las válvulas a los músculos papilares que se proyectan desde las paredes de los ventrículos.

Cuando la sangre que regresa de los tejidos llena las aurículas, la presión sanguínea sobre las válvulas AV las obliga a abrirse hacia los ventrículos, llenándolos de sangre. Cuando los ventrículos se contraen, la sangre es obligada de nuevo contra las válvulas AV, empujándolas cerradas. La contracción de los músculos papilares y la tensión de las cuerdas tendinosas evita que las válvulas se abran de regreso hacia las aurículas. Estas válvulas son como puertas oscilatorias que se abren en una sola dirección.

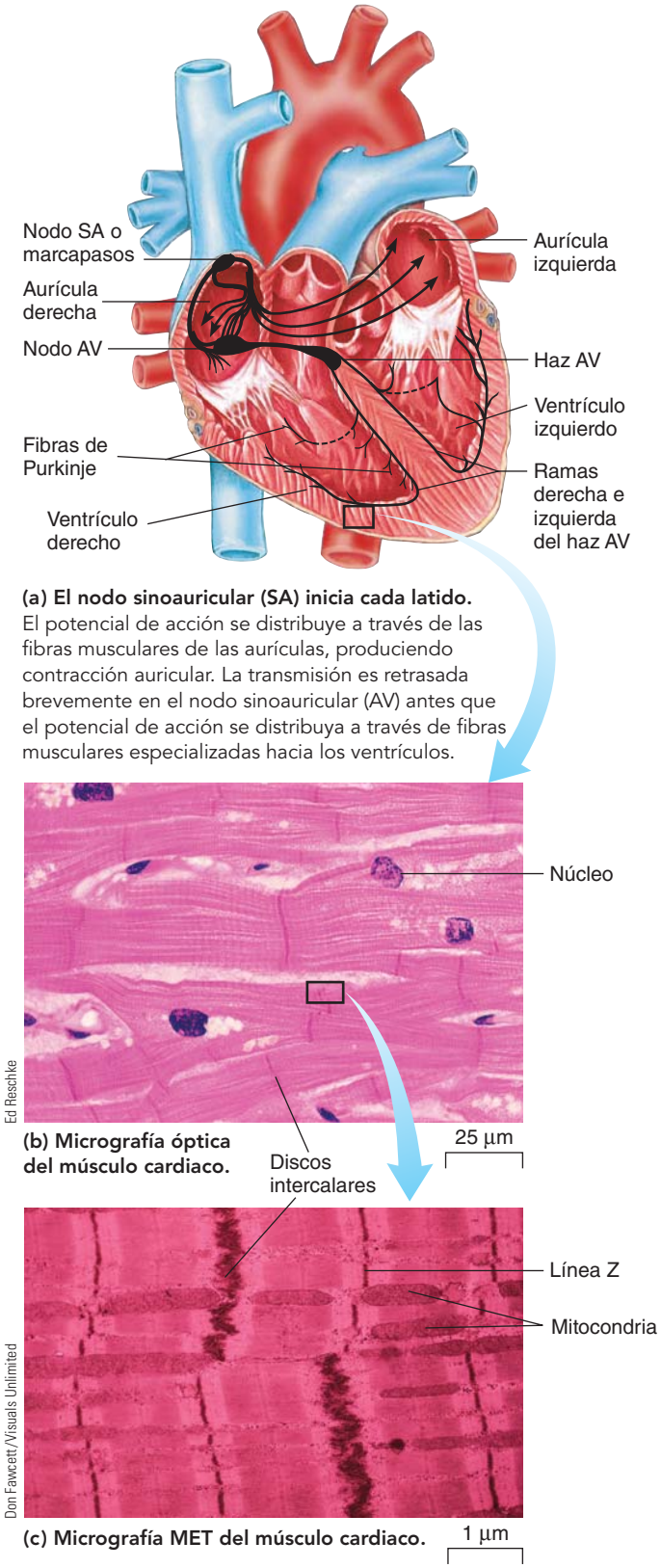
Las **válvulas semilunares** (así denominadas por sus aletas, cuya forma es como media luna) vigilan las salidas del corazón. La válvula semilunar entre el ventrículo izquierdo y la aorta es la **válvula aórtica**, y la que está entre el ventrículo derecho y la arteria pulmonar es la **válvula pulmonar**. Cuando la sangre pasa por los ventrículos, las aletas de las válvulas semilunares son empujadas a un lado y no ofrecen resistencia al flujo sanguíneo. Pero cuando los ventrículos están relajados y llenándose de sangre proveniente de las aurículas, la presión arterial en las arterias es más alta que la de los ventrículos. Entonces, la sangre llena las bolsas de las válvulas, estirándolas a través de la arteria, de modo que la sangre no puede circular de regreso hacia el ventrículo.

Cada latido del corazón es iniciado por un marcapasos

Las películas de horror a menudo presentan una escena donde el corazón separado del cuerpo humano sigue latiendo. Los guionistas de estas historias en realidad tienen conocimientos fácticos para sus fantasías exageradas porque un corazón cuidadosamente retirado del cuerpo puede seguir latiendo durante muchas horas si se le mantiene en un líquido nutritivo y oxigenado. Esto es posible porque las contracciones del músculo cardiaco empiezan en el interior del músculo en sí y pueden ocurrir independientemente de cualquier inervación (**FIGURA 44-10a**).

Las células del músculo cardiaco están unidas en sus extremos por gruesas bandas denominadas **discos intercalares** (**FIGURAS 44-10b** y **c**). Estas uniones complicadas contienen *uniones de brecha.* Recuérdese por el capítulo 5 que en estas uniones, dos células se conectan a través de poros. Las uniones de brecha revisten gran importancia fisiológica porque ofrecen muy poca resistencia al paso de un potencial de acción. Los iones se mueven con más facilidad a través de las uniones de brecha, permitiendo que toda la masa auricular (o ventricular) se contraiga como una célula gigante.

En comparación con un músculo esquelético cuyos potenciales de acción suelen durar de 1 a 2 milisegundos, los potenciales de acción del músculo cardiaco duran mucho más: varios cientos de milisegundos. Los canales de Ca^{2+} activado por voltaje se abren durante la despolarización de las fibras musculares cardiacas. La entrada de CA^{2+} contribuye al mayor tiempo de despolarización. Otro factor es un canal tipo K^+ que permanece abierto cuando la célula está en su potencial de reposo pero se cierra durante la despolarización, alargando el tiempo de despolarización al disminuir la permeabilidad de la membrana al K^+. Con base en experimentos realizados sobre fibras musculares cardiacas aisladas, los investigadores determinaron que la contracción espontánea resulta de la combinación de una lenta disminución en la permeabilidad al K^+ y un lento incremento en la permeabilidad al Na^+ y Ca^{2+}.



(a) El nodo sinoauricular (SA) inicia cada latido. El potencial de acción se distribuye a través de las fibras musculares de las aurículas, produciendo contracción auricular. La transmisión es retrasada brevemente en el nodo sinoauricular (AV) antes que el potencial de acción se distribuya a través de fibras musculares especializadas hacia los ventrículos.

Ed Reschke

(b) Micrografía óptica del músculo cardiaco.

Don Fawcett/Visuals Unlimited

(c) Micrografía MET del músculo cardiaco.

FIGURA 44-10 ***Animada*** **Sistema de conducción del corazón**
Cuando las células del marcapasos inician potenciales de acción en el nodo SA, las uniones de brecha dentro de los discos intercalares permiten que los impulsos se distribuyan de una fibra muscular cardiaca a la siguiente dentro de las aurículas (y dentro de los ventrículos). Las aurículas (y luego los ventrículos) se contraen como una unidad funcional.

Un sistema de conducción especializado asegura que el corazón lata a un ritmo regular y efectivo. Cada latido es iniciado por el **marcapasos**, una pequeña masa de fibras del músculo cardiaco especializadas que se encuentran en el **nodo sinoauricular (SA)**. El nodo SA está localizado en la pared posterior de la aurícula derecha cerca de la apertura de una gran vena, la vena cava superior. El potencial de acción en el nodo SA es activado principalmente por la apertura de canales de Ca^{2+}. Los extremos de las fibras del nodo SA se unen con fibras musculares auriculares normales, de modo que cada potencial de acción se difunde a través de las fibras del músculo cardiaco de ambas aurículas, produciendo contracciones auriculares.

Un grupo de fibras musculares auriculares conduce el potencial de acción directamente al **nodo atrioventricular (AV)**, ubicado en la aurícula derecha a lo largo de la parte inferior del tabique. Aquí la transmisión es retrasada brevemente de modo que la aurícula termina de contraerse antes que los ventrículos comiencen a contraerse. A partir del nodo AV, el potencial de acción se difunde hacia fibras musculares especializadas que forman el **haz AV**. Este haz se divide, enviando ramas hacia cada ventrículo. Las fibras de las ramas del haz se dividen aún más, formando finalmente *fibras de Purkinje*. Estas fibras conducen los impulsos a las fibras musculares de ambos ventrículos.

nodo SA ⟶ fibras musculares auriculares (las aurículas se contraen) ⟶ nodo AV ⟶ haz AV ⟶ los haces derecho e izquierdo se ramifican ⟶ fibras de Purkinje ⟶ conduce impulsos a fibras musculares de ambos ventrículos ⟶ los ventrículos se contraen

Cuando cada onda de contracción se difunde a través del corazón, corrientes eléctricas circulan hacia los tejidos que rodean al corazón y sobre la superficie del cuerpo. Al colocar electrodos sobre la superficie del cuerpo en lados opuestos del corazón, un médico puede amplificar y grabar la actividad eléctrica. La gráfica producida se denomina **electrocardiograma (EKG** o **ECG)**. Anormalidades en el ECG indican trastornos en el corazón o en su ritmo. Por ejemplo, en el **bloqueo cardiaco**, la transmisión de impulsos es retrasada o bloqueada en algún punto del sistema de conducción. **Marcapasos artificiales** pueden ayudar a los pacientes que padecen bloqueos cardiacos severos. El marcapasos es implantado por debajo de la piel y sus electrodos se conectan al corazón. Este aparato proporciona impulsos rítmicos regulares que evitan el bloqueo y activan el corazón.

El ciclo cardiaco consta de periodos alternos de contracción y relajamiento

Cada minuto, el corazón late alrededor de 70 veces. Un latido completo del corazón se lleva a cabo en aproximadamente 0.8 s y se denomina **ciclo cardiaco**. La porción del ciclo en que ocurre la contracción se denomina **sístole**; el período de relajamiento es la **diástole**. La **FIGURA 44-11** muestra la secuencia de eventos que ocurren durante un ciclo cardiaco.

Cuando el latido del corazón se escucha con un estetoscopio, pueden oírse dos sonidos cardiacos principales, "bum-pum" que se repiten rítmicamente. Estos sonidos resultan del cierre de las válvulas cardiacas. Cuando las válvulas se cierran, producen turbulencia en el flujo sanguíneo que establecen vibraciones en las paredes de las cámaras del corazón. El primer sonido del corazón, "bum", es de bajo tono, no muy fuerte, y de bastante larga duración. Es ocasionado principalmente por el cierre de las válvulas AV (mitral y tricúspide) e indica el inicio de la sístole ventricular. El sonido "bum" es rápidamente seguido por el sonido "pum" de tono más alto, fuerte, nítido y corto. Escuchado casi como un movimiento rápido, el "pum" marca el cierre de las válvulas semilunares y el inicio de la diástole ventricular.

PUNTO CLAVE **Los cambios rítmicos en la actividad eléctrica del corazón son responsables del ciclo cardiaco, el patrón de contracción y relajamiento que se lleva a cabo durante cada latido.**

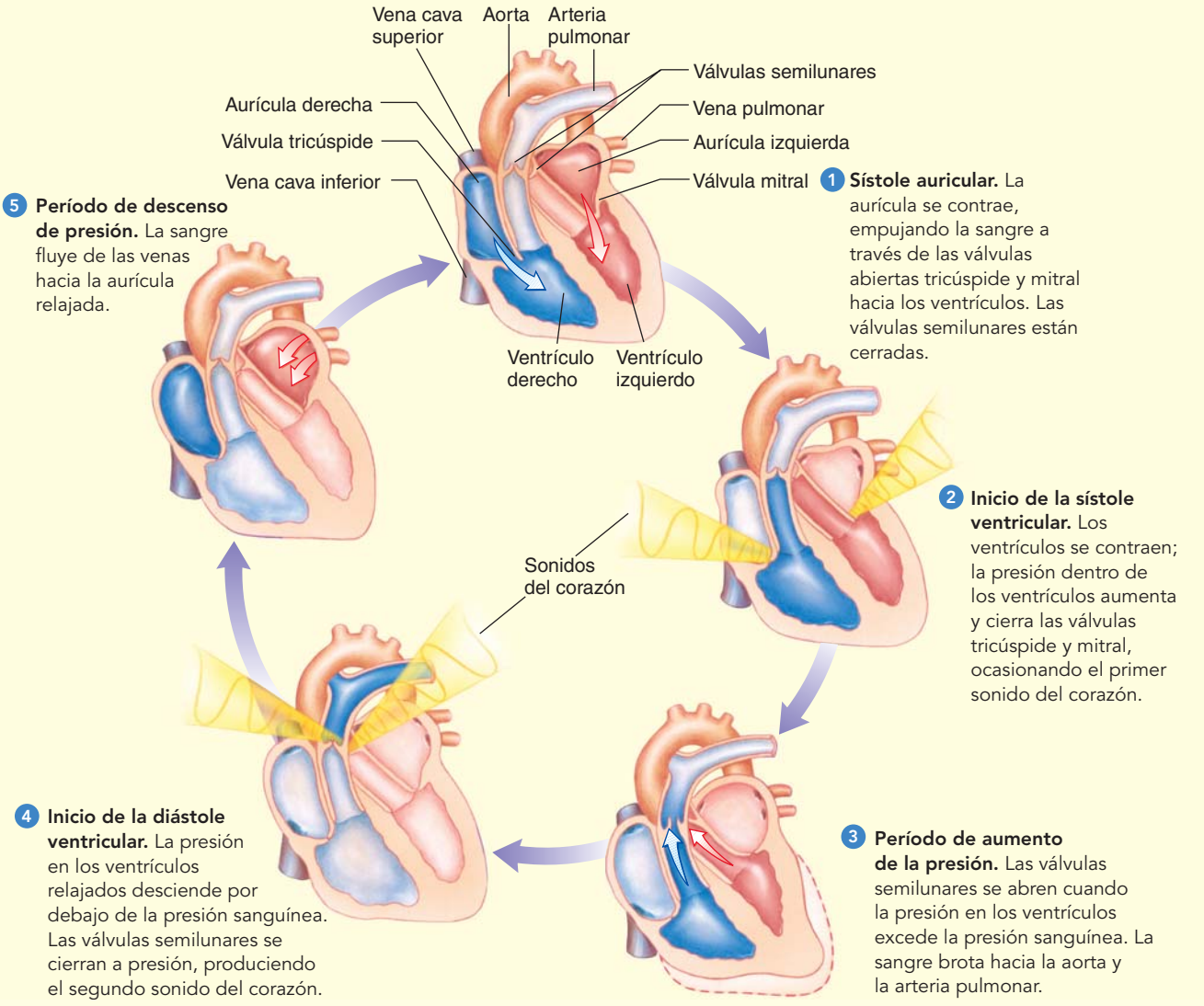


FIGURA 44-11 ***Animada*** **El ciclo cardiaco**

El ciclo comprende la contracción de ambas aurículas seguida de la contracción de los dos ventrículos. Las flechas blancas indican la dirección del flujo sanguíneo; las líneas punteadas indican el cambio en tamaño a medida que ocurre la contracción.

La calidad de estos sonidos dice mucho a un médico exigente sobre el estado de las válvulas. Por ejemplo, cuando una válvula no se cierra herméticamente, la sangre puede circular de regreso. Cuando las válvulas semilunares están lesionadas, en lugar del sonido normal se escucha un suave susurro sibilante ("bum-shhh") conocido como **soplo en el corazón**. Algunas veces al nacer hay deformidades de las válvulas o pueden resultar de ciertas enfermedades, como fiebre reumática o sífilis. Las válvulas enfermas o deformadas pueden repararse quirúrgicamente o remplazarse por válvulas artificiales.

El ritmo cardiaco puede medirse al colocar un dedo sobre la arteria radial en la muñeca o en la arteria carótida en el cuello y contar las pulsaciones durante un minuto. El **pulso arterial** es la dilatación y retracción alternas de una arteria. Cada que el ventrículo izquierdo bombea sangre hacia la aorta, la pared elástica de la aorta se dilata para permitir acomodar la sangre. Esta dilatación mueve una onda por la aorta y las arterias que se bifurcan de ésta. Cuando esta onda de presión pasa, la pared arterial elástica vuelve a su tamaño normal.

El sistema nervioso regula el ritmo cardiaco

Aunque el corazón puede latir independientemente, su ritmo es, de hecho, cuidadosamente regulado por los sistemas nervioso y endocrino (**FIGURA 44-12**). Receptores sensoriales en las paredes de ciertos vasos sanguíneos y cámaras cardiacas son sensibles a cambios en la presión sanguínea. Cuando los receptores son estimulados, envían mensajes a **centros de control cardiacos** en la médula del cerebro. Estos centros cardiacos

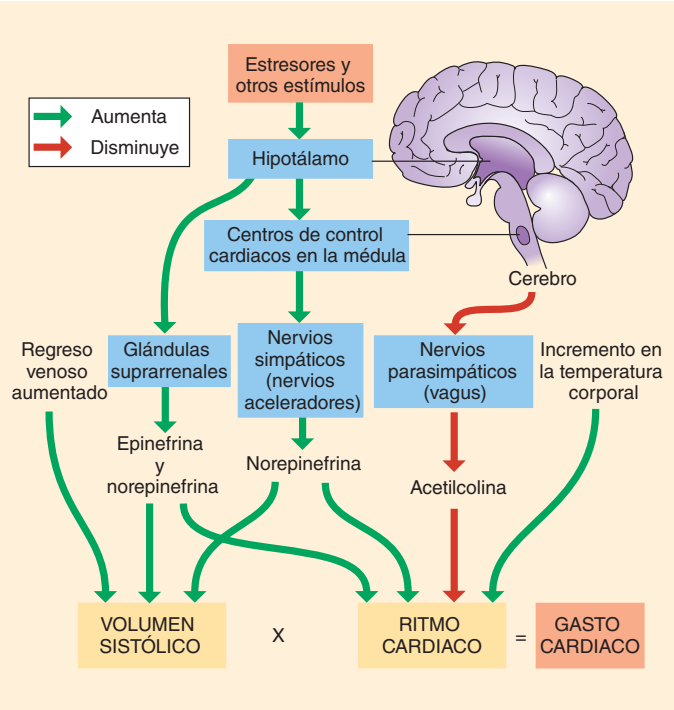


FIGURA 44-12 Algunos factores que afectan el gasto cardiaco

rigen dos conjuntos de nervios autonómicos que pasan por el nodo SA; nervios parasimpáticos y simpáticos. Los nervios parasimpáticos y simpáticos tienen efectos opuestos sobre el ritmo cardiaco (vea la figura 42-17).

Los nervios parasimpáticos liberan el neurotransmisor *acetilcolina*, que disminuye el ritmo cardiaco. La acetilcolina aminora la tasa de despolarización al incrementar la permeabilidad de la membrana a K^+ (**FIGURA 44-13a**). Los nervios simpáticos liberan norepinefrina, que acelera el ritmo cardiaco e incrementa la intensidad de la contracción. La norepinefrina estimula la apertura de los canales de CA^{2+} durante la despolarización (**FIGURA 44-13b**).

Tanto la norepinefrina como la acetilcolina actúan indirectamente sobre canales iónicos. Activan un proceso de *transducción de señal* que implica una proteína G (véase el capítulo 6).

La norepinefrina se une con *receptores beta-adrenérgicos*, uno de los dos tipos principales de receptores adrenérgicos. Estos receptores son el objetivo de *bloqueadores beta*, fármacos que bloquean el efecto de la norepinefrina sobre el corazón y se usan clínicamente en el tratamiento de hipertensión (alta presión sanguínea) y otros tipos de trastornos cardiacos.

En respuesta a estresores físicos y emocionales, las glándulas suprarrenales secretan epinefrina y norepinefrina, lo que acelera al corazón. Una elevada temperatura corporal también acelera el ritmo cardiaco. Cuando hay fiebre, el corazón puede latir más de 100 veces por minuto. Como es de esperar, al ritmo cardiaco disminuye cuando desciende la temperatura del cuerpo. Ésta es la razón por la que los médicos pueden bajar deliberadamente la temperatura de un paciente durante cirugías de corazón.

El volumen sistólico depende del retorno venoso

El volumen de sangre que un ventrículo bombea durante un latido es el **volumen sistólico**, que depende principalmente del **retorno venoso**, la cantidad de sangre que las venas entregan al corazón. Según la **ley de Starling**, si las venas suministran más sangre al corazón, éste bombea más sangre hacia las arterias (dentro de límites fisiológicos). Un incremento en el retorno venoso estira más las fibras musculares del corazón y se contraen con más fuerza, aumentando el gasto sistólico. La norepinefrina liberada por los nervios simpáticos y la epinefrina liberada por las glándulas suprarrenales durante condiciones de estrés también aumentan la fuerza de la contracción de las fibras musculares cardiacas.

El gasto cardiaco varía con las necesidades del cuerpo

Al multiplicar el volumen sistólico por el número de veces que el ventrículo izquierdo late por minuto es posible calcular el **gasto cardiaco (GC)**. El GC es el volumen de sangre bombeada por el ventrículo izquierdo hacia la aorta en un minuto. Por ejemplo, en un adulto en reposo el corazón puede latir alrededor de 72 veces por minuto y bombear aproximadamente 70 mL de sangre con cada contracción.

$$\begin{aligned} GC &= \text{volumen sistólico} \times \text{ritmo cardiaco (número de contracciones ventriculares por minuto)} \\ &= 70\ \text{mL/movimiento cardiaco} \times 72\ \text{movimientos cardiacos/min} \\ &= 5040\ \text{mL/min (alrededor de 5 L/min)} \end{aligned}$$

El gasto cardiaco varía con cambios en el volumen sistólico o en el ritmo cardiaco (vea la figura 44-12). Cuando se incrementa el volumen sistólico, el GC aumenta. El GC varía espectacularmente con las necesidades cambiantes del cuerpo. Durante condiciones de estrés o ejercicio pesado, el corazón normal puede incrementar su GC cinco veces, de modo que bombea de 20 a 30 L de sangre por minuto.

Reposo

- ¿Qué secuencia de eventos ocurre durante la conducción cardiaca?
- ¿Cómo es regulado el corazón? (Incluya una descripción de los efectos de la acetilcolina y la norepinefrina).
- ¿Qué factores afectan el gasto cardiaco?

44.6 PRESIÓN SANGUÍNEA

OBJETIVO DE APRENDIZAJE

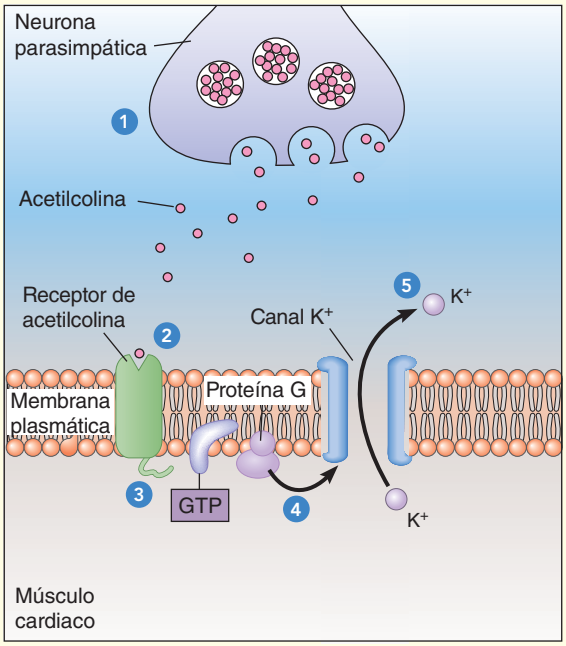
9 Identificar los factores que determinan y regulan la presión sanguínea, y comparar la presión arterial en diferentes tipos de vasos sanguíneos.

La **presión sanguínea** es la fuerza ejercida por la sangre contra las paredes interiores de los vasos sanguíneos. Es determinada por el GC, el volumen de sangre y la resistencia al flujo sanguíneo (**FIGURA 44-14a**). Cuando el GC aumenta, el flujo sanguíneo incrementado provoca que la presión sanguínea suba. Cuando el GC baja, la disminución en el flujo sanguíneo provoca que la presión arterial baje. Si el volumen de sangre se reduce a causa de una hemorragia o sangrado crónico, la presión sanguínea cae. Por el contrario, un incremento en el volumen de la sangre resulta en un aumento en la presión sanguínea. Por ejemplo, una elevada ingesta de sal provoca retención de agua. Esto incrementa el volumen de la sangre y eleva la presión sanguínea.

El flujo sanguíneo es impedido por resistencia; cuando la resistencia al flujo aumenta, la presión sanguínea sube. La **resistencia periférica** es la resistencia al flujo de sangre provocado por la viscosidad de la sangre y por la fricción entre la sangre y la pared del vaso sanguíneo. En la sangre de una persona sana, la viscosidad permanece bastante constante y es sólo un factor menor en cambios en la presión sanguínea. De mayor importancia es la fricción entre la sangre y la pared del vaso sanguíneo.

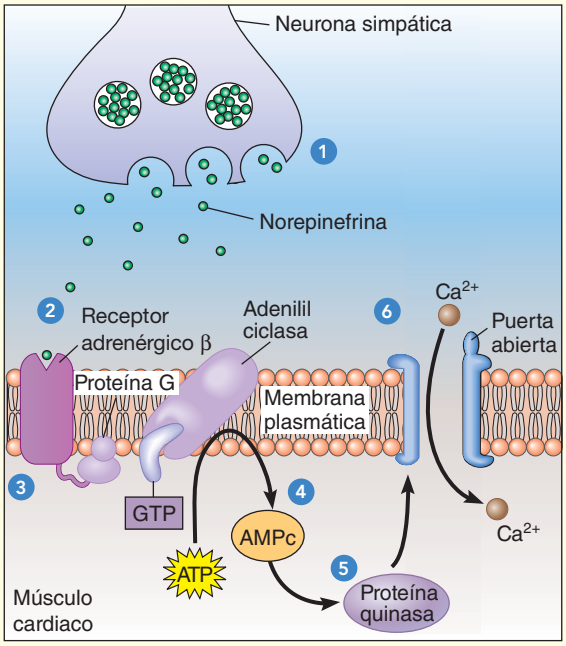
PUNTO CLAVE **Los nervios parasimpáticos liberan acetilcolina, que aminora el corazón; los nervios simpáticos liberan norepinefrina, que acelera tanto el ritmo cardiaco como la intensidad de la contracción.**

1. La neurona parasimpática libera acetilcolina.
2. La acetilcolina se une con receptores sobre la membrana plasmática del músculo cardiaco.
3. El receptor activa proteína G.
4. La proteína G se une con el canal K^+, abriéndolo.
5. El K^+ sale de la célula, hiperpolarizando la membrana. Los potenciales de acción ocurren más lentamente.



(a) Acción parasimpática sobre el músculo cardiaco

1. La neurona simpática libera norepinefrina.
2. La norepinefrina se une con receptores sobre la membrana plasmática del músculo cardiaco.
3. El receptor activa proteína G.
4. La proteína G activa adenilil ciclasa, que convierte el ATP en AMP cíclico (AMPc).
5. El AMP cíclico activa proteína quinasa.
6. La proteína quinasa activa canales de Ca^{2+} de modo que se abren más fácilmente cuando la neurona está despolarizada. Los potenciales de acción ocurren más rápidamente.

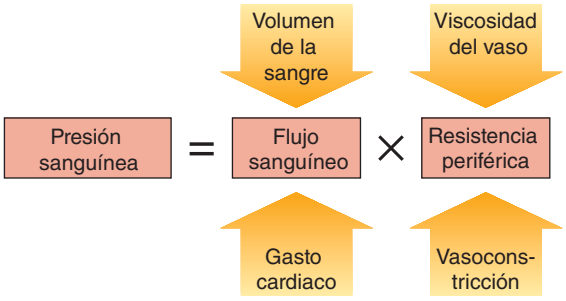


(b) Acción simpática sobre el músculo cardiaco

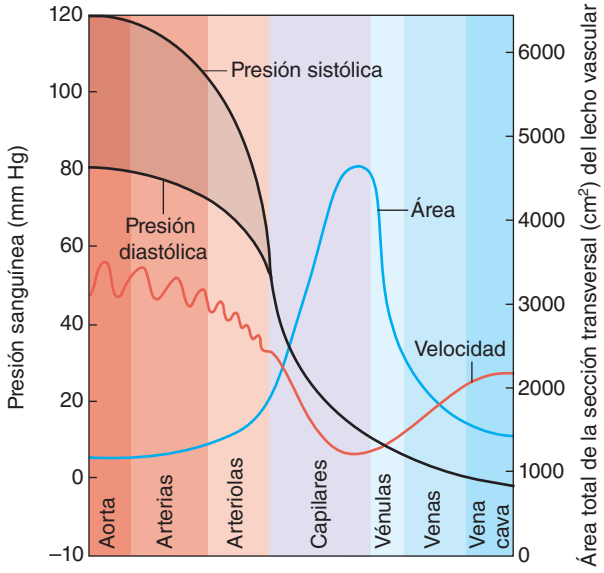
FIGURA 44-13 Acciones de neuronas simpáticas y parasimpáticas sobre las células del músculo cardiaco
Neuronas simpatéticas y parasimpatéticas liberan neurotransmisores que inician el proceso de transducción de señales

La longitud y el diámetro de un vaso sanguíneo determinan la cantidad de área superficial en contacto con la sangre. La longitud del vaso sanguíneo no cambia, pero el diámetro, especialmente el de una arteriola, sí. Un ligero cambio en el diámetro del vaso sanguíneo ocasiona un gran cambio en la presión sanguínea. La constricción de los vasos sanguíneos eleva la presión sanguínea; la dilatación la disminuye.

La presión sanguínea en las arterias sube durante la sístole y baja durante la diástole. El National Institute of Health define la *presión san-*



(a) La presión sanguínea depende del flujo sanguíneo y de la resistencia a este flujo. Una variedad de factores afectan el flujo sanguíneo y la resistencia a éste.



(b) La presión sanguínea varía en diferentes tipos de vasos sanguíneos. Se muestran las variaciones sistólica y diastólica en las presiones sanguíneas. Observe que la presión venosa desciende por abajo de cero (por abajo de la presión atmosférica) cerca del corazón.

FIGURA 44-14 Presión sanguínea
El área en la gráfica se refiere al área superficial de los vasos sanguíneos en contacto con la sangre.

guínea normal como una presión sistólica de menos de 120 y una presión diastólica de menos de 80. Un ejemplo de presión sanguínea normal, medida en la parte superior del brazo con un esfigmomanómetro, es 110/73 mm de mercurio, lo cual se abrevia mm Hg. La presión sistólica está indicada por el primer número; la diastólica, por el segundo.

Si una persona tiene una presión sanguínea sistólica de 120 a 139 sobre una diastólica de 80 a 89, se considera *prehipertensa*, y necesita modificar su estilo de vida para evitar enfermedad cardiovascular y ataques cardiacos. Los cambios en el estilo de vida que reducen tales riesgos incluyen hacer ejercicio, perder exceso de peso, seguir una dieta saludable para el corazón, reducir la ingesta de sal, limitar el consumo de alcohol y no fumar.

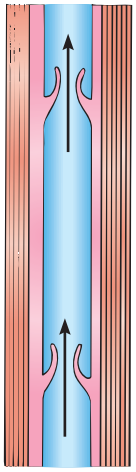
Si la presión sistólica de una persona mide 140 mm Hg o más de manera consistente, o su presión diastólica es 90 mm Hg o más, la persona tiene **hipertensión** o alta la presión sanguínea. La hipertensión es un factor de riesgo para la aterosclerosis y otras enfermedades cardiovasculares (lo cual se analiza más tarde en el capítulo).

En condiciones de hipertensión, suele haber un aumento en la resistencia vascular, especialmente en las arteriolas y arterias pequeñas. La carga de trabajo del corazón aumenta porque debe bombear contra esta mayor resistencia. Si esta condición persiste, el ventrículo izquierdo se agranda y puede deteriorar su funcionamiento. La herencia, el envejecimiento y el origen étnico contribuyen al desarrollo de la hipertensión.

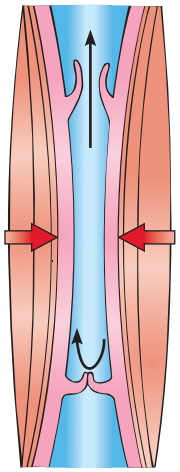
La presión sanguínea varía en diferentes vasos sanguíneos

Como el lector puede imaginar, la presión sanguínea es mayor en grandes arterias, y disminuye a medida que al flujo sanguíneo se aleja del corazón y pasa por las arterias y capilares más pequeños (**FIGURA 44-14b**). Cuando la sangre entra a las venas, su presión es muy baja, inclusive próxima a cero. El caudal puede mantenerse en las venas a baja presión porque éstas son vasos de baja resistencia. Su diámetro es mayor que el de las arteriolas correspondientes, y sus paredes tienen poco músculo liso. El flujo sanguíneo por las venas depende de varios factores, incluyendo el movimiento del músculo esquelético, que comprime a las venas. La mayoría de las venas de más de 2 mm de diámetro que conducen sangre contra la fuerza de gravedad están equipadas con *válvulas* para evitar el contraflujo. Estas válvulas suelen constar de dos cúspides formadas por extensiones hacia dentro de la pared venosa (**FIGURA 44-15**).

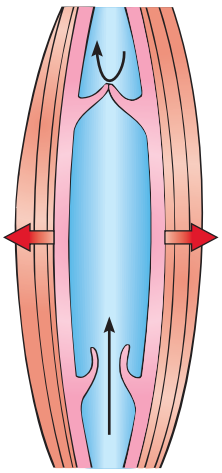
Cuando una persona permanece perfectamente erguida durante algún tiempo, como cuando un soldado está en posición de firmes o el empleado de una tienda permanece en la caja registradora, la sangre tiende a acumularse en las venas. Cuando las venas están completamente



(a) Posición en reposo.



(b) El músculo se contrae. Los músculos se abultan, comprimiendo las venas y obligando a la sangre hacia el corazón. La válvula inferior impide el contraflujo.



(c) El músculo se relaja. La vena se dilata y se llena de sangre proveniente de abajo. La válvula superior impide el contraflujo.

FIGURA 44-15 Flujo de sangre venosa
La contracción de los músculos esqueléticos ayuda a la sangre a moverse a través de las venas.

distendidas, dejan de aceptar más sangre de los capilares. La presión en los capilares sube, y grandes cantidades de plasma son sacadas de la circulación a través de las delgadas paredes capilares. En unos cuantos minutos, tanto como 20% del volumen de sangre puede perderse de la circulación, con efectos drásticos. La presión arterial desciende espectacularmente, reduciendo el flujo sanguíneo hacia el cerebro. Algunas veces la falta de oxígeno en el cerebro provoca desmayos. Esta respuesta es protectora porque permanecer acostado en la posición inclinada incrementa el suministro de sangre al cerebro. De hecho, colocar en posición vertical a una persona que se ha desmayado puede ocasionar un choque circulatorio e inclusive la muerte.

La presión sanguínea es regulada cuidadosamente

Cada vez que una persona se levanta desde una posición horizontal, su presión sanguínea cambia. Varios mecanismos interactúan para mantener la presión sanguínea normal, de modo que no se desmaye al salir de la cama cada mañana o cambie de posición durante el día. Cuando la presión sanguínea disminuye, los nervios simpáticos a los vasos sanguíneos estimulan la vasoconstricción, ocasionando que la presión vuelva a subir.

Los **barorreceptores**, receptores especializados en las paredes de ciertas arterias y en la pared del corazón, son sensibles a cambios en la presión sanguínea. Cuando un aumento en la presión arterial estira los barorreceptores, se envían mensajes a los centros de control cardiacos y vasomotores en la médula del cerebro. El centro de control cardiaco estimula nervios parasimpáticos que aminoran el corazón, disminuyendo la presión sanguínea. El centro vasomotor inhibe nervios simpáticos que constriñen las arteriolas; esta acción produce vasodilatación, que también disminuye la presión sanguínea. Estos reflejos neuronales trabajan continuamente de manera complementaria para mantener la presión sanguínea dentro de límites normales.

Varias hormonas también están implicadas en regular la presión sanguínea (lo cual se analiza con más detalle en los capítulos 48 y 49). En respuesta a baja presión arterial, los riñones liberan **renina**, que activa la **vía de renina-angiotensina-aldosterona**. La renina actúa sobre una proteína del plasma (angiotensinógeno), activando una cascada de reacciones que producen la hormona **angiotensina II**, un poderoso vasoconstrictor. La vasoconstricción *aumenta* la presión sanguínea, restaurando la homeostasis. La angiotensina II también actúa indirectamente para mantener la presión sanguínea al incrementar la síntesis y liberación de la hormona **aldosterona** por las glándulas suprarrenales. La aldosterona aumenta la retención de Na^+ por los riñones, resultando en mayor retención de líquido y un aumento en el volumen de la sangre.

Cuando el cuerpo se deshidrata, la concentración osmótica de la sangre aumenta. En respuesta, el lóbulo posterior de la glándula pituitaria libera **hormona antidiurética (HAD)**. La HAD aumenta la reabsorción de agua en los riñones (y sólo se produce un pequeño volumen de orina concentrada). El volumen de sangre aumenta, elevando la presión sanguínea y restaurando la homeostasis.

Cuando el volumen de la sangre aumenta, las aurículas del corazón liberan una hormona denominada **péptido natriurético auricular (PNA)**. Esta hormona aumenta la excreción de sodio. Como resultado, se produce un gran volumen de orina diluida y la presión sanguínea *disminuye*. El óxido nítrico también ayuda a regular la presión sanguínea al provocar vasodilatación, disminuyendo así la presión sanguínea.

Repaso

- ¿Qué es la resistencia periférica? ¿Cómo afecta a la presión sanguínea?
- La presión sanguínea es baja en los capilares. ¿Cómo ayuda esto a retener líquidos en la circulación?

44.7 EL PATRÓN DE LA CIRCULACIÓN

OBJETIVO DE APRENDIZAJE

10 Seguir una gota de sangre por las circulaciones pulmonar y sistémica, mencionando en secuencia cada una de las estructuras por las que pasa.

La mayoría de los vertebrados excepto los peces tienen un doble circuito de vasos sanguíneos: (1) la **circulación pulmonar** conecta el corazón y los pulmones; y (2) la **circulación sistémica** conecta el corazón con todos los tejidos del cuerpo. Este patrón general de circulación puede seguirse en la **FIGURA 44-16**.

PUNTO CLAVE **El lado derecho del corazón recibe sangre pobre en oxígeno y la bombea hacia la circulación pulmonar. El lado izquierdo del corazón recibe sangre rica en oxígeno de los pulmones y la bombea hacia la circulación sistémica.**

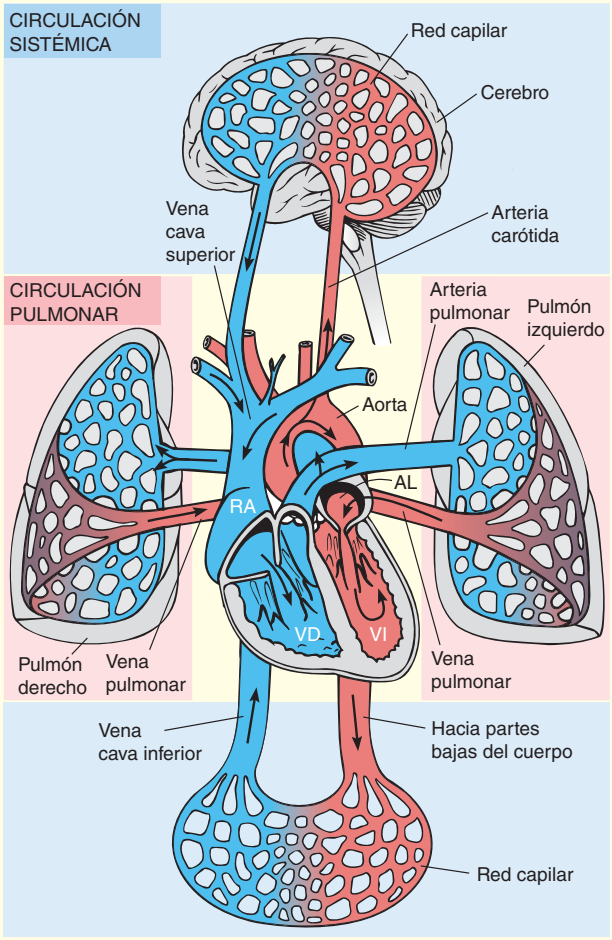


FIGURA 44-16 Circulación sistémica y pulmonar
En este diagrama bastante simplificado, el rojo representa sangre rica en oxígeno y el azul representa sangre pobre en oxígeno. El recuadro con fondo azul destaca la circulación sistémica. El recuadro con fondo rojo destaca la circulación pulmonar.

La circulación pulmonar oxigena la sangre

La sangre proveniente de los tejidos regresa a la aurícula derecha del corazón. Esta sangre pobre en oxígeno, cargada con bióxido de carbono, es bombeada por la aurícula derecha hacia la circulación pulmonar. A medida que emerge del corazón, el gran tronco pulmonar se bifurca para formar las **arterias pulmonares** que suministran sangre a los pulmones. *Las arterias pulmonares son las únicas arterias en el cuerpo que transportan sangre pobre en oxígeno*.

En los pulmones, las arterias pulmonares se ramifican en vasos cada vez más pequeños. Estos vasos sanguíneos originan redes extensas de capilares pulmonares que rodean los sacos de aire de los pulmones. A medida que la sangre circula por los capilares pulmonares, bióxido de carbono se difunde fuera de la sangre y hacia los sacos de aire. El oxígeno de los sacos de aire se difunde hacia la sangre, de modo que cuando entra a las **venas pulmonares** que conducen de vuelta a la aurícula izquierda del corazón, la sangre está cargada con oxígeno. *Las venas pulmonares son las únicas venas en el cuerpo que transportan sangre rica en oxígeno*. En resumen, la sangre fluye por la circulación pulmonar en la siguiente secuencia:

aurícula derecha ⟶ ventrículo derecho ⟶ arterias pulmonares ⟶ capilares pulmonares (en los pulmones) ⟶ venas pulmonares ⟶ aurícula izquierda

La circulación sistémica suministra sangre a los tejidos

La sangre que entra en la circulación sistémica es bombeada por la aurícula izquierda hacia la **aorta**, la arteria más grande. Las arterias que se bifurcan de la aorta conducen sangre a todas las regiones del cuerpo. Algunas de las ramas principales incluyen las **arterias coronarias** a la pared del corazón en sí, las **arterias carótidas** al cerebro, las **arterias subclavias** a la región del hombro, la **arteria mesentérica** al intestino, las **arterias renales** a los riñones, y las **arterias ilíacas** a las piernas (**FIGURA 44-17**). Cada una de estas arterias da origen a vasos cada vez más pequeños, semejantes a pequeñas ramas de un árbol que se dividen hasta que forman varas diminutas. Finalmente, la sangre fluye hacia redes capilares dentro de cada tejido u órgano.

La sangre que regresa de las redes capilares dentro del cerebro pasa por las **venas yugulares**. La sangre de los hombros y brazos circula hacia las **venas subclavias**. Estas venas y otras que regresan sangre de la parte superior del cuerpo se unen para formar una vena muy grande que vacía la sangre hacia la aurícula derecha. En los humanos, esta vena se denomina **vena cava superior**. Las **venas renales** de los riñones, las **venas ilíacas** de las extremidades inferiores, las **venas hepáticas** del hígado, y otras venas de la porción baja del cuerpo regresan sangre a la **vena cava inferior**, que la entrega a la aurícula derecha.

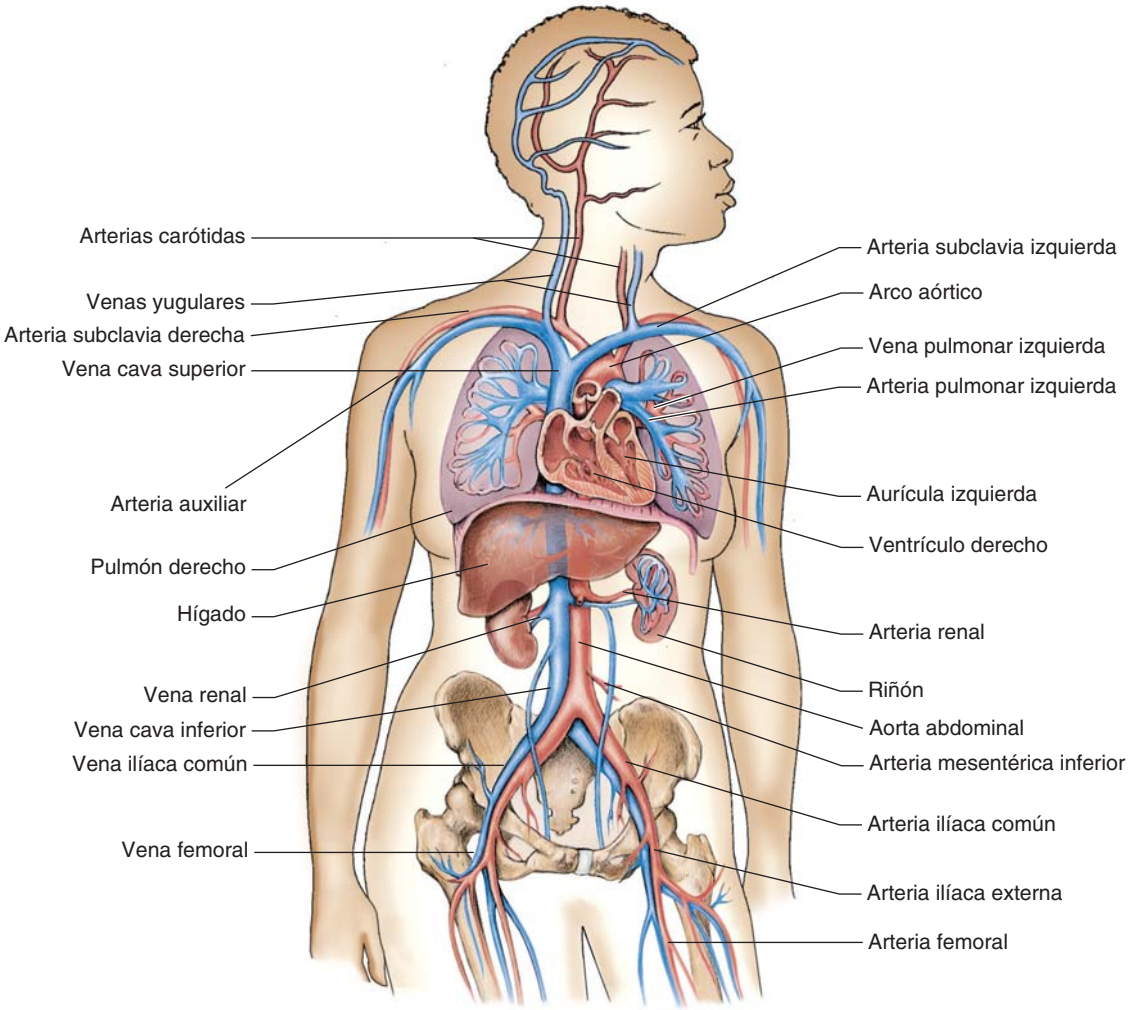


FIGURA 44-17 Circulación de la sangre a través de algunas de las arterias y venas principales del cuerpo humano
Los vasos sanguíneos que transportan sangre rica en oxígeno son rojos; los vasos sanguíneos que transportan sangre pobre en oxígeno son azules.

Como ejemplo de la circulación de la sangre a través del circuito sistémico, se seguirá una gota de sangre desde el corazón hasta la pierna derecha y de regreso al corazón:

aurícula izquierda ⟶ ventrículo izquierdo ⟶ aorta ⟶ arteria ilíaca común derecha ⟶ arterias más pequeñas en la pierna ⟶ capilares en la pierna ⟶ venas pequeñas en la pierna ⟶ vena ilíaca común ⟶ vena cava inferior ⟶ aurícula derecha

En la mayoría de los peces, anfibios y reptiles no avianos, el músculo cardiaco es esponjoso y recibe oxígeno directamente de la sangre cuando ésta pasa por las cámaras cardiacas. No obstante, en aves y mamíferos las paredes del corazón son demasiado gruesas para que los nutrientes y el oxígeno lleguen a todas las fibras musculares por difusión. En lugar de eso, el músculo cardiaco cuenta con su propio sistema de vasos sanguíneos. En los humanos, las **arterias coronarias** originan una red de capilares dentro de la pared del corazón. Las **venas coronarias** se unen para formar una gran vena, el **seno coronario**, que se vacía directamente en la aurícula derecha.

La sangre casi siempre se desplaza de las arterias a los capilares, a las venas y al corazón. Una excepción ocurre en el **sistema portal hepático**. En lugar de conducir directamente de vuelta al corazón (como la mayoría de las venas), la vena portal hepática suministra nutrientes del intestino al hígado. Dentro del hígado, la vena portal hepática origina una extensa red de diminutos senos sanguíneos. A medida que la sangre circula por los senos hepáticos, las células del hígado eliminan nutrientes y los almacenan. Finalmente, los senos del hígado se unen para formar venas hepáticas, que suministran sangre a la vena cava inferior.

Repaso

- ¿Qué secuencia de vasos sanguíneos y cámaras cardiacas pasa un eritrocito en su camino (1) de la vena cava inferior a la aorta y (2) de la vena renal a la arteria renal?
- ¿Cuál es la función del sistema portal hepático? ¿Cómo difiere su secuencia de vasos sanguíneos con respecto a la mayoría de las demás rutas circulatorias?

44.8 EL SISTEMA LINFÁTICO

OBJETIVO DE APRENDIZAJE

11 Describir la estructura y las funciones del sistema linfático.

Además del sistema circulatorio sanguíneo, los vertebrados tienen un sistema circulatorio accesorio, el **sistema linfático** (**FIGURA 44-18**). El sistema linfático (1) reúne y devuelve fluido intersticial a la sangre, (2) lanza respuestas inmunes que defienden al cuerpo contra organismos patógenos, y (3) absorbe lípidos del tracto digestivo. En esta sección nos enfocamos en la primera función. La inmunidad se aborda en el capítulo 45 y la absorción de lípidos, en el capítulo 47.

El sistema linfático consta de vasos linfáticos y tejido linfático

El sistema linfático consta de (1) una extensa red de **vasos linfáticos**, o simplemente **linfáticos**, que conducen **linfa**, el fluido acuoso claro formado a partir del fluido intersticial y (2) **tejido linfático**, un tipo de tejido conectivo con un gran número de linfocitos. El tejido linfático está organizado en pequeñas masas de tejido denominadas **nodos linfáticos** y **nódulos linfáticos**. Las amígdalas, la glándula del timo y el bazo, que constan principalmente de tejido linfático, también forman parte del sistema linfático.

Diminutos capilares "sin salida" del sistema linfático se extienden hacia casi todos los tejidos del cuerpo (**FIGURA 44-19**). El fluido intersticial entra en los capilares linfáticos, donde se convierte en linfa. Los capilares linfáticos se unen para formar linfáticos más grandes (que pueden considerarse como venas linfáticas). No hay arterias linfáticas.

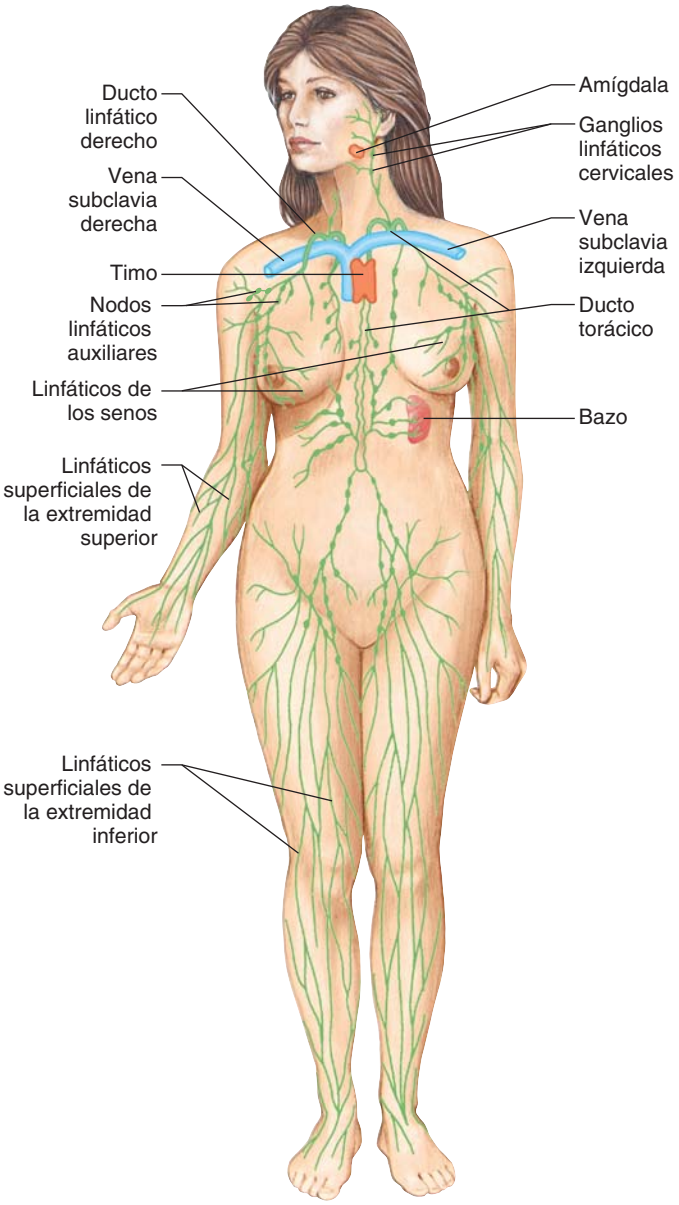


FIGURA 44-18 ***Animada*** **Sistema linfático humano**
Observe que los vasos linfáticos se extienden hacia la mayoría de los tejidos del cuerpo, pero los nodos linfáticos están agrupados en ciertas regiones. El ducto linfático derecho drena linfa del cuadrante superior derecho del cuerpo. El ducto torácico drena linfa de otras regiones del cuerpo. Ambos ductos regresan fluido a la sangre.

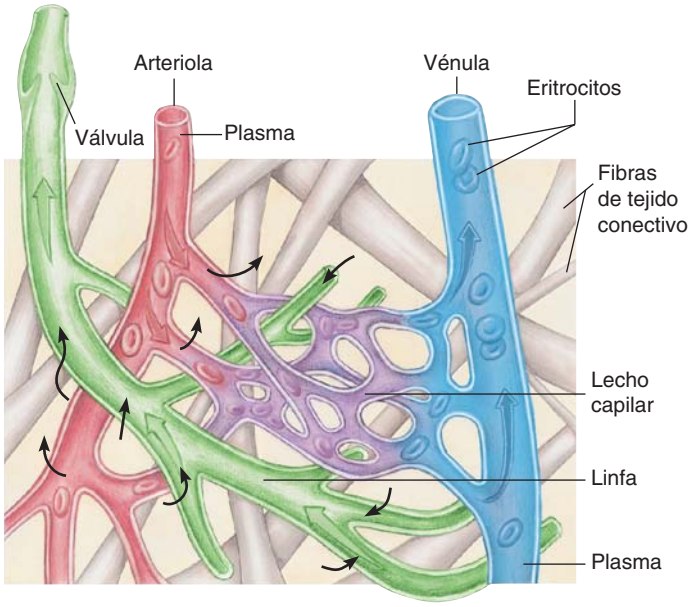


FIGURA 44-19 ***Animada*** **Capilares linfáticos**
Los capilares linfáticos drenan el exceso de fluido intersticial de los tejidos. Observe que los capilares sanguíneos están conectados con vasos en ambos extremos, mientras los capilares linfáticos (*en verde*) son "callejones sin salida". Las flechas indican la dirección del flujo.

La linfa pasa de los capilares linfáticos hacia los linfáticos, que en ciertos sitios se vacían hacia los nodos linfáticos. Cuando la linfa circula por los nodos linfáticos, fagocitos filtran bacterias y otros materiales dañinos. Luego, la linfa circula hacia los linfáticos, que la conducen lejos del nodo de linfa. Los linfáticos de todo el cuerpo conducen linfa hacia la región del hombro. Estos vasos se unen al sistema circulatorio en la base de las venas subclavias por medio de conductos: el **ducto torácico** sobre el lado izquierdo y el **ducto linfático derecho** en el derecho.

Las **amígdalas** son masas de tejido linfático bajo el revestimiento de la cavidad oral y la garganta. (Cuando las amígdalas faríngeas en la parte posterior de la nariz se agrandan, se denominan **adenoides**). Las amígdalas ayudan a proteger al sistema respiratorio de infecciones al destruir bacterias y otra materia extraña que entra al cuerpo por la boca o la nariz. Desafortunadamente, algunas veces las amígdalas son superadas por bacterias invasoras y ellas mismas se vuelven un sitio de infecciones frecuentes.

Algunos vertebrados, como las ranas, tienen "corazones" linfáticos que pulsan y comprimen la linfa. No obstante, en mamíferos las paredes mismas de los vasos linfáticos pulsan. Las válvulas dentro de los linfáticos evitan que la linfa fluya en dirección opuesta. Cuando los músculos se contraen o cuando las arterias pulsan, la presión sobre los vasos linfáticos incrementa el flujo de linfa. El ritmo al que circula la linfa es lento y variable. El flujo total de linfa es alrededor de 100 mL por hora, mucho más lento que el flujo sanguíneo de 5 mL por minuto que circula en el sistema cardiovascular.

El sistema linfático desempeña un papel importante en la homeostasis de los líquidos

Cuando la sangre entra en una red capilar, está bajo una presión más bien alta, de modo que parte del plasma es obligado a salir de los capilares hacia los tejidos. Una vez que este fluido abandona los vasos sanguíneos, se denomina *fluido intersticial*, o fluido de los tejidos. No contiene eritrocitos ni plaquetas y sólo unos cuantos leucocitos. Su contenido proteínico es alrededor de una cuarta parte del que se encuentra en el plasma porque las proteínas son demasiado grandes para pasar fácilmente a través de las paredes de los capilares. No obstante, moléculas más pequeñas disueltas en el plasma salen con el fluido que abandona los vasos sanguíneos. Así, el fluido intersticial contiene glucosa, aminoácidos, otros nutrientes y oxígeno, así como una variedad de sales. Este nutritivo fluido irriga todas las células.

Tres factores son responsables de la **presión neta de filtración**, que es la tendencia del plasma a dejar la sangre en el extremo arterial de un capilar y entrar al fluido intersticial (**FIGURA 44-20**). La fuerza principal es la *fuerza hidrostática*, la presión arterial contra la pared capilar. Este efecto es aumentado por la presión osmótica del fluido intersticial. La principal fuerza opositora es la presión osmótica de la sangre, que es mayor que la presión osmótica del fluido intersticial y restringe la pérdida de fluido del capilar.

En los extremos venosos de los capilares, la presión hidrostática de la sangre es mucho menor, y la presión osmótica de la sangre extrae el fluido de vuelta al capilar. Sin embargo, no tanto fluido es absorbido de regreso hacia la circulación en los extremos venosos de los capilares como el que es filtrado hacia fuera en los extremos arteriales. Además, la proteína no regresa efectivamente hacia los capilares venosos, y en lugar de ello tiende a acumularse en el fluido intersticial. Estos problemas potenciales son tan serios que sin el sistema linfático, el equilibrio de líquidos en el cuerpo estaría gravemente perturbado en cuestión de algunas horas, y en menos de 24 horas ocurriría la muerte. El sistema linfático preserva el equilibrio de líquidos al reunir el fluido intersticial, incluyendo la proteína que se acumula en éste, y devolviéndolo a la circulación.

Las paredes de los capilares linfáticos constan de células endoteliales que se superponen ligeramente. Cuando el fluido intersticial se acumula, ejerce presión sobre estas células, empujándolas hacia dentro como diminutas puertas giratorias que sólo giran en una dirección. Cuando el fluido se acumula dentro del capilar linfático, estas puertas son empujadas cerradas.

La obstrucción de los vasos linfáticos produce *linfedema*, inflamación por la acumulación excesiva de fluido intersticial. Los vasos linfáticos pueden bloquearse como resultado de daño, inflamación, cirugía o infección por parásitos. Por ejemplo, cuando se extirpa un seno (mastectomía) debido a cáncer, los nodos linfáticos en la axila a menudo son extirpados para prevenir la dispersión de células cancerosas. La circulación interrumpida de la linfa puede ocasionar que el brazo del paciente se inflame. El tratamiento se enfoca en minimizar la hinchazón y controlar la incomodidad y el dolor.

Repaso

- ¿Cuáles son las relaciones entre plasma, fluido intersticial y linfa?
- ¿Cómo ayuda el sistema linfático a mantener el equilibrio de líquidos?

44.9 ENFERMEDAD CARDIOVASCULAR

OBJETIVO DE APRENDIZAJE

12 Seguir la progresión de la aterosclerosis y describir por lo menos cinco factores de riesgo para la enfermedad cardiovascular.

La enfermedad cardiovascular es la causa más importante de muerte en el mundo, contabilizando alrededor de 30% de los fallecimientos cada año. En Estados Unidos, la enfermedad cardiovascular es responsable de aproximadamente 40% de todas las muertes, más que las muertes

PUNTO CLAVE **Más fluido sale en el extremo arterial de cada capilar del que es devuelto al extremo venoso. El sistema linfático reúne el exceso de fluido intersticial y lo regresa a la sangre.**

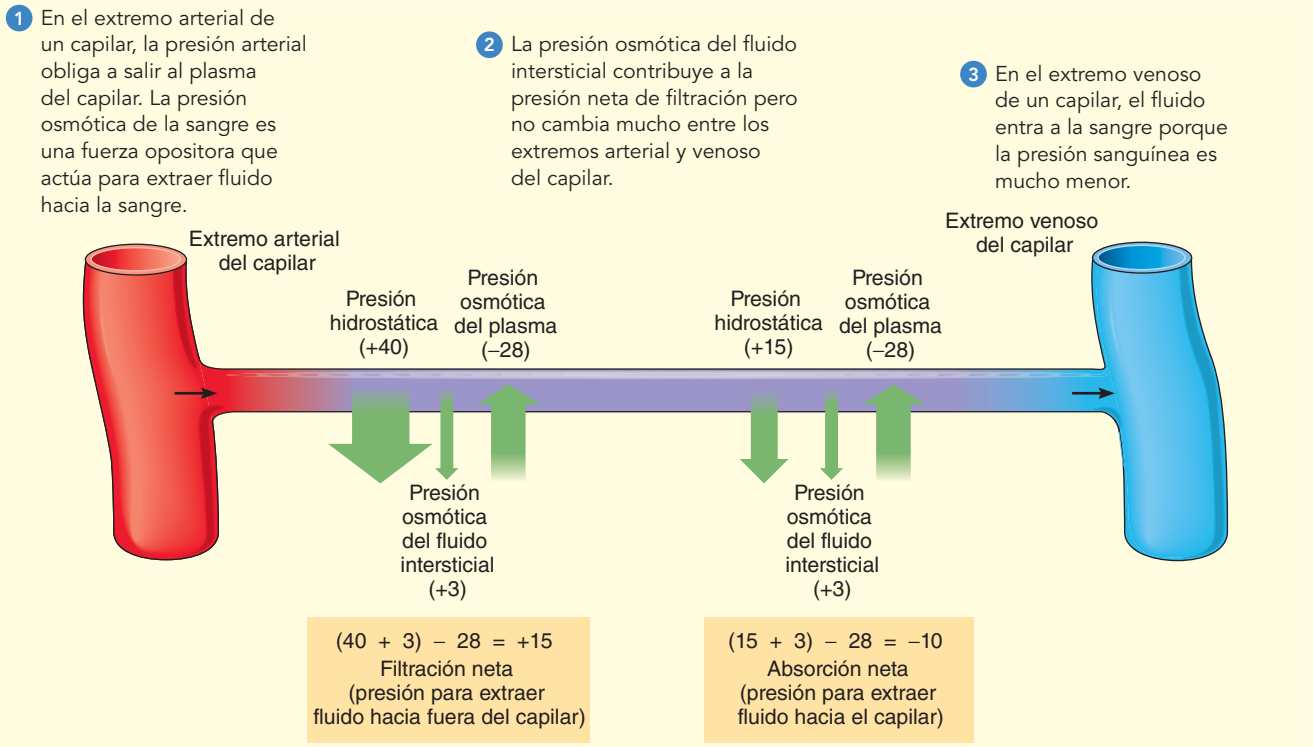


FIGURA 44-20 Movimiento de líquido entre la sangre y el fluido intersticial

El intercambio de materiales disueltos entre la sangre y el fluido intersticial depende del movimiento del fluido entre la sangre y el fluido intersticial que rodea al capilar. Este movimiento del fluido depende de la presión hidrostática de la sangre y de presiones osmóticas. Las cifras proporcionadas son hipotéticas y representan milímetros de mercurio.

ocasionadas por todos los tipos de cáncer combinados. De acuerdo con los Centers for Disease Control and Prevention, la enfermedad cardiovascular cuesta a Estados Unidos tres mil millones de dólares anuales (con base en cifras para 2010). Este costo incluye servicios de salud, medicamentos y pérdida de productividad. La muerte ocurre a menudo debido a alguna complicación de *aterosclerosis*, *trombosis* (coágulos) o *hipertensión* (alta presión arterial). Normalmente estas tres condiciones se presentan juntas.

La **aterosclerosis** es una enfermedad progresiva donde las paredes de ciertas arterias están dañadas, inflamadas y son más estrechas como resultado de depósitos de lípidos en sus paredes. Aunque la enfermedad puede afectar casi cualquier arteria, suele desarrollarse más a menudo en la aorta, y en las arterias coronarias y cerebrales. Los primeros eventos en la aterosclerosis empiezan cuando el exceso de lipoproteína de baja densidad (LDL), conocida como colesterol "malo", en la sangre entra a la capa interior de vasos sanguíneos. (Las LDL se analizarán con más detalle en el capítulo 47; la absorción de LDL por las células se describió en el capítulo 5).

Recuerde que la capa interior de un vaso sanguíneo está compuesta por células endoteliales. El exceso de LBD en la pared del vaso sanguíneo es oxidado por radicales libres y se acumula entre y por debajo de las células endoteliales. Macrófagos fagocitan este exceso de LBD, llenándose de ésta. Estos macrófagos se denominan *células espumosas*. Grandes cantidades de células espumosas conducen al desarrollo de estrías grasas, consideradas como la lesión inicial en el avance de la aterosclerosis. Algo interesante es que en las arterias de algunos niños y adolescentes han sido identificadas estrías grasas.

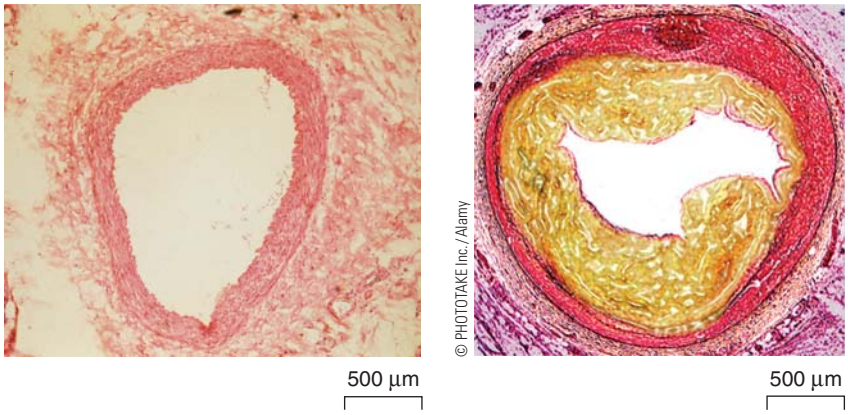
Fibras de músculo liso subyacentes migran al revestimiento interior de la arteria, donde se multiplican. Fibras de tejido conectivo también proliferan y producen colágeno. Los leucocitos, incluyendo monocitos y células T (un tipo de linfocito importante en las respuestas inmunes), se desplazan hacia la región. Estas células producen sustancias que mantienen una inflamación crónica en la capa interior de la pared arterial. La inflamación, analizada en el capítulo 45, es una de las respuestas más importantes del cuerpo a infecciones o lesiones.

La acumulación de sustancias grasas, fibras de músculo liso, macrófagos y otras células, colágeno, y algunas veces, calcio, forma la **placa aterosclerótica**. Cuando la placa aumenta de tamaño, tiene lugar la remodelación de la arteria, de modo que durante algún tiempo se mantiene el tamaño del lumen (apertura) del vaso sanguíneo. Fibras de músculo liso forman una *capa fibrosa* de protección, que blinda a la placa del revestimiento interno de la arteria y de la sangre. Macrófagos y otras células finalmente mueren dentro de la placa, reclutando más macrófagos al área para limpiar los escombros.

La progresión de la aterosclerosis puede continuar durante décadas sin presentar síntomas. No obstante, a medida que la placa ate-

rosclerótica se acumula, las arterias terminan por perder su habilidad para estirarse cuando están llenas de sangre. Cuando las paredes engrosan, el diámetro de la arteria disminuye y gradualmente es ocluida (bloqueada) como se muestra en la **FIGURA 44-21**. Los vasos ocluidos entregan menos sangre a los tejidos, que entonces se vuelven **isquémicos**, o faltos de sangre. Ahora el tejido está privado de una fuente de abastecimiento idónea de oxígeno y nutrientes.

En la **enfermedad isquémica del corazón**, la incrementada necesidad de oxígeno cuando se hace ejercicio o en condiciones de estrés emocional resulta en el dolor característico de la **angina de pecho**. La nitroglicerina, en forma de píldoras o como parche, dilata las venas, reduciendo el retorno venoso. El gasto cardiaco es disminuido de modo que el corazón no trabaja tanto y requiere menos oxígeno. La nitroglicerina también dilata ligeramente las arterias coronarias, permitiendo que más sangre llegue al músculo cardiaco. Los *bloqueadores de canales iónicos de calcio* son medicamentos que aminoran el ritmo del corazón al inhibir el paso de Ca^{2+} hacia fibras del músculo cardiaco. También dilatan las arterias coronarias.



(a) Arteria coronaria normal.

(b) Esta arteria está gravemente ocluida por la placa ateroesclerótica que se ha acumulado dentro de su pared.

FIGURA 44-21 Progresión de la aterosclerosis
Micrografía de secciones transversales a través de dos arterias que muestran cambios que ocurren en la aterosclerosis.

El **infarto al miocardio** (IM), o ataque cardiaco, es una consecuencia muy seria, a veces fatal, de la enfermedad cardiovascular. El IM es el primer síntoma de la enfermedad cardiovascular aterosclerótica para alrededor de 65% de hombres y casi 50% de mujeres. El IM es la causa principal de muerte y discapacidad en Estados Unidos. El IM a menudo resulta por una disminución repentina en el suministro de sangre coronaria. Si sólo una pequeña región del músculo cardiaco es afectada, el corazón puede continuar funcionando. Las células en la región privadas de oxígeno mueren y son remplazadas por tejido de la cicatriz.

La disminución repentina en abastecimiento de sangre asociada con el IM a menudo ocurre cuando la inflamación ocasiona que la capa fibrosa sobre la placa aterosclerótica se rompa. Las plaquetas se adhieren a la rugosa pared arterial e inician la coagulación. Un **trombo** es un coágulo que se forma dentro de un vaso sanguíneo o dentro del corazón; un trombo que se forma dentro de una arteria coronaria puede bloquear una rama importante de la arteria. El flujo sanguíneo hacia una porción del músculo cardiaco puede ser impedido o detenido por completo. Cuando una región del músculo cardiaco es privada del suministro de sangre, el corazón puede dejar de latir. Esta condición, denominada **paro cardiaco**, puede ocasionar la muerte en pocos minutos.

Un episodio de isquemia puede activar una arritmia fatal como la **fibrilación ventricular**, una condición donde los ventrículos se contraen muy rápido sin bombear sangre realmente. El pulso puede detenerse y la presión arterial puede descender abruptamente. La fibrilación ventricular ha sido relacionada con alrededor de 65% de paros cardiacos. El único tratamiento efectivo para la fibrilación es la **desfibrilación** con choques eléctricos. Parece que el choque despolariza todas las fibras musculares en el corazón de modo que su mecanismo de sincronización puede restablecerse.

Cuando la aterosclerosis se desarrolla en las arterias cerebrales, menos sangre llega al cerebro. Esta condición puede conducir a un **accidente cerebrovascular (ACV)**, conocido comúnmente como *derrame cerebral*. La mayoría de los ACV son ocasionados por isquemia, en general como resultado de una trombosis.

El tratamiento actual para pacientes con enfermedades cardiovasculares progresivas incluye el uso de ciertos medicamentos; procedimientos quirúrgicos dirigidos a la restauración y mejoramiento del flujo sanguíneo; y más importante, una educación que tome en cuenta cambios en el estilo de vida que pueden reducir factores de riesgo. Entre los tipos de medicamentos están las estatinas, medicamentos que reducen el nivel de colesterol; aspirina, que reduce la tendencia a la coagulación de la sangre e inhibidores de enzima convertidora de angiotensina (ECA), fármacos que disminuyen la presión arterial. Al inhibir la ECA, una enzima clave responsable de la síntesis de angiotensina II, estos medicamentos disminuyen la presión arterial. (La angiotensina II es un poderoso vasoconstrictor y también promueve la producción de la hormona aldosterona, que incrementa la reabsorción de sodio en los riñones y así, la retención de agua. La angiotensina II y la aldosterona se analizan con más detalle en el capítulo 48).

Algunos métodos quirúrgicos incluyen angioplastia y la implantación de endoprótesis y cirugía de derivación coronaria. La *angioplastia* implica la inserción de un pequeño globo en una arteria coronaria ocluida. Al inflar el globo se rompe la placa en la pared arterial ampliando así el vaso. Una endoprótesis (tubo de malla) implantado en la arteria ayuda a mantener abierta la arteria. En la *cirugía de derivación coronaria*, venas de otra ubicación en el cuerpo del paciente son injertadas alrededor de las arterias coronarias ocluidas. Los vasos sanguíneos en su nueva posición permiten que la sangre circule alrededor de las arterias bloqueadas, restaurando un flujo sanguíneo idóneo hacia el área afectada. Algunos tratamientos futuros para corazones dañados pueden incluir terapias con células madre. Los investigadores han demostrado que las células madre cardiacas pueden diferenciarse en células del músculo cardiaco y otros tipos de células del corazón.

Se han identificado algunos factores de riesgo principales *modificables* de enfermedad cardiovascular:

1. *Elevados niveles de lipoproteínas de baja densidad-colesterol en la sangre*. Estos niveles están asociados con dietas ricas en calorías totales, grasas totales, grasas saturadas y colesterol.
2. *Hipertensión*. Mientras más alta sea la presión arterial, mayor es el riesgo. La hormona angiotensina II, de la cual se considera que a niveles anormalmente altos contribuye a la hipertensión, también estimula la inflamación.
3. *Fumar*. El riesgo de desarrollar aterosclerosis es de tres a seis veces mayor en fumadores que en no fumadores y es directamente proporcional al número de cigarrillos fumados al día. La nicotina constriñe los vasos sanguíneos, y el monóxido de carbono en el humo

daña el revestimiento interior de los vasos sanguíneos. Componentes del humo del cigarrillo producen la formación de oxidantes, que pueden contribuir a la inflamación al incrementar la oxidación de lipoproteínas de baja densidad en la pared arterial.

4. *Diabetes mellitus*. En este trastorno endocrino, la glucosa no es metabolizada normalmente. El cuerpo cambia a metabolismo de la grasa y hay un incremento notable en la circulación de lípidos, lo cual conduce a aterosclerosis. La intolerancia a la glucosa es también un factor de riesgo.
5. *Inactividad física*. La inactividad física contribuye en más la tercera parte a los alrededor de 500 000 fallecimientos relacionados con enfermedades del corazón en Estados Unidos cada año. El ejercicio reduce la concentración de triacilgliceroles (triglicéridos) y colesterol en la sangre. (Estos lípidos han sido asociados con enfermedades del corazón). Al mismo tiempo, el ejercicio aumenta la concentración de lipoproteínas de alta densidad (LAD), que protegen contra enfermedades del corazón.
6. *Sobrepeso y obesidad*. Tener sobrepeso puede afectar los niveles de colesterol y aumenta el riesgo de hipertensión y diabetes.

El riesgo de desarrollar enfermedades cardiovasculares también aumenta con la edad. Otros factores de riesgo probables que están en estudio actualmente son predisposición hereditaria, niveles hormonales, estrés y patrones de comportamiento, así como factores dietéticos.

Repaso

- ¿Qué ocurre cuando lipoproteínas de baja densidad en exceso entran en la capa interior de las arterias?
- ¿Qué es la fibrilación ventricular?
- ¿De qué manera fumar cigarrillos contribuye a la aterosclerosis?

RESUMEN: ENFOQUE EN LOS OBJETIVOS DE APRENDIZAJE

44.1 *(página 938)*

1 Comparar y contrastar el transporte interno en animales sin sistema circulatorio con el de animales que tienen sistema circulatorio abierto y con el de animales que tienen sistema circulatorio cerrado.

- Pequeños invertebrados simples, como esponjas, cnidarios y lombrices, dependen de la **difusión** para transporte interno. Animales más grandes requieren un **sistema circulatorio** especializado, que suele constar de **sangre**, un **corazón** y un sistema de **vasos sanguíneos** o espacios por los cuales circula la sangre. En todos los animales, el **fluido intersticial**, el líquido en los tejidos, hace entrar en contacto oxígeno y nutrientes con las células.
- Los artrópodos y la mayoría de los moluscos tienen un **sistema circulatorio abierto** en el que la sangre fluye hacia un **hemocel**, irrigando directamente los tejidos.
- Algunos invertebrados y todos los vertebrados tienen un **sistema circulatorio cerrado** en el que la sangre circula por un circuito continuo de vasos sanguíneos.
- El sistema circulatorio de los vertebrados consta de un corazón muscular que bombea sangre hacia un sistema de vasos sanguíneos. El sistema circulatorio transporta nutrientes, oxígeno, desechos y hormonas, ayuda a mantener el equilibrio de líquidos, un pH idóneo, y la temperatura corporal; también defiende al cuerpo contra enfermedades.

CENGAGENOW™ **Aprenda más sobre los sistemas circulatorios abierto y cerrado haciendo clic en las figuras en CengageNOW.**

44.2 *(página 940)*

2 Comparar la estructura y función del plasma, eritrocitos, leucocitos y plaquetas.

- El **plasma** consta de agua, sales, sustancias en transporte, y **proteínas del plasma**, incluyendo albúminas, globulinas y fibrinógeno.
- Las **células sanguíneas rojas**, también denominadas **eritrocitos**, transportan oxígeno y bióxido de carbono. Los eritrocitos producen grandes cantidades de **hemoglobina**, un pigmento rojo que transporta oxígeno.
- Las **células sanguíneas blancas**, también denominadas **leucocitos**, defienden al cuerpo contra organismos patógenos. Los **linfocitos** y los **monocitos** son leucocitos agranulares; los **neutrófilos**, los **eosinófilos** y los **basófilos** son leucocitos granulares. Los monocitos pueden desarrollarse en células **macrófagas** y **células dendríticas**.
- Las **plaquetas** parchan vasos sanguíneos lesionados y liberan sustancias esenciales para la coagulación de la sangre.

CENGAGENOW™ **Aprenda más sobre la composición de la sangre de los vertebrados haciendo clic en las figuras en CengageNOW.**

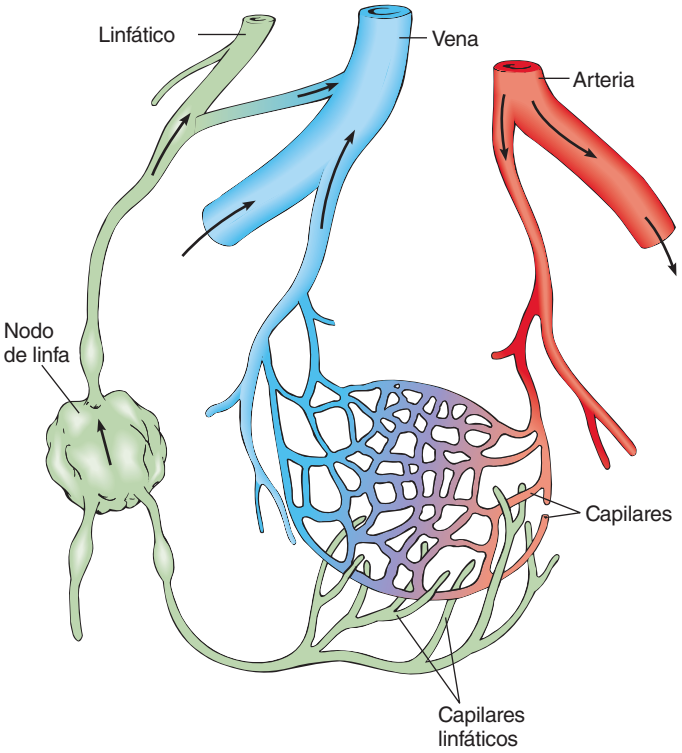
3 Resumir la secuencia de eventos implicados en la coagulación de la sangre.

- Las células lesionadas y las plaquetas liberan sustancias que activan factores para la coagulación de la sangre. La protrombina se convierte en **trombina**, que cataliza la conversión de **fibrinógeno** en una proteína insoluble, **fibrina**. La fibrina forma hilos largos que constituyen la correa del coágulo.

44.3 *(página 945)*

4 Comparar la estructura y función de diferentes tipos de vasos sanguíneos, incluyendo arterias, arteriolas, capilares y venas.

- Las **arterias** transportan sangre lejos del corazón. Las **arteriolas** son arterias pequeñas que regulan la presión arterial por constricción (**vasoconstricción**) y dilatación (**vasodilatación**). Los **capilares** son los vasos de intercambio de pared delgada a través de los cuales la sangre y los tejidos transfieren materiales. Las **venas** regresan la sangre hacia el corazón.



44.4 *(página 946)*

5 Seguir la evolución del sistema cardiovascular de los vertebrados desde los peces hasta los mamíferos.

- El corazón de los vertebrados tiene dos **aurículas**, que reciben sangre, y uno o dos **ventrículos**, que bombean sangre hacia las arterias. El corazón de los peces consta de una sola aurícula y un ventrículo que forman parte de un único sistema de flujo de sangre.
- En los vertebrados terrestres, los sistemas circulatorios separan sangre rica en oxígeno de sangre pobre en oxígeno; esto permite la mayor tasa metabólica para resistir un estilo de vida terrestre activo. Los anfibios tienen dos aurículas y un solo ventrículo. La sangre fluye por un circuito doble, de modo que la sangre rica en oxígeno está separada parcialmente de la sangre pobre en oxígeno. La mayoría de los reptiles no avianos tienen una pared que separa parcialmente los ventrículos, minimizando la mezcla de sangre rica en oxígeno y sangre pobre en oxígeno.
- Los corazones de cuatro cámaras de las aves y los mamíferos separan la sangre rica en oxígeno de la sangre pobre en oxígeno.

44.5 *(página 946)*

6 Describir la estructura y función del corazón humano. (Incluya el sistema de conducción cardiaca en su respuesta).

- El corazón está encerrado por un **pericardio** y tiene válvulas que impiden el contraflujo de sangre. La válvula entre la aurícula derecha y el ventrículo es la **válvula atrioventricular derecha (AV)** o **válvula tricúspide**. La válvula entre la aurícula izquierda y el ventrículo es la **válvula mitral derecha**. **Válvulas semilunares** vigilan las salidas del corazón. Las fibras del músculo cardiaco están unidas por **discos intercalares**.
- El **marcapasos** en el **nódulo sinoatrial (SA)** inicia cada latido del corazón**.** Los latidos del corazón son coordinados por un sistema de conducción eléctrica especializado.

CENGAGENOW™ **Aprenda más sobre la anatomía del corazón haciendo clic en la figura en CengageNOW.**

CENGAGENOW™ **Vea la conducción cardiaca haciendo clic en la figura en CengageNOW.**

7 Seguir los eventos del ciclo cardiaco y relacionar los sonidos del corazón normal con estos eventos.

- Un latido completo constituye un **ciclo cardiaco**. La contracción ocurre durante la **sístole**. El período de relajamiento es la **diástole**. Al principio de una sístole ventricular, el cierre de las válvulas AV emite un sonido de tono bajo, "bum". El cierre de las válvulas semilunares, el principio de una diástole ventricular, produce un breve sonido fuerte, "pum".

CENGAGENOW™ **Vea el ciclo cardiaco haciendo clic en la figura en CengageNOW.**

8 Definir *gasto cardiaco*, describir cómo es regulado e identificar factores que lo afectan.

- El **gasto cardiaco** (**GC**) es igual al **volumen sistólico** multiplicado por al ritmo cardiaco. El volumen sistólico depende del **regreso venoso** y de mensajes neuronales y hormonas, especialmente epinefrina y norepinefrina. Según la **ley de Starling,** mientras más sangre es entregada al corazón por las venas, más sangre bombea el corazón.
- El ritmo cardiaco es regulado principalmente por el sistema nervioso y es influenciado por hormonas y la temperatura corporal.

44.6 *(página 951)*

9 Identificar los factores que determinan y regulan la presión sanguínea, y comparar la presión sanguínea en diferentes tipos de vasos sanguíneos.

- La **presión sanguínea** es la fuerza ejercida por la sangre contra las paredes interiores del vaso sanguíneo. La presión sanguínea es mayor en las arterias y disminuye en la medida en que la sangre circula por los capilares.
- La presión sanguínea depende del gasto cardiaco, el volumen de la sangre y la resistencia al flujo sanguíneo. La **resistencia periférica** es la resistencia al flujo sanguíneo ocasionada por la viscosidad de la sangre y por la fricción entre la sangre y la pared del vaso sanguíneo.
- **Barorreceptores** sensibles a cambios en la presión sanguínea envían mensajes a los centros cardiacos y vasomotores en la médula del cerebro. Una vez que el centro de control cardiaco está informado de un aumento en la presión sanguínea, estimula nervios parasimpáticos que aminoran al ritmo cardiaco. El centro vasomotor inhibe nervios simpáticos que constriñen a los vasos sanguíneos. Estas acciones reducen la presión sanguínea.
- La **angiotensina II** es una hormona que eleva la presión sanguínea. La **aldosterona** ayuda a regular la excreción de sal, que afecta el volumen de la sangre y la presión sanguínea.

CENGAGENOW™ **Aprenda más sobre cómo determinar la presión sanguínea haciendo clic en la figura en CengageNOW.**

44.7 *(página 954)*

10 Seguir una gota de sangre por las circulaciones pulmonar y sistémica, mencionando en secuencia cada una de las estructuras por las que pasa.

- La **circulación pulmonar** conecta el corazón con los pulmones, la **circulación sistémica** conecta el corazón con los tejidos. En la circulación pulmonar, el ventrículo derecho bombea sangre hacia las **arterias pulmonares**, que van a los pulmones. La sangre circula por capilares pulmonares en el pulmón y luego es conducida a la aurícula izquierda por una **vena pulmonar**.
- En la circulación sistémica, el ventrículo izquierdo bombea sangre hacia la **aorta**, que se bifurca en arterias que conducen a los órganos del cuerpo. Después de circular por redes capilares dentro de varios órganos, la sangre fluye hacia venas que la conducen a la **vena cava superior** o a la **vena cava inferior**. Estas grandes venas devuelven la sangre a la aurícula derecha.
- Las **arterias coronarias** abastecen de sangre al músculo cardiaco. El **sistema portal hepático** hace circular sangre rica en nutrientes a través del hígado.

CENGAGENOW™ **Aprenda más sobre la circulación sistémica y la circulación pulmonar haciendo clic en las figuras en CengageNOW.**

44.8 *(página 956)*

11 Describir la estructura y las funciones del sistema linfático.

- El **sistema linfático** ayuda a mantener la homeostasis de los líquidos al reunir fluido intersticial y devolverlo a la sangre. El sistema linfático también defiende al cuerpo contra enfermedades y absorbe lípidos del tracto digestivo.
- Los **vasos linfáticos** conducen **linfa**, un fluido claro formado a partir de fluido intersticial, hacia el **ducto torácico** y al **ducto linfático derecho** en la región del hombro. Estos ductos devuelven la linfa a la sangre. Los **nódulos linfáticos** son las masas más pequeñas de tejido que filtran bacterias y materiales dañinos fuera de la linfa.

CENGAGENOW™ **Aprenda más sobre el sistema linfático humano haciendo clic en la figura en CengageNOW.**

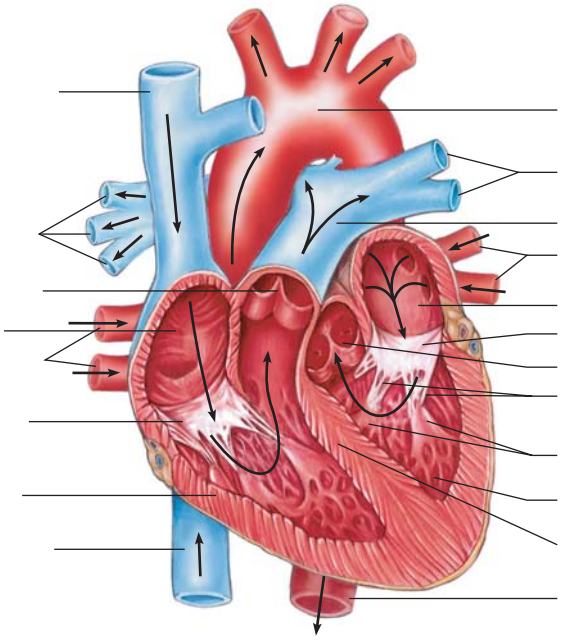
44.9 *(página 957)*

12 Seguir la progresión de la aterosclerosis y describir por lo menos cinco factores de riesgo para la enfermedad cardiovascular.

- La aterosclerosis progresa cuando las paredes interiores de ciertas arterias se inflaman y son bloqueadas por la acumulación de depósitos grasos y células grasas que median la inflamación. El suministro de sangre de los tejidos que sirven estos vasos es cada vez más comprometido.
- Algunos factores de riesgo incluyen altos niveles de colesterol con lipoproteínas de baja densidad en la sangre, hipertensión, fumar cigarrillos, diabetes mellitus, inactividad física y tener sobrepeso o estar obeso.

EVALÚE SU COMPRENSIÓN

1. Un sistema de circulación abierto (a) se encuentra en las lombrices (b) suele incluir un hemocel (c) tiene un circuito continuo de vasos con aperturas en los capilares (d) es característico de los vertebrados (e) normalmente se encuentra en animales con corazón de dos cámaras
2. ¿Cuál de las siguientes afirmaciones *no* es una función del sistema de circulación de los vertebrados? (a) ayuda a mantener un pH idóneo (b) transporta nutrientes, oxígeno y desechos metabólicos (c) ayuda a mantener el equilibrio de líquidos (d) produce hemocianina (e) proporciona defensas internas
3. ¿Cuál de lo siguiente está más estrechamente asociado con el transporte de oxígeno? (a) eritrocitos (b) plaquetas (c) neutrófilos (d) basófilos (e) linfocitos
4. ¿Cuál de lo siguiente está más estrechamente asociado con la coagulación de la sangre? (a) eritrocitos (b) plaquetas (c) neutrófilos (d) basófilos (e) linfocitos
5. ¿Qué opción describe con más precisión una secuencia de flujo sanguíneo? 1. arteria pulmonar 2. vena pulmonar 3. aurícula izquierda 4. aurícula izquierda 5. arteria pulmonar 6. aorta (a) 1, 2, 5 (b) 1, 4, 3 (c) 4, 3, 5 (d) 3, 4, 6 (e) 4, 3, 1
6. ¿Qué opción describe con más precisión una secuencia de flujo sanguíneo? 1. arteria pulmonar 2. vena pulmonar 3. aurícula izquierda 4. aurícula derecha 5. capilares pulmonares (a) 2, 1, 4, 3 (b) 3, 4, 2, 5 (c) 1, 5, 2, 3 (d) 4, 1, 5, 2 (e) 1, 5, 2, 4
7. Un ciclo cardiaco (a) consta de un latido ventricular (b) incluye una sístole (c) es igual al volumen sistólico multiplicado por el ritmo cardiaco (d) incluye una diástole (e) incluye una sístole y una diástole
8. La presión arterial es determinada por (a) el gasto cardiaco (b) la resistencia periférica (c) el volumen de la sangre (d) a, b y c (e) b y c
9. La linfa se forma a partir de (a) fluido en los nódulos linfáticos (b) suero sanguíneo (c) plasma combinada con proteína (d) fluido liberado por los nódulos linfáticos (e) fluido intersticial
10. La norepinefrina (a) aminora el ritmo cardiaco (b) es liberada en el músculo cardiaco por nervios parasimpáticos (c) provoca que los canales de K^+ en el músculo cardiaco se abran (d) disminuye el volumen sistólico (e) provoca que los canales de Ca^{2+} en el músculo cardiaco se abran
11. Los barorreceptores (a) estimulan la liberación de renina (b) activan la vía renina-angiotensina-aldosterona (c) estimulan nervios simpáticos d) son estimulados por un aumento en la presión sanguínea (e) envían mensajes a centros de control cardiacos que aumentan la presión sanguínea
12. Rotule el diagrama. Véase la figura 44-9 para comprobar sus respuestas.

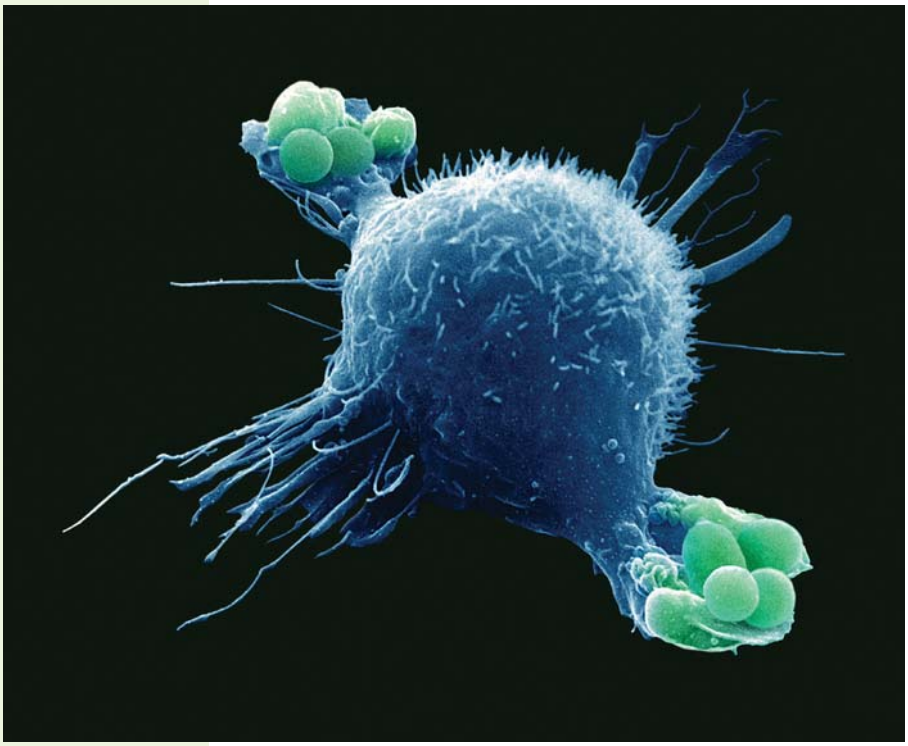


PENSAMIENTO CRÍTICO

1. Cuando se cortan los nervios del corazón, el ritmo cardiaco sube hasta alrededor de 100 contracciones por minuto. ¿Qué indica esto sobre la regulación del ritmo cardiaco?
2. **VÍNCULO CON LA EVOLUCIÓN.** Un corazón dividido en cuatro cámaras evolucionó de manera independiente en aves y mamíferos. ¿Cuáles son las ventajas de esta adaptación?
3. **VÍNCULO CON LA EVOLUCIÓN.** ¿Cómo está adaptado el corazón de un pez específicamente para su estilo de vida?
4. **CIENCIA, TECNOLOGÍA Y SOCIEDAD.** Explique la asociación entre la aterosclerosis y la enfermedad isquémica del corazón. Suponga que usted es un cirujano general. ¿Qué tipos de programas defendería a fin de disminuir las enfermedades del corazón? Como ciudadano, ¿considera que es necesario invertir recursos para desarrollar terapias con células madre destinadas al tratamiento efectivo de infartos al miocardio?

CENGAGENOW™ **Preguntas adicionales están disponibles en CengageNOW en www.cengage.com/login.**

45 El sistema inmunológico: Defensa interna



Dr. David M. Phillips/Visuals Unlimited/Getty Images

Respuesta inmunológica a la infección. Esta micrografía muestra un macrófago (gran célula color azul oscuro) envolviendo bacterias (pequeñas células verdes). Se ha mejorado el color de la micrografía.

CONCEPTOS CLAVE

45.1 Durante la evolución animal, las defensas que dependen de receptores de proteínas para reconocer patógenos peligrosos se volvieron parte del genoma de cada animal.

45.2 Las respuestas inmunológicas no específicas proporcionan protección general e inmediata contra patógenos, algunas toxinas y células cancerosas.

45.3 Las respuestas inmunológicas específicas incluyen inmunidad mediada por células e inmunidad mediada por anticuerpos.

45.4 En la inmunidad mediada por células, son activados linfocitos específicos conocidos como células T; liberan proteínas que destruyen células infectadas por virus y otros patógenos intracelulares.

45.5 En la inmunidad mediada por anticuerpos, son activados linfocitos específicos conocidos como células B; se multiplican y diferencian en células de plasma, que producen anticuerpos.

45.6 Algunas enfermedades como el cáncer, y organismos que provocan enfermedades, por ejemplo VIH, el virus que provoca SIDA, comprometen o superan el sistema inmunológico, algunas respuestas inmunológicas tienen efectos negativos sobre la salud; por ejemplo, reacciones hipersensibles inmediatas pueden resultar en respuestas alérgicas que producen incomodidad, erupciones e inclusive la muerte; y las respuestas inmunológicas dirigidas a sí mismo pueden causar una enfermedad autoinmune.

El **sistema inmunológico**, nuestro sistema de defensa interna, está integrado por las células y moléculas que protegen al cuerpo contra organismos causantes de enfermedades y ciertas toxinas. Derivada del latín que significa "seguro", la palabra *inmune* se refiere a la pronta observación de que cuando las personas se recuperaban de la viruela y otras infecciones graves, estaban seguras de no contraer nuevamente las mismas enfermedades.

Los organismos causantes de enfermedades, o **patógenos**, incluyen ciertos virus, bacterias, hongos, protozoos y gusanos. Los patógenos entran al cuerpo con aire, comida y agua; durante la copulación; y a través de heridas en la piel. El sistema inmunológico identifica patógenos y muchos tipos de toxinas y rápidamente responde para eliminarlos. Por ejemplo, los macrófagos actúan rápidamente para destruir bacterias invasoras (vea la fotografía).

El sistema inmunológico normalmente funciona de manera muy eficaz. No obstante, algunos patógenos, y también células cancerosas, algunas veces evaden o superan las defensas internas del cuerpo, resultando en enfermedad. Ciertas mutaciones genéticas y algunos patógenos pueden evitar o comprometer la función inmune. Por ejemplo, el VIH, el retrovirus que provoca SIDA, destruye las células T, un componente importante del sistema inmunológico. En ocasiones, el sistema inmunológico reacciona de forma exagerada, como en las reacciones alérgicas. Las respuestas inmunológicas algunas veces están dirigidas contra nuestros propios tejidos,

resultando en una *enfermedad autoinmune*, como la artritis reumatoide o esclerosis múltiple. Algunas veces, el sistema inmunológico ataca cuando sería preferible que no lo hiciera. Por ejemplo, las respuestas inmunológicas pueden destruir las células del corazón o los trasplantes de riñón.

La **inmunología**, el estudio de los sistemas de defensa interna de los humanos y otros animales, es uno de los campos de más rápida evolución y más emocionantes de la investigación biomédica. El sistema inmunológico es una colección de muchos tipos de células y tejidos dispersos por todo el cuerpo. La **señalización celular** eficaz entre estas células es crítica. Las células del sistema inmunológico se comunican directamente por medio de sus moléculas superficiales e indirectamente por la liberación de moléculas mensajeras. Uno de los focos de atención más importantes de la investigación es la comprensión de los complicados sistemas de señalización de sistema inmunológico. Los investigadores también están trabajando para comprender mejor la evolución del sistema inmunológico.

Uno de los logros más destacados de los inmunólogos ha sido el desarrollo de vacunas que evitan enfermedades. Otro ha sido el desarrollo de técnicas para realizar trasplantes exitosos de tejidos y órganos. Estrategias más elaboradas de investigación, como la transferencia de genes, han permitido a los inmunólogos ampliar sus conocimientos sobre las células y moléculas que interactúan para generar respuestas inmunológicas. Estas técnicas han conducido al desarrollo de nuevos métodos para la prevención y el tratamiento de la enfermedad. Se ha aprendido mucho, y muchos desafíos quedan por delante.

45.1 EVOLUCIÓN DE LAS RESPUESTAS INMUNOLÓGICAS

OBJETIVOS DE APRENDIZAJE

1. Distinguir entre respuestas inmunológicas no específicas y específicas.
2. Comparar, en términos generales, las respuestas inmunológicas que han evolucionado en los invertebrados y los vertebrados.

Una **respuesta inmunológica** es el proceso de reconocimiento de macromoléculas extrañas o peligrosas y responder para eliminarlas. El sistema inmunológico distingue entre lo *propio* y lo *ajeno*. Este reconocimiento es posible porque cada individuo es bioquímicamente único. Las células tienen proteínas superficiales diferentes a las que están sobre las células de otra especie o inclusive de otros individuos de la misma especie. El sistema inmunológico de un animal reconoce sus propias células y puede identificar como extrañas las de otros organismos. Así, las macromoléculas distintivas de un patógeno que invade a un animal estimulan las respuestas defensivas del animal. Una sola batería puede tener desde 10 hasta más de 1000 macromoléculas distintivas sobre su superficie. El sistema inmunológico también responde a señales de peligro de tejidos lesionados, como las proteínas liberadas cuando las membranas celulares están dañadas.

Dos tipos principales de respuestas inmunológicas protegen al cuerpo: no específicas y específicas (**FIGURA 45-1**). Las **respuestas inmunológicas no específicas** proporcionan protección general e inmediata contra patógenos, parásitos, algunas toxinas y medicamentos, así como células cancerosas. Las respuestas inmunológicas no específicas se denominan *inmunidad innata*. Las respuestas inmunológicas no específicas evitan que la mayoría de los patógenos entren al cuerpo y destruyen rápidamente a los que penetran las defensas externas. Por ejemplo, la cutícula o piel constituye una barrera física para los patógenos que entran en contacto con el cuerpo de un animal. La *respuesta inflamatoria* y la fagocitosis son defensas no específicas que destruyen bacterias que se las arreglan para penetrar las defensas externas.

Las **respuestas inmunológicas específicas** son altamente específicas para diversas micromoléculas. Las respuestas inmunológicas específicas también se denominan *inmunidad adquirida*. Cualquier molécula que las células del sistema inmunológico reconocen explícitamente como extraña se denomina **antígeno**. Los antígenos más poderosos son las proteínas, aunque algunos polisacáridos y lípidos también son antígenos. Las respuestas inmunológicas específicas están dirigidas hacia antígenos particulares y suelen incluir la producción de **anticuerpos**, proteínas altamente especializadas que reconocen y se unen con antígenos específicos. Una característica importante de las respuestas inmunológicas específicas es la **memoria inmunológica**, que significa que el sistema "recuerda" moléculas extrañas o peligrosas y responde más eficazmente a encuentros repetidos con las mismas moléculas.

Los inmunólogos aún no comprenden qué señales del sistema inmunológico *no* responden a moléculas extrañas que son dañinas. Algunos investigadores han sugerido que la evolución del sistema inmunológico permitió a los animales *gestionar* bacterias y otros microbios que son benéficos, así como a defenderse contra bacterias y microbios dañinos.

Los invertebrados lanzan respuestas inmunológicas no específicas

Muchos invertebrados (cnidarios, anélidos y moluscos) están cubiertos por moco que atrapa y mata a los patógenos. Esqueletos externos duros como cutículas, conchas y exoesqueletos quitinosos protegen el cuerpo de nematodos, la mayoría de los moluscos, artrópodos y muchos otros invertebrados (vea el capítulo 31). Todas las especies animales estudiadas tienen **fagocitos** que se mueven por el cuerpo, envolviendo y destruyendo bacterias y otras materias extrañas. En los moluscos, sustancias en la hemolinfa (sangre) mejora la fagocitosis. Los anélidos son los únicos invertebrados conocidos que poseen *células asesinas naturales*, un tipo de linfocito que destruye células tumorales y células infectadas por virus.

Los investigadores han descrito más de 800 **péptidos antimicrobianos**, compuestos químicos que inactivan o matan patógenos. Los investigadores han identificado péptidos antimicrobianos en todos los eucariotes (incluyendo plantas) que han sido estudiados, sugiriendo un temprano origen común de estas moléculas. Cuando los investigadores inyectan un antígeno en un insecto, en unas cuantas horas se producen hasta 15 péptidos antimicrobianos diferentes. Estos compuestos químicos son muy eficaces en parte debido a su pequeño tamaño (una docena o menos aminoácidos), lo que facilita su rápida producción y difusión.

¿Qué estimula a un animal a producir péptidos antimicrobianos y otras defensas inmunológicas? Las células animales tienen receptores que reconocen tipos comunes de moléculas patógenas y luego activan una o más vías de transducción de señales, resultando en la producción de péptidos antimicrobianos. Todos los animales estudiados producen células y moléculas que se desplazan hacia el sitio de la infección y producen una respuesta inflamatoria.

Los invertebrados distinguen entre sus propias células y las de otras especies. Por ejemplo, las células de la esponja tienen glicoproteínas específicas sobre sus superficies que les permiten reconocer a su propia especie. Cuando las células de dos especies diferentes se mezclan, se ordenan a sí mismas según la especie. Cuando dos especies diferentes de esponjas son obligadas a crecer en contacto mutuo, el tejido es destruido

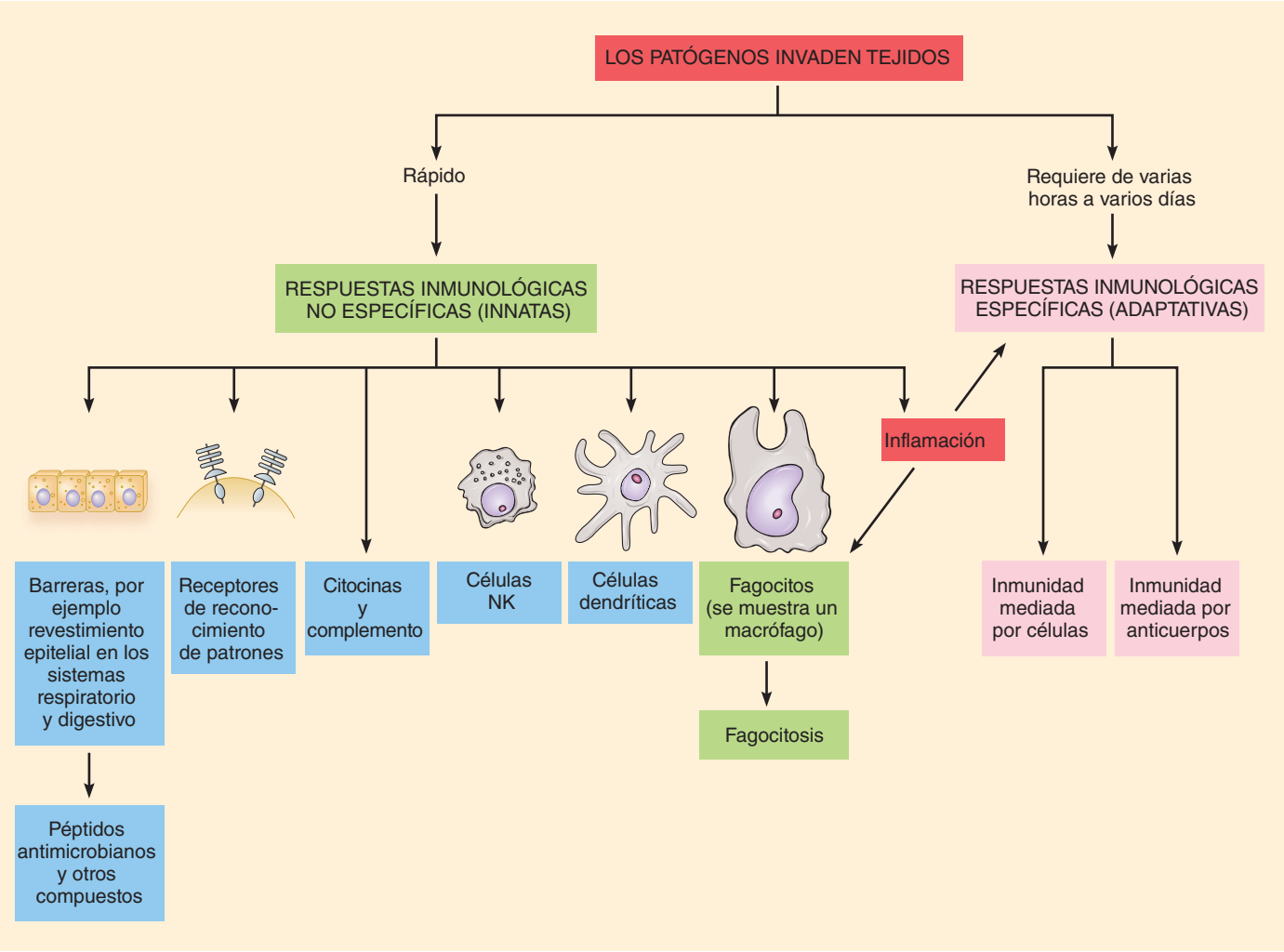


FIGURA 45-1 ***Animada*** **Visión general de las respuestas inmunológicas humanas**

Las respuestas inmunológicas no específicas incluyen barreras que impiden la entrada de patógenos; receptores de reconocimiento de patrones; citocinas y complemento; células asesinas naturales (NK por sus siglas en inglés), células dendríticas, y fagocitos; e inflamación. Durante la inflamación, ciertas células liberan citocinas que activan respuestas inmunológicas específicas; inmunidad mediada por células e inmunidad mediada por anticuerpos.

a lo largo de la región de contacto. Los cnidarios (como los corales), los anélidos (como las lombrices), los artrópodos (como los insectos) y los equinodermos (como las estrellas de mar) rechazan tejido injertado de otros animales, inclusive de la misma especie.

Ciertos cnidarios, artrópodos, algunos equinodermos y cordados simples (como los tunicados) parecen recordar antígenos durante un breve período. Como ya se mencionó, la memoria inmunológica permite que el cuerpo responda más eficazmente cuando encuentra los mismos patógenos de nuevo. Aunque ciertos invertebrados demuestran algo de especificidad y memoria, sus respuestas inmunológicas son primordialmente no específicas.

Hasta donde se sabe, los equinodermos y los tunicados son los grupos más antiguos de animales que tuvieron glóbulos blancos diferenciados que realizan funciones inmunológicas limitadas. Los investigadores han identificado dos genes en el erizo de mar púrpura que son bastante semejantes a genes de vertebrados en la producción de anticuerpos. Este descubrimiento sugiere que algunos invertebrados pueden tener alguna capacidad para lanzar respuestas inmunológicas específicas.

Los vertebrados lanzan respuestas inmunológicas no específicas y específicas

Así como los invertebrados, los vertebrados dependen de respuestas inmunológicas no específicas para su asalto inicial en la invasión de patógenos. No obstante, sus respuestas inmunológicas específicas rápidamente afinan las respuestas no específicas más generales.

El sistema linfático especializado que ha evolucionado en los vertebrados incluye células como los **linfocitos**, glóbulos blancos especializados en transportar respuestas inmunológicas, y órganos como nodos linfáticos (vea el capítulo 44). Las respuestas inmunológicas específicas, incluyendo la acción por linfocitos y anticuerpos, pueden haber evolucionado en primera instancia en vertebrados con mandíbulas. En el aná-

lisis que sigue, nos enfocamos en el sistema inmunológico humano, con referencias a los mecanismos inmunes de otros animales.

Repaso

- ¿Cuáles son los dos caminos clave en que las respuestas inmunológicas específicas difieren de las respuestas inmunológicas no específicas?
- En general, ¿cuál es la diferencia entre las respuestas inmunológicas de los vertebrados y las de los invertebrados?

45.2 RESPUESTAS INMUNOLÓGICAS NO ESPECÍFICAS

OBJETIVO DE APRENDIZAJE

3 Describir respuestas inmunológicas no específicas, incluyendo barreras físicas; identificación por receptores de reconocimiento de patrones; acciones de fagocitos y otras células; acciones de citocinas y complemento; y la respuesta inflamatoria.

Las respuestas inmunológicas no específicas también se conocen como *inmunidad innata*. Los mecanismos inmunes no específicos siempre están presentes y listos para responder rápidamente a patógenos invasores. Las respuestas inmunológicas no específicas proporcionan protección inmediata y general contra patógenos, parásitos, algunas toxinas y drogas, así como células cancerosas. Las defensas no específicas incluyen barreras físicas, como la piel; la acción de receptores de reconocimiento de patrones; acción de proteínas como las citocinas y las que forman el sistema del complemento; acciones por células, incluyendo fagocitos, células dendríticas y células asesinas naturales (NK); y la respuesta inflamatoria.

Las barreras físicas impiden la entrada de la mayoría de patógenos al cuerpo

Una primera línea de defensa de un animal es la cubierta exterior –cutícula, concha, quitina o piel– que bloquea la entrada de patógenos. El tracto digestivo (gastrointestinal), las vías respiratorias, el tracto urinario y la vagina, todos están abiertos hacia el exterior del cuerpo. Los revestimientos epiteliales de estas vías son barreras entre el entorno externo y el interior del cuerpo. Varios mecanismos dentro de las barreras epiteliales expulsan, atrapan o destruyen patógenos. Por ejemplo, los patógenos que entran al cuerpo con aire inhalado pueden ser filtrados por vellos en la nariz o atrapados en el pegajoso revestimiento mucoso del tracto respiratorio. Una vez atrapados, son destruidos por fagocitos.

Las barreras físicas también están equipadas con armas químicas. Por ejemplo, péptidos antimicrobianos denominados **defensinas** son producidos por el epitelio de la piel de muchos animales, incluyendo los mamíferos. Las defensinas, que también se encuentran en la saliva, son tóxicas para bacterias y hongos. El moco contiene una sustancia, denominada *mucina*, que destruye químicamente a los invasores. La **lisozima**, una enzima que se encuentra en lágrimas y otros líquidos del cuerpo, ataca las paredes celulares de muchas bacterias gram-positivas.

Moco, lágrimas, orina y otros líquidos del cuerpo lavan patógenos fuera del cuerpo e impiden su proliferación. Las bacterias invasoras también deben competir con la población de microbios que habitan en nuestra piel y otros tejidos superficiales. Estos microbios residentes normalmente no son dañinos.

Los receptores de reconocimiento de patrones activan respuestas inmunológicas no específicas

Cuando los patógenos vencen las defensas externas del cuerpo, sus propiedades químicas activan otras respuestas de defensa no específicas, y la mayoría de los invasores son eliminados rápidamente. Las bacterias y otros microbios tienen ciertas proteínas y otras moléculas que no están presentes en las células de los humanos y otros mamíferos. Estos compuestos químicos (o partes específicas de moléculas) que estimulan respuestas inmunológicas no específicas se denominan patrones moleculares asociados a patógenos, o PMAP. Cada grupo de microbios –virus, bacterias gram-positivas y hongos– comparten ciertos PMAP. Por ejemplo, ciertos virus tienen ARN de doble cadena y las bacterias gram-positivas tienen peptidoglicano.

Han evolucionado **receptores de reconocimiento de patrones** que reconocen PMAP como ajenos. Cuando estos receptores sobre fagocitos se unen con PMAP, se activan respuestas inmunológicas no específicas. Por ejemplo, los fagocitos se vuelven más eficaces para tomar y destruir a los patógenos. Estos receptores también pueden transducir señales que estimulan la respuesta inflamatoria. El grupo más importante de receptores de reconocimiento de patrones, los **receptores de tipo toll**, se expresan en varios tipos de células. Los receptores de tipo toll (homólogos de una proteína conocida como proteína de tipo toll en el genoma *Drosophila*) activan ciertos factores de transcripción. Estos factores de transcripción estimulan la expresión de genes que codifican ciertas proteínas, como las *citocinas*, que son importantes moléculas de señalización.

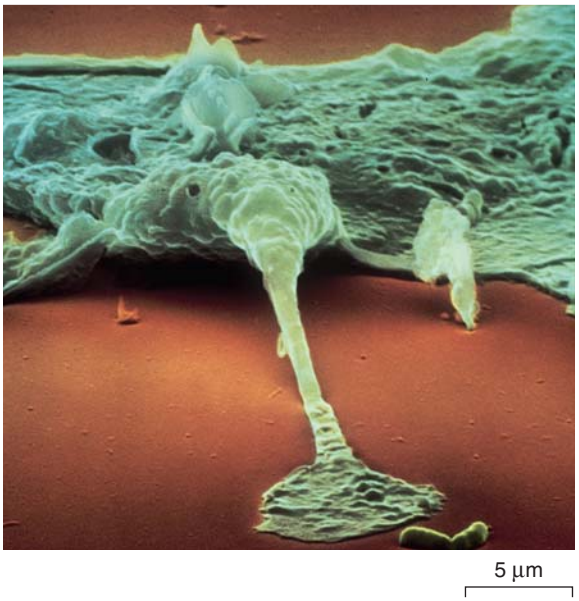
Las células de sistemas inmunológicos no específicos destruyen patógenos y elaboran productos químicos

Las respuestas inmunológicas no específicas dependen de la acción de varios tipos de células, incluyendo fagocitos, células asesinas naturales y células dendríticas. Los **neutrófilos**, el tipo más común de glóbulos blancos (vea el capítulo 44) y los macrófagos son los fagocitos más importantes en el cuerpo. Recuerde que la **fagocitosis** es el proceso por el cual las células envuelven microorganismos, materia extraña u otras células (vea la figura 5-21). Un neutrófilo puede fagocitar alrededor de 20 bacterias antes de ser desactivado (tal vez a causa de fugas de enzimas lisosomales) y muere.

Los **macrófagos** son grandes fagocitos que se desarrollan a partir de *monocitos*, un tipo de glóbulo blanco no granular. Un macrófago puede fagocitar alrededor de 100 bacterias durante su vida útil (**FIGURA 45-2**). Los macrófagos también liberan agentes antivirales. Algunos macrófagos patrullan los tejidos del cuerpo, envolviendo células dañadas o materia extraña (incluyendo bacterias). Otros macrófagos permanecen en un sitio y destruyen bacterias que pasan. Por ejemplo, los sacos de aire en los pulmones contienen un gran número de macrófagos que destruyen materia extraña que entra con el aire inhalado.

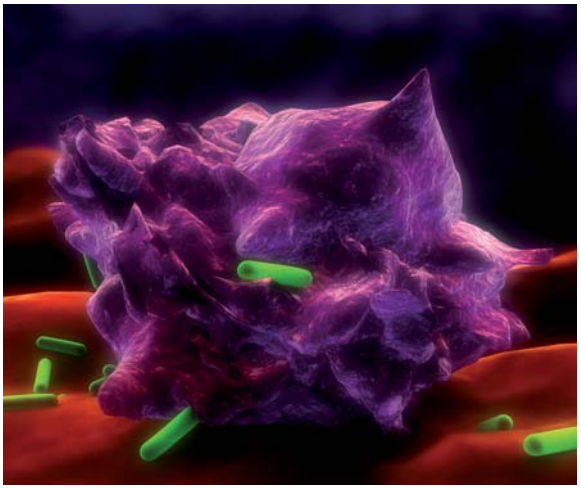
Los macrófagos de los vertebrados tienen receptores de tipo toll que reconocen ciertos PMAP y responden al producir citocinas. Por ejemplo, un lipopolisacárido encontrado en bacterias gram-negativas estimula a los macrófagos. En respuesta, los macrófagos liberan *citocinas* que mejoran la respuesta inflamatoria.

Las bacterias, ¿pueden contrarrestar el ataque de los fagocitos? En las bacterias han evolucionado muchas estrategias que las protegen de sus huéspedes. El *Streptococcus pneumoniae*, por ejemplo, tiene paredes o



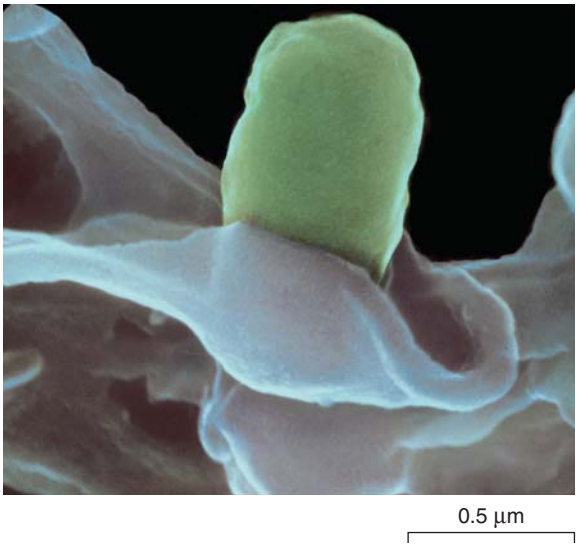
Lennart Nilsson, Boehringer Ingelheim International GmbH

(a) Un macrófago extiende un pseudópodo hacia una bacteria invasora *Escherichia coli* que ya está multiplicándose.



Sebastian Kaulitzki/Shutterstock

(c) Un macrófago toma bacterias atrapadas junto con su propia membrana plasmática. La membrana plasmática del macrófago se envolverá sobre las bacterias, y poderosas enzimas lisosomales las destruirán.



Lennart Nilsson, Boehringer Ingelheim International GmbH

(b) Una bacteria está atrapada dentro del pseudópodo envolvente.

FIGURA 45-2 Fagocitosis

Los macrófagos son guerreros eficientes. Estas micrografías a colores muestran macrófagos fagocitando bacterias.

cápsulas celulares que resisten la acción de las enzimas lisosomales fagocitas. Otras bacterias liberan enzimas que destruyen las membranas lisosomales. Luego, las poderosas enzimas lisosomales se derraman hacia el citoplasma y pueden destruir al fagocito.

Las **células asesinas naturales (NK)** son grandes linfocitos granulares que se originan en la médula ósea. Son casi 10% de los linfocitos en circulación. Las células NK son activas contra células tumorales y células infectadas por algunos tipos de virus. Destruyen células objetivo por medio de procesos no específicos y específicos (mediados por anticuerpos).

Las células NK liberan citocinas, así como enzimas que destruyen células objetivo. Las **perforinas** son enzimas que ocasionan la formación de poros en la membrana plasmática de la célula objetivo, permitiendo que **granzimas**, otro tipo de enzima, entren en la célula. A continuación, las granzimas activan una cascada de reacciones, provocando que la célula se autodestruya por **apoptosis**, muerte programada de la célula. Varias citocinas estimulan la actividad de las células NK. Cuando los niveles de células NK son altos, es posible intensificar la resistencia a ciertos tipos de cáncer. Estresores psicológicos pueden disminuir la actividad de las células NK, mejorando así el crecimiento de tumores.

Los biólogos identificaron por primera vez las **células dendríticas** en 1868 y luego las volvieron a descubrir en 1973, aunque el pequeño número de estas células dificultó su estudio hasta que se desarrollaron técnicas más elaboradas en la década de 1990. Su nombre se deriva de sus largas extensiones citoplasmáticas denominadas *dendritas* (que no deben confundirse con las dendritas de las neuronas). Las células dendríticas se desarrollan a partir de células precursoras en la médula ósea y de monocitos.

Las células dendríticas están estacionadas estratégicamente en todos los tejidos del cuerpo que entran en contacto con el entorno: la piel y los revestimientos epiteliales de las vías digestiva, respiratoria y vaginal. Cuando el tejido es infectado por patógenos, los PAMP activan las células dendríticas. Un tipo de célula dendrítica responde a infecciones virales. Las células dendríticas producen *interferonas*, citocinas antivirales. Ciertos tipos de células dendríticas activadas capturan antígenos microbianos por fagocitosis o por endocitosis mediada por receptores (vea el capítulo 5).

Las citocinas y el complemento median respuestas inmunológicas

Las células del sistema inmunológico secretan un número extraordinario de péptidos y proteínas antimicrobianos regulatorios. Dos grupos

principales de moléculas que son críticas en respuestas de defensa no específicas son las citocinas y el complemento.

Las citocinas son moléculas de señalización importantes

Las **citocinas** son un grupo grande y diverso de péptidos y proteínas (la mayoría son glicoproteínas) que funcionan como moléculas de señalización importantes y realizan funciones regulatorias. Los mismos tipos de citocinas pueden ser producidos por muchos tipos diferentes de células. Asimismo, una citocina puede afectar muchos tipos diferentes de células. Justo como las funciones de las respuestas inmunológicas no específicas y específicas se superponen, las acciones de las citocinas de estos subsistemas también se superponen. Por ejemplo, las citocinas producidas por células no específicas como los macrófagos pueden activar linfocitos implicados en respuestas inmunológicas específicas.

Las citocinas ayudan a regular la intensidad y duración de las respuestas inmunológicas. También son importantes en la regulación de muchos otros procesos biológicos, como crecimiento, reparación y activación celular. Las citocinas se unen a receptores de membrana específicos sobre células objetivo. Estas moléculas de señalización pueden actuar como *agentes autocrinos*, que afectan a las mismas células que los producen, o como *agentes paracrinos*, que regulan la actividad de células próximas (vea el capítulo 49). Cuando las citocinas se producen en grandes cantidades, algunas actúan como hormonas que circulan en la sangre y afectan distintos tejidos. Los biólogos identifican los tipos de citocinas según su función u origen. Analizamos varios ejemplos, incluyendo *interferonas*, *factores de necrosis tumoral*, *interleucinas* y *quimiocinas*.

Cuando algunas células están infectadas por virus u otros parásitos intracelulares (algunos tipos de bacteria, hongos y protozoos), responden secretando citocinas denominadas **interferonas**. Las *interferonas tipo I* son producidas ya sea por sus macrófagos o por *fibroplastos*, células que producen las fibras de tejidos conectivos. Las interferonas tipo I inhiben la replicación viral y activan células NK que poseen acciones antivirales. Los virus producidos en células expuestas a interferonas tipo I no son muy eficaces para infectar otras células. Algo interesante es que aun cuando las interferonas tipo I son producidas como parte de la respuesta inmunológica no específica, una vez liberadas pueden regular la acción de ciertas células de la respuesta inmunológica específica. La interacción de los mecanismos inmunológicos de respuesta no específica y respuesta específica es un ejemplo del poder y la complejidad del sistema inmunológico.

La *interferona tipo II* (también denominada IFN-gamma) es crítica en ambos tipos de inmunidad: no específica y específica. En la inmunidad no específica, la interferona tipo II estimula a los macrófagos para destruir células tumorales y células huésped que han sido infectadas por virus. (La interferona activa la transcripción de genes que codifican enzimas necesarias para producir compuestos antimicrobianos en los lisosomas).

Desde su descubrimiento en 1957, las interferonas han sido el centro de atención de numerosas investigaciones. Las compañías farmacéuticas ahora usan técnicas de recombinación de ADN para producir grandes cantidades de ciertas interferonas. La Food and Drug Administration (FDA) de Estados Unidos ha aprobado las interferonas para el tratamiento de diversas enfermedades, incluyendo hepatitis B y hepatitis C, verrugas genitales, varios tipos de cáncer (por ejemplo, leucemia), un tipo de esclerosis múltiple y el sarcoma de Kaposi asociado al SIDA.

En respuesta a bacterias gram-negativas, ciertos otros patógenos, o algunos tumores, el **factor de necrosis tumoral (FNT)** estimula a las células inmunes a iniciar una respuesta inflamatoria. De hecho, el FNT se denominó así porque primero fue identificado como un compuesto que destruía células tumorales. El FNT es secretado principalmente por macrófagos y por *células T*, un tipo de linfocito. Cuando hay afecciones graves se producen grandes cantidades de FNT. Luego, el FNT se hace circular en la sangre y puede tener efectos ampliamente distribuidos. Por ejemplo, actúa sobre el hipotálamo, induciendo fiebre.

Algunas veces la infección por bacterias gram-negativas, como *Salmonella typhi*, resulta en la liberación de grandes cantidades de FNT y otras citocinas. Esto resulta en una cascada de reacciones que conducen a *shock séptico*, una condición potencialmente fatal que puede implicar fiebre elevada y malfuncionamiento del sistema circulatorio. Así, algunas veces las citocinas pueden tener efectos dañinos.

Las **interleucinas** son un grupo diverso de citocinas secretadas principalmente por macrófagos y linfocitos. Las interleucinas están numeradas según su orden de descubrimiento. Regulan interacciones entre glóbulos blancos, como linfocitos y macrófagos, y otras células. La *interleucina 1* (*IL-1*) funciona con el FNT en la mediación de la inflamación. La *interleucina 12* (*IL-12*) estimula las células NK, así como las células T, para producir IFN-gamma. Algunas interleucinas tienen efectos ampliamente distribuidos. Cuando hay infección, la IL-1 puede restablecer el termostato humano en el hipotálamo, resultando en fiebre y sus síntomas. La sobreproducción de ciertas interleucinas ha sido asociada con enfermedades clínicas, incluyendo aterosclerosis.

Las **quimiocinas**, un gran grupo de citocinas, son moléculas de señalización que atraen, activan y dirigen el movimiento de varias células del sistema inmunológico. Por ejemplo, regulan la migración de glóbulos blancos de la sangre a los tejidos. Algunas quimiocinas son producidas en respuesta a la infección y son mediadoras de la respuesta inflamatoria.

El sistema del complemento promueve la destrucción de patógenos y mejora la inflamación

Los fagocitos secretan citocinas que activan el *sistema del complemento*. El **complemento**, así denominado porque "complementa" la acción de otras respuestas defensivas, consta de más de 20 proteínas presentes en el plasma y otros líquidos corporales. Las semejanzas en proteínas del complemento en muchas especies, incluyendo cangrejos de herradura, erizos de mar, tunicados y mamíferos, sugieren que estas moléculas evolucionaron hace millones de años y que se han conservado bastante.

Normalmente, las proteínas del complemento están inactivas hasta que el cuerpo es expuesto a un antígeno. Ciertos patógenos activan directamente el sistema del complemento. En otros casos, la unión de un antígeno y un anticuerpo estimula la activación. La activación del complemento implica una cascada de reacciones; cada componente actúa sobre el siguiente en la serie. Luego, las proteínas del sistema del complemento actúan para destruir los patógenos.

Las proteínas del complemento están activas contra muchos antígenos, y sus acciones son no específicas; las proteínas (1) lisan virus, bacterias y otras células; (2) recubren patógenos, haciéndolos menos "resbalosos", de modo que los macrófagos y los neutrófilos los fagociten con más facilidad; (3) atraen glóbulos blancos al sitio de la infección, un proceso denominado *quimiotaxis*; y (4) se unen a receptores específicos sobre células del sistema inmunológico, estimulando acciones específicas, como secretar moléculas reguladoras e incrementar la respuesta inflamatoria.

La inflamación es una respuesta de protección

La **respuesta inflamatoria**, o *inflamación*, es una de las respuestas clave del cuerpo a infecciones o daños. El daño en tejidos ocasionado por in-

vasión de patógenos o lesiones físicas activa un factor de coagulación en el plasma sanguíneo que activa tres cascadas moleculares de interconexión diferentes en el plasma, incluyendo la cascada de coagulación. Muchas de estas reacciones generan moléculas; por ejemplo, el péptido *bradicinina*, que media el proceso inflamatorio. Estos mediadores de plasma dilatan los vasos sanguíneos y aumentan la permeabilidad capilar (**FIGURAS 45-3** y **45-4**). Muchas citocinas señalan a glóbulos blancos para que lancen la respuesta inflamatoria, y algunas citocinas ayudan a regular el proceso. La inflamación también activa el sistema del complemento. Las características clínicas de la inflamación son calor, enrojecimiento, edema (hinchazón), y dolor.

La respuesta inflamatoria incluye tres procesos principales.

1. *Vasodilatación*. Los macrófagos y los **mastocitos** estacionados en los tejidos responden rápidamente a tejido dañado o a infecciones. Los mastocitos, que se encuentran en la mayoría de los tejidos cerca de los vasos sanguíneos, liberan **histamina**, citocinas y otros compuestos que dilatan los vasos sanguíneos en el área infectada. El diámetro dilatado de los vasos sanguíneos lleva más sangre al área. El incremento de flujo de sangre calienta la piel y enrojece a la piel que contiene poco pigmento.
2. *Aumento en la permeabilidad de los capilares*. La histamina y otros compuestos liberados por los mastocitos aumentan la permeabilidad de los capilares. Fluido y anticuerpos salen de la circulación y entran a los tejidos. A medida que el volumen del fluido intersticial aumenta, ocurre *edema*. El edema, junto con la acción de ciertas enzimas en el plasma, ocasiona el dolor que caracteriza la inflamación.
3. *Aumento de fagocitosis*. El incremento en el flujo sanguíneo lleva grandes cantidades de neutrófilos y otras células fagocitas a la región inflamada a pocas horas de ocurrida la lesión o infección del tejido. Los fagocitos migran fuera de los capilares hacia los tejidos infectados. Los macrófagos secretan quimiocinas y otras citocinas que reclutan y activan más neutrófilos. Una de las funciones principales de la inflamación es el aumento de fagocitosis.

Aunque la respuesta inflamatoria empieza como una respuesta local, algunas veces el cuerpo entero puede estar implicado. La **fiebre**, un síntoma clínico común de inflamación extendida, ayuda al cuerpo a combatir la infección. Una elevada temperatura corporal aumenta la fagocitosis e interfiere con el crecimiento y la replicación de microorganismos. La fiebre rompe los lisosomas, destruyendo las células infectadas por virus. La fiebre también promueve la actividad de ciertos linfocitos. La fiebre baja acelera la recuperación a corto plazo.

La respuesta inflamatoria es vital en la superación de la infección, pero la *inflamación crónica* contribuye a muchas enfermedades crónicas.

PUNTO CLAVE **Durante la respuesta inflamatoria, los vasos capilares se dilatan y se vuelven más permeables, llevando más fagocitos al área infectada; aumenta la fagocitosis.**

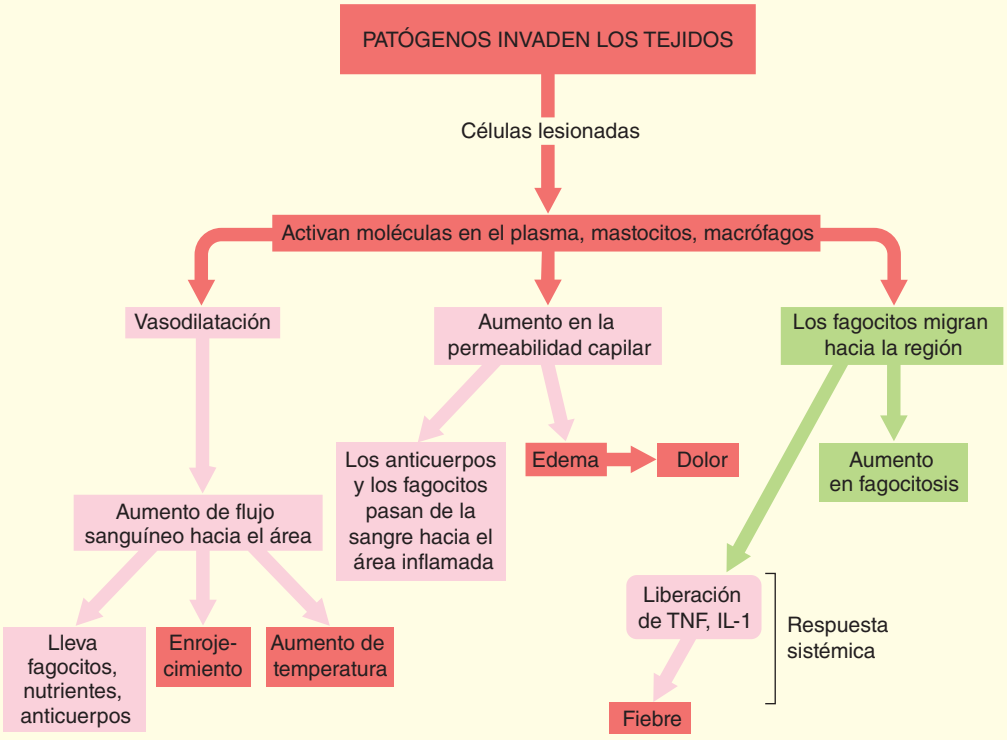
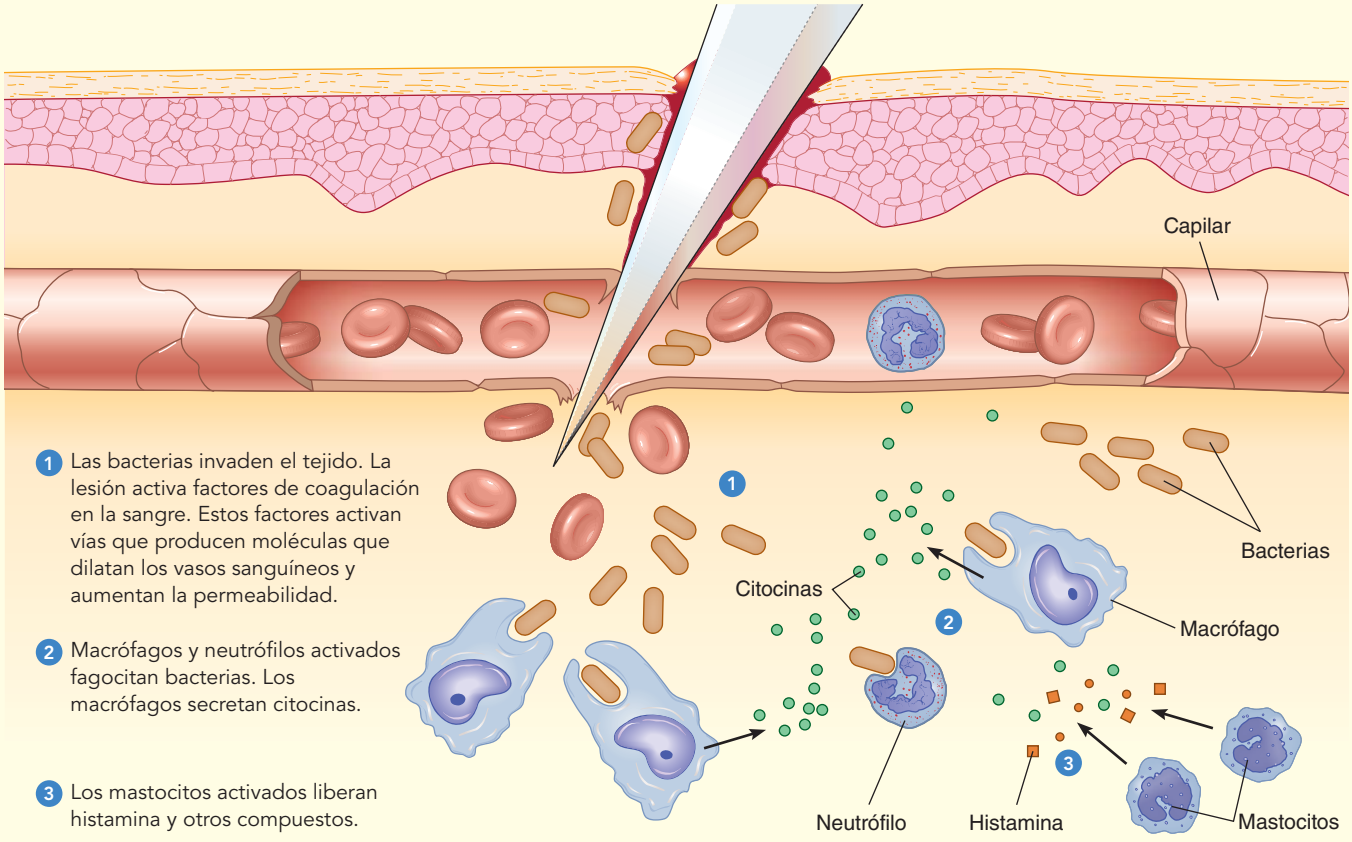


FIGURA 45-3 ***Animada*** **Visión general de la respuesta inflamatoria**
Cuando la piel está lesionada, entran bacterias (y otros patógenos) a los tejidos. La lesión en la piel activa un factor de coagulación en la sangre que acciona tres vías moleculares en el plasma. Algunas de las moléculas producidas dilatan vasos sanguíneos y aumentan la permeabilidad capilar.



(a) Histamina, citocinas y otros compuestos liberados por los mastocitos aumentan la vasodilatación y la permeabilidad capilar. Ciertas citocinas atraen células fagocitas. Los macrófagos y los neutrófilos en el área infectada envuelven y destruyen las bacterias. Los macrófagos secretan citocinas que reclutan más neutrófilos. Los mastocitos secretan histamina, citocinas y otras sustancias que dilatan los vasos capilares.

FIGURA 45-4 ***Animada*** **La respuesta inflamatoria**

Las bacterias están representadas por bastones rojos; las citocinas, por puntos verdes; las histaminas, por cuadrados anaranjados; y las secreciones de otros mastocitos, por puntos anaranjados.

Por ejemplo, la inflamación ha sido vinculada con la aterosclerosis, la artritis reumatoide, la enfermedad de Crohn, la diabetes, la enfermedad de Alzheimer y cáncer. Aunque aún no se comprenden los detalles, parece que la inflamación crónica ocurre cuando los mecanismos homeostáticos que normalmente desactivan la respuesta inflamatoria no funcionan de manera apropiada. Como factores de riesgo para la inflamación crónica, los investigadores han identificado infecciones prolongadas, fumar cigarrillos, enfermedad de las encías y obesidad.

Repaso

- ¿Qué barreras impiden que la mayoría de patógenos invadan el cuerpo?
- ¿Cuál es la función de los receptores de reconocimiento de patrones?
- ¿Cuál es la función de las células NK? ¿Y la de los macrófagos?
- ¿Cuáles son los principales grupos de citocinas? ¿Cuál es la función de cada grupo?
- ¿Qué procesos están implicados en la respuesta inflamatoria?

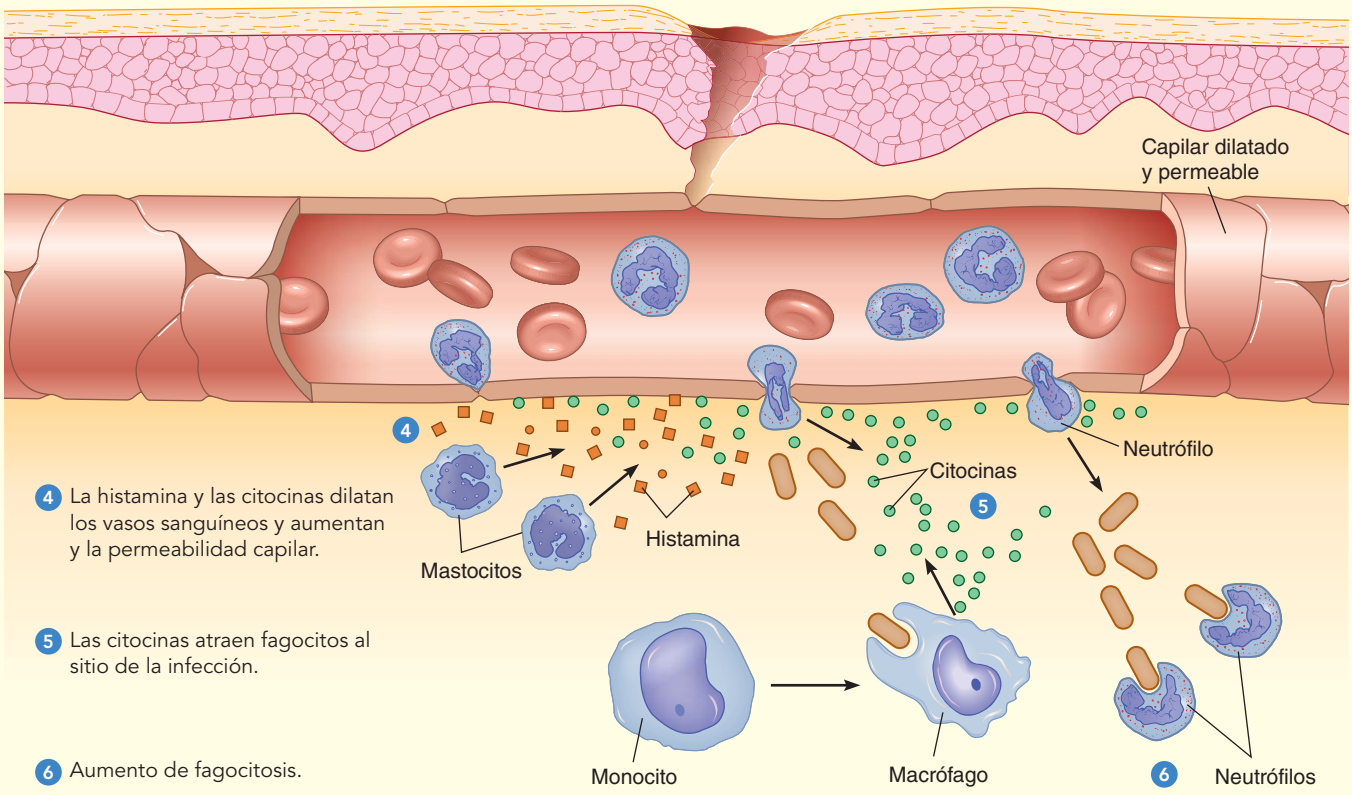
45.3 RESPUESTAS INMUNOLÓGICAS ESPECÍFICAS

OBJETIVOS DE APRENDIZAJE

4 Contrastar la inmunidad mediada por células y la inmunidad mediada por anticuerpos, y proporcionar una visión general de cada proceso.

5 Describir las funciones de las células principales del sistema inmunológico específico y del complejo de histocompatibilidad más importante.

Las respuestas inmunológicas específicas también se conocen como *inmunidad adaptativa* o *inmunidad adquirida*. En contraste con mecanismos inmunológicos no específicos que siempre están presentes y listos para responder a infecciones, las respuestas inmunológicas específicas se desarrollan en respuesta a una infección y se *adaptan* a los patógenos específicos que invaden el cuerpo. Estas respuestas inmunológicas son altamente específicas para macromoléculas distintas.



(b) Una gran cantidad de monocitos y células fagocitas pasan a través de los capilares ahora dilatados y permeables hacia el área infectada. Los monocitos se desarrollan en macrófagos. Aumenta la fagocitosis.

Mientras las respuestas inmunológicas no específicas destruyen patógenos e impiden la dispersión de la infección, el cuerpo moviliza sus respuestas inmunológicas específicas. Se requieren varios días para activar respuestas inmunológicas específicas, pero una vez engranados, estos mecanismos son extremadamente eficaces. Como ya se analizó, las respuestas inmunológicas específicas están dirigidas precisamente para destruir antígenos específicos, y poseen memoria inmunológica. Dos tipos de respuestas inmunológicas específicas son la *inmunidad mediada por células* y la *inmunidad mediada por anticuerpos*.

En las respuestas inmunológicas específicas están implicados muchos tipos de células

En la **FIGURA 45-5** se muestran los principales tipos de células del sistema inmunológico específico. Dos tipos fundamentales de células que participan en respuestas inmunológicas específicas son los linfocitos y las *células presentadoras de antígeno*. Los fagocitos y muchas otras células importantes en respuestas inmunológicas no específicas también participan en respuestas específicas. Los **eosinófilos**, por ejemplo, son glóbulos blancos que liberan proteínas, incluyendo citocinas, de sus gránulos. Algunas de estas citocinas son importantes en respuestas inmunológicas no específicas. Los eosinófilos también liberan proteínas tóxicas para gusanos parásitos.

Los linfocitos son los guerreros más importantes en respuestas inmunológicas específicas

Los linfocitos son importantes en la inmunidad específica y en la inmunidad no específica. Las células asesinas naturales (células NK) se abordaron en el análisis previo de inmunidad no específica. Recuerde que las células NK son linfocitos que matan células infectadas por virus y células tumorales. Los **linfocitos T**, o **células T**, y los **linfocitos B**, o **células B**, funcionan en la inmunidad específica.

Las células T son responsables de la **inmunidad mediada por células**. Son los soldados celulares del cuerpo. Las células T se desplazan hacia el sitio de infección y atacan las células del cuerpo infectadas por patógenos invasores, así como a células extrañas (como las que se introducen en injertos de tejido o trasplantes de órganos). Las células T también destruyen células modificadas por mutaciones (células cancerosas).

Las células B son responsables de la **inmunidad mediada por anticuerpos**. Las células B maduran en **células de plasma**, que producen anticuerpos específicos. Los anticuerpos se unen a antígenos específicos, neutralizándolos o marcándolos para su destrucción. La inmunidad mediada por anticuerpos es una de las estrategias de defensa química más importantes del cuerpo.

Todos los linfocitos se desarrollan a partir de células madre en la médula ósea. Las células B completan su desarrollo en la médula ósea adulta.

PUNTO CLAVE Algunas células importantes en respuestas inmunológicas específicas incluyen células (macrófagos y células dendríticas) y linfocitos (células T y células B). Estas células interactúan a través de una señalización compleja.

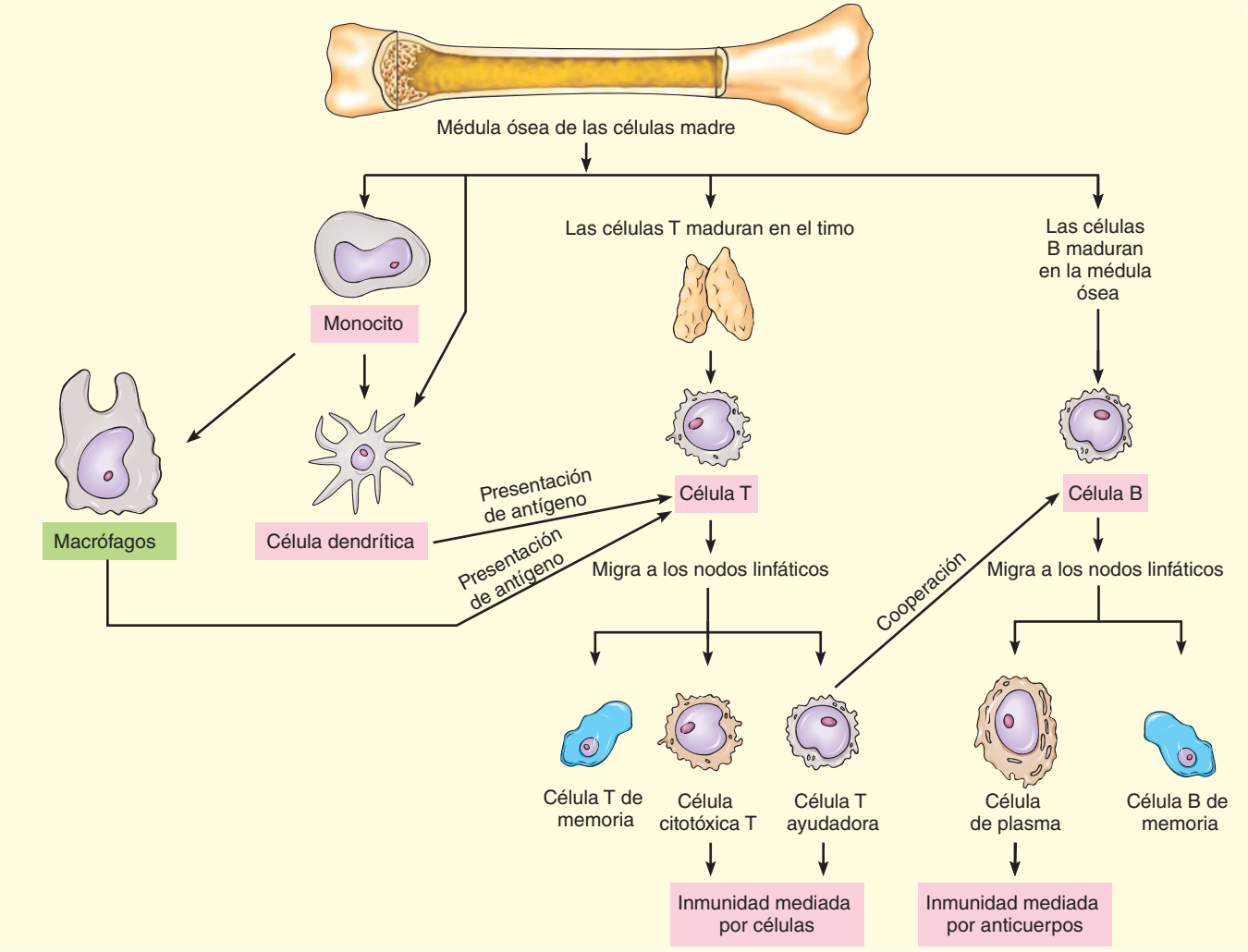


FIGURA 45-5 Algunas células clave en respuestas inmunológicas específicas

Las células T maduran en la **glándula timo** (de donde deriva la *T* de su nombre). Grandes cantidades de linfocitos maduros residen en órganos linfáticos, incluyendo el bazo, los nodos linfáticos, las amígdalas y otros tejidos linfáticos posicionados estratégicamente en todo el cuerpo.

Aunque las células T y las células B tienen apariencia semejante cuando se observan con un microscopio de luz, técnicas elaboradas como microscopia fluorescente demuestran que estas células pueden ser diferenciadas por sus macromoléculas únicas en la superficie de la célula. Las células T y las células B tienen funciones e historias de vida diferentes y tienden a localizarse en regiones separadas del bazo, los nodos linfáticos y otros tejidos linfáticos.

En la médula ósea se producen millones de células B diariamente. Cada célula B está genéticamente programada para codificar un receptor de glicoproteína que puede unirse con un tipo específico de antígeno. Cuando una célula B entra en contacto con un antígeno que se une con sus receptores, la célula B es activada. La activación de la célula B es un proceso complicado que suele requerir la participación de un tipo particular de célula T.

Cuando una célula B está activada, se divide rápidamente para formar un clon de células idénticas. Las células B clonadas se diferencian en *células de plasma*, que producen anticuerpos. ¡Una célula de plasma puede producir más de 10 millones de moléculas de anticuerpos por hora! El anticuerpo se une al antígeno que activó originalmente las células B. Algunas células B activadas no se convierten en células de plasma, sino en **células B de memoria** de larga duración que continúan produciendo pequeñas cantidades de anticuerpo después que el cuerpo ha superado una infección.

En su camino de la médula ósea a los tejidos linfáticos, las células T son procesadas en la glándula timo. El timo produce células T *inmunocompetentes*, capaces de respuesta inmunológica. A medida que las células T se desplazan por el timo, se dividen muchas veces y desarrollan proteínas superficiales específicas con sitios receptores distintivos.

La población de células T pasa por selección positiva y negativa. En la *selección negativa*, las células T en el timo que reaccionan a antígenos propios experimentan apoptosis. Los inmunólogos estiman que más de 90% de las células T que se desarrollan son seleccionadas negativamente.

En la *selección positiva*, a las células T se les permite madurar si reconocen antígenos propios y se unen con antígenos extraños. Estas células T se diferencian y abandonan el timo para establecer su residencia en otros tejidos linfáticos o lanzar respuestas inmunológicas en tejidos infectados. Al seleccionar sólo células T idóneas, la glándula timo asegura que las células T sean capaces de distinguir entre las moléculas propias del cuerpo y antígenos extraños.

La mayoría de las células T en el timo se diferencian justo antes del nacimiento y durante los primeros meses de vida posnatal. Si el timo es extirpado antes que este proceso se lleve a cabo, un animal no desarrolla inmunidad mediada por células. Si el timo se extrae después de este período, la inmunidad mediada por células no resulta tan seriamente dañada.

Las células T son distinguidas por el **receptor de células T (RCT)**, que reconoce antígenos específicos. Las dos poblaciones más importantes de células T son las células T citotóxicas y las células T ayudadoras (T_A). Las **células T citotóxicas (T_C)** también se denominan *células CD8* porque tienen una glicoproteína denominada CD8 en la superficie de su membrana plasmática. Conocidas de manera menos formal como *células asesinas T*, las células T_C reconocen y destruyen células que tienen antígenos extraños sobre sus superficies. Sus células objetivo incluyen células infectadas por virus, células cancerosas e injertos de tejidos extraños.

Las **células T ayudadoras (T_A)**, también conocidas como *células CD4*, tienen una glicoproteína superficial denominada CD4. Las células T_A secretan citocinas que activan a las células B, a las células T y a células macrófagas. Las **células T reguladoras**, conocidas como **Tregs**, constituyen una subpoblación de las células **T_A**. Las Tregs ayudan a regular respuestas inmunológicas al suprimir las funciones de algunas células T. Después de una infección, las **células T de memoria** (tanto las células T_C como las células T_A) permanecen en el cuerpo.

Las células presentadoras de antígeno activan las células T ayudadoras

Los macrófagos, las células dendríticas y las células B funcionan como **células presentadoras de antígeno (CPA)** "profesionales" que presentan antígenos extraños, así como sus propias proteínas superficiales. Las CPA permanecen inactivas hasta que sus receptores de reconocimiento de patrones reconocen patrones moleculares asociados a patógenos (PMAP) sobre patógenos. Una vez activada, una célula presentadora de antígeno ingiere el patógeno. Enzimas lisosomales dentro de las CPA degradan la mayoría, pero no todos los antígenos bacterianos. Las CPA muestran fragmentos de los antígenos disueltos sobre su superficie celular en asociación con un tipo de automolécula (CHM clase II, que se analiza después). Las células presentadoras de antígeno activadas expresan moléculas de señalización adicionales, denominadas **moléculas coestimuladoras**, junto con el antígeno mostrado. Estas células presentadoras de antígeno completamente funcionales presentan antígenos mostrados a las células T.

Además de su función como células presentadoras de antígeno, los macrófagos secretan más de 100 compuestos diferentes, incluyendo citocinas y enzimas que destruyen bacterias. Cuando los macrófagos son estimulados por bacterias, secretan interleucinas que activan células B y ciertas células T. Se ha visto que las interleucinas también promueven respuestas inmunológicas no específicas, como fiebre.

Los receptores sobre células dendríticas se unen a antígenos de microbios. Las células dendríticas toman estos antígenos, los procesan y muestran fragmentos de antígenos en la superficie de su célula. Luego, las células presentadoras de antígeno, las células dendríticas, salen del revestimiento epitelial y, guiadas por quimiocinas, migran hacia los nodos linfáticos. Las moléculas coestimuladoras, junto con el antígeno mostrado, atraen y activan células T específicas capaces de responder al antígeno. Así, las células dendríticas están especializadas para unir, procesar, transportar y presentar antígenos a las células T.

El complejo mayor de histocompatibilidad es responsable del autorreconocimiento

La habilidad del sistema inmunológico de los vertebrados para distinguir lo propio de lo ajeno depende bastante de un grupo de genes conectados estrechamente conocido como **complejo de histocompatibilidad mayor (CHM)**. En los humanos, el CHM también se denomina **sistema antígeno de leucocitos humanos (ALH)**. Los genes del CHM son polimorfos (variables). Al interior de las poblaciones hay múltiples alelos, más de 40 por cada sitio. Como resultado, las proteínas de la superficie celular que codifican suelen ser diferentes en cada individuo. Con tantas combinaciones posibles, no hay la probabilidad de que un par de personas, excepto gemelos idénticos, tengan todas las mismas proteínas CHM en sus células. Mientras más relacionadas estén dos personas, más genes CHM tienen en común. Podría pensarse que las proteínas CHM son "huellas dactilares" bioquímicas.

Los genes CHM codifican **antígenos CHM**, denominados autoantígenos, que difieren en estructura química, función y distribución de tejidos. Los genes CHM clase I codifican glicoproteínas expresadas sobre la superficie de la mayoría de las células nucleadas. Estos antígenos se unen con antígenos extraños de virus u otros patógenos en el interior de la célula para formar un antígeno extraño: el complejo distrofinoglicoproteico CHM clase I. La célula muestra este complejo en su superficie y lo presenta a las células T_C. Así, cualquier célula infectada puede funcionar como una célula presentadora de antígeno y puede activar ciertas células T_C.

Los genes CHM clase II codifican glicoproteínas expresadas principalmente sobre células presentadoras de antígeno "profesionales": células dendríticas, macrófagos y células B. Estos antígenos CHM clase II se combinan con antígenos extraños de bacterias, y la célula presenta el complejo a las células T_A. Los genes CHM clase III codifican muchas proteínas secretadas implicadas en la respuesta inmunológica, incluyendo componentes del sistema del complemento y el FNT.

Repaso

- ¿Cuál es la diferencia entre inmunidad mediada por células y la inmunidad mediada por anticuerpos?
- ¿Cuáles son los dos tipos principales de células T? ¿Cuál es la función de las células B?
- ¿Cuál es la función de las células presentadoras de antígeno? Describa dos tipos.

45.4 INMUNIDAD MEDIADA POR CÉLULAS

OBJETIVO DE APRENDIZAJE

6 Describir la secuencia de eventos en la inmunidad mediada por células.

Las células T y las células presentadoras de antígeno (principalmente células dendríticas y macrófagos) son responsables de la inmunidad mediada por células. Las células T destruyen células infectadas por virus y macrófagos que han ingerido bacterias "inteligentes". Estas bacterias

PUNTO CLAVE **Las células T y las células CPA son responsables de la inmunidad mediada por células.**

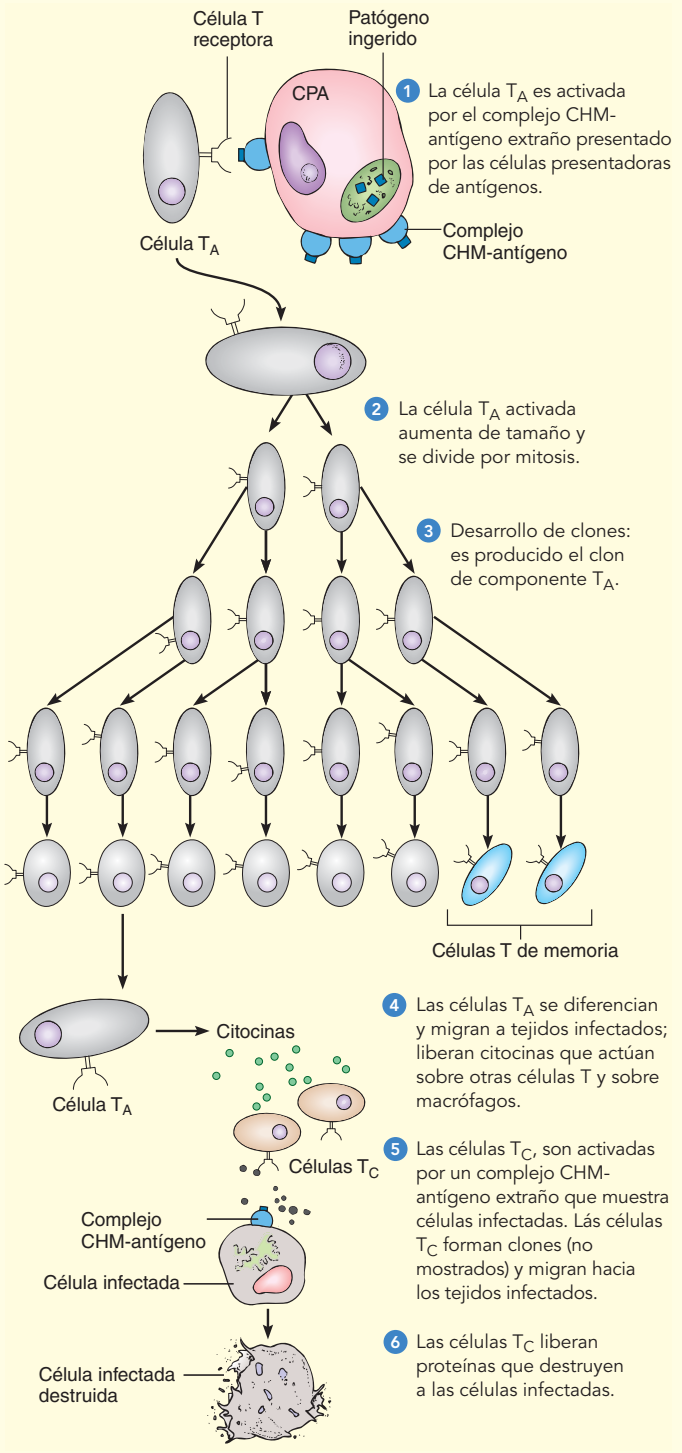


FIGURA 45-6 ***Animada*** **Inmunidad mediada por células**

Cuando una célula T_A es activada por un complejo CHM-antígeno extraño presentado por una célula presentadora de antígenos y por citocinas, se divide y da origen a un clon de las células T_A. Las células T_C también son activadas por antígenos presentados sobre las superficies de células infectadas, y también forman un clon. Ambos tipos de células T migran al sitio de infección. Las células T_A liberan citocinas que estimulan a las células T_C y activan a los macrófagos de modo que fagociten a los patógenos. Las células T_C liberan proteínas que destruyen a las células infectadas.

escapan de las vesículas en que permanecen encerradas durante la fagocitosis. Escapan de la destrucción llevada a cabo por enzimas lisosomales al "ocultarse" en el citoplasma de los macrófagos. Las células T destruyen células que han sido modificadas de alguna manera, como las células cancerosas. También destruyen las células de injertos extraños como un hígado o un riñón trasplantados.

¿Cómo saben las células T a qué células apuntar? Las células T no reconocen antígenos a menos que se presenten idóneamente. Recuérdese que cuando un virus (u otro patógeno) infecta una célula, algo de la proteína viral se descompone en péptidos y se muestra con moléculas CHM clase I sobre la superficie de la célula. Sólo las células T con receptores que se unen al complejo CHM-antígeno específico se vuelven activas.

Hay dos poblaciones generales de células T: las células T_A y las células T_C. Cada célula T_A expresa la glicoproteína denominada CD4 y cada célula T_C expresa la CD8. Al interior de cada población general de célula T hay miles de diferentes especificidades de antígeno que los receptores de células T (RCT) pueden reconocer. La activación de las células T_A, por ejemplo, ocurre cuando células fagocitas digieren antígeno y partes del antígeno se colocan dentro de sus complejos CHM superficiales. Luego, presentan esos antígenos a los receptores de células T en las células T_A como parte de un complejo glicoproteico CHM clase II-antígeno extraño.

Una vez activadas por el complejo glicoproteico CMH clase II-antígeno extraño mostrado sobre la superficie de células presentadoras de antígeno, las células T_A activadas secretan interleucina 2. Esta citocina es un factor de crecimiento que estimula la proliferación de las células activadas. Las células T_A se dividen varias veces, dando origen a un clon de células T_A (**FIGURA 45-6**). Este proceso se denomina **expansión clonal**.

Algunas de las células T_A producidas migran al sitio de infección. Estas células pueden producir muchos tipos diferentes de citocinas. Algunos atraen macrófagos al sitio de infección y promueven la destrucción de patógenos intracelulares. Otras funcionan principalmente en la promoción de inmunidad mediada por anticuerpos.

Cada célula T_C expresa la molécula CD8 sobre su superficie, así como más de 50,000 receptores de células T idénticos que se unen con un tipo específico de antígeno. Las células T_C reconocen antígenos que se les presentan como parte de un complejo glicoproteico CHM clase I-antígeno extraño. En general, menos de 1 en cada 100,000 células T tiene la misma especificidad antígena y puede responder. Después de la expansión clonal, hasta 1 de cada 10 células T_C puede ser específica para el antígeno objetivo. La activación de células T_C requiere por lo menos dos señales además del antígeno presentado: una señal coestimuladora y una señal interleucina. Una vez que una célula T_C está activada, aumenta de tamaño y origina un clon de muchas células efectoras T_C.

Las células efectoras T_C constituyen la infantería celular. Abandonan los nodos linfáticos y se las arreglan para llegar al área infectada, donde destruyen células objetivo pocos segundos después del contacto. Cuando una célula T_C se combina con un antígeno sobre la superficie de la célula objetivo, destruye la célula casi de la misma manera en que las células NK destruyen sus células objetivo. Las células T_C secretan perforinas que perforan la membrana plasmática de la célula objetivo. Luego, las granzimas inducen a la célula a autodestruirse por apoptosis. Después de liberar sustancias citotóxicas, la célula T se desengancha a sí misma de su célula víctima y busca un nuevo objetivo.

La secuencia de eventos para la producción y función de las células T_C en la inmunidad mediada por células puede resumirse como sigue:

el virus invade la célula del cuerpo ⟶ la célula infectada muestra un complejo glicoproteico CHM clase I-antígeno extraño ⟶ este complejo activa células T_C específicas ⟶ se producen clones de las células T_C ⟶ células efectoras T_C migran al área de infección ⟶ células T_C estimuladas por citocinas liberadas por células T_A ⟶ las células T_C liberan enzimas que destruyen células objetivo

Repaso

- ¿Cómo funcionan las células T_A en la inmunidad mediada por células?
- ¿Cómo funcionan las células presentadoras de antígeno (CPA) en la inmunidad mediada por células?
- ¿Cómo funcionan las células T_C en la inmunidad mediada por células?

45.5 INMUNIDAD MEDIADA POR ANTICUERPOS

OBJETIVOS DE APRENDIZAJE

7 Resumir la secuencia de eventos en la inmunidad mediada por anticuerpos, incluyendo los efectos de complejos antígeno-anticuerpo sobre patógenos.

8 Describir la estructura y función básicas de un anticuerpo, y explicar la base de la diversidad de los anticuerpos.

9 Describir la base de la memoria inmunológica, y contrastar las respuestas inmunes primaria y secundaria.

10 Comparar la inmunidad activa con la inmunidad pasiva, y proporcionar ejemplos de cada una.

Hemos analizado dos tipos de moléculas que reconocen antígenos específicos: los receptores de células T y las moléculas CHM. Aquí dirigimos nuestra atención al tercer tipo, los anticuerpos. Las células B son responsables de la inmunidad mediada por anticuerpos. Una célula B dada puede producir muchas copias de un anticuerpo específico. Las moléculas anticuerpo sirven como receptores de la superficie celular que se combinan con antígenos. Sólo una célula B con un receptor complementario con la configuración de un antígeno particular puede unirse a ese antígeno. El antígeno entra en la célula B por endocitosis mediado por receptor (vea el capítulo 5). Luego, el antígeno es degradado en fragmentos péptidos, y la célula B muestra fragmentos péptidos junto con proteínas CHM clase II sobre su superficie.

En la mayoría de los casos, la activación de células B implica células presentadoras de antígeno (CPA) y células T_A (**FIGURA 45-7**). Las células T_A estimulan a las células B para dividirse y producir anticuerpos. No obstante, primero deben activarse las células T_A en sí. Las células T_A no reconocen un antígeno que esté presente por sí solo. El antígeno debe ser presentado como parte de un complejo CHM clase II-antígeno extraño sobre la superficie de una CPA. Cuando una célula presentadora de antígeno que muestra un complejo CHM-antígeno extraño entra en contacto con una célula T_A con receptores complementarios de células T, ocurre una interacción complicada. Múltiples señales químicas son enviadas de un lado a otro entre células. Por ejemplo, las CPA secretan interleucinas, como IL-1, que activan células T_A.

Las células B sirven como células presentadoras de antígeno para las células T. Una célula T_A activada se une con el complejo CHM-antígeno extraño sobre la célula B. Luego, la célula T_A libera interleucinas, que junto con el antígeno activan la célula B.

Una vez activada, una célula B se divide por mitosis, dando origen a un clon de células idénticas (**FIGURA 45-8**). Esta expansión clonal en

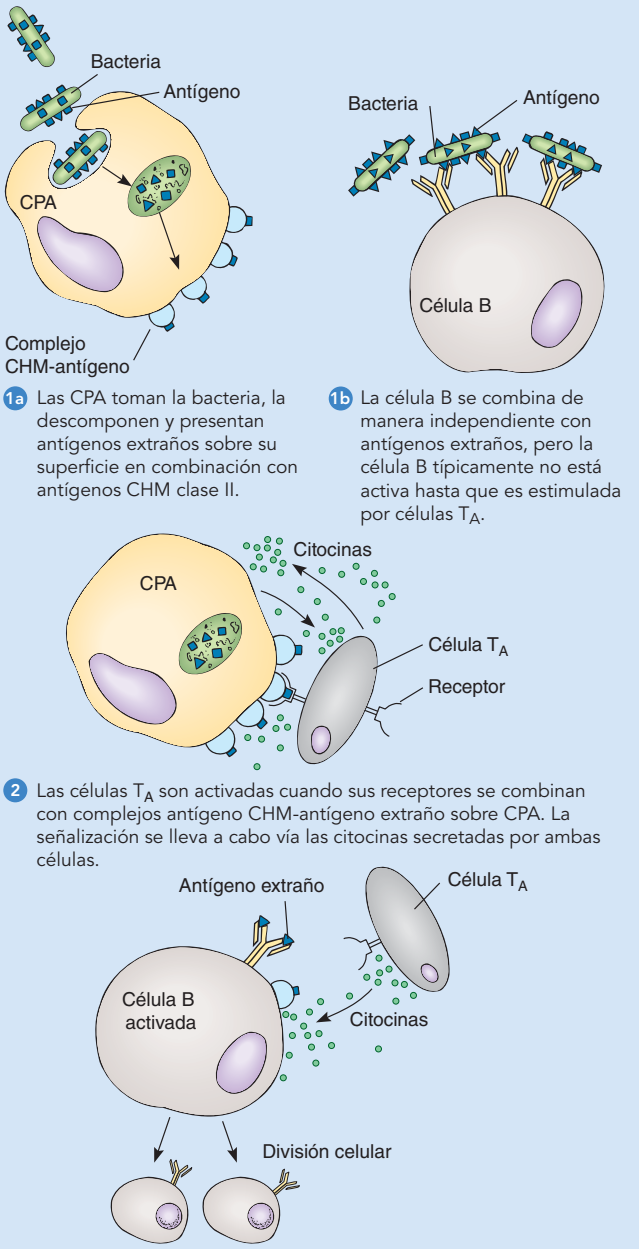


FIGURA 45-7 ***Animada*** **Activación de célula B**
Esta figura es una ilustración detallada de los cuatro primeros pasos en la figura 45-8.

respuesta a un antígeno específico se conoce como *selección clonal* (que se analiza más tarde). Las células B clonadas maduran como células de plasma que secretan anticuerpos. Estos anticuerpos son específicos al antígeno que activó la célula B original. Es importante recordar que la especificidad del clon es determinada *antes* que la célula B encuentra el antígeno.

A diferencia de las células T, la mayoría de las células de plasma no abandonan los nodos linfáticos. Sólo los anticuerpos que secretan salen de los tejidos linfáticos y encuentran su camino vía la linfa y la sangre hacia el área infectada. El anticuerpo secretado es una forma soluble del receptor de glicoproteína de la célula B activada.

PUNTO CLAVE Las células B, las CPA y las células T_A son responsables de la inmunidad mediada por anticuerpos.

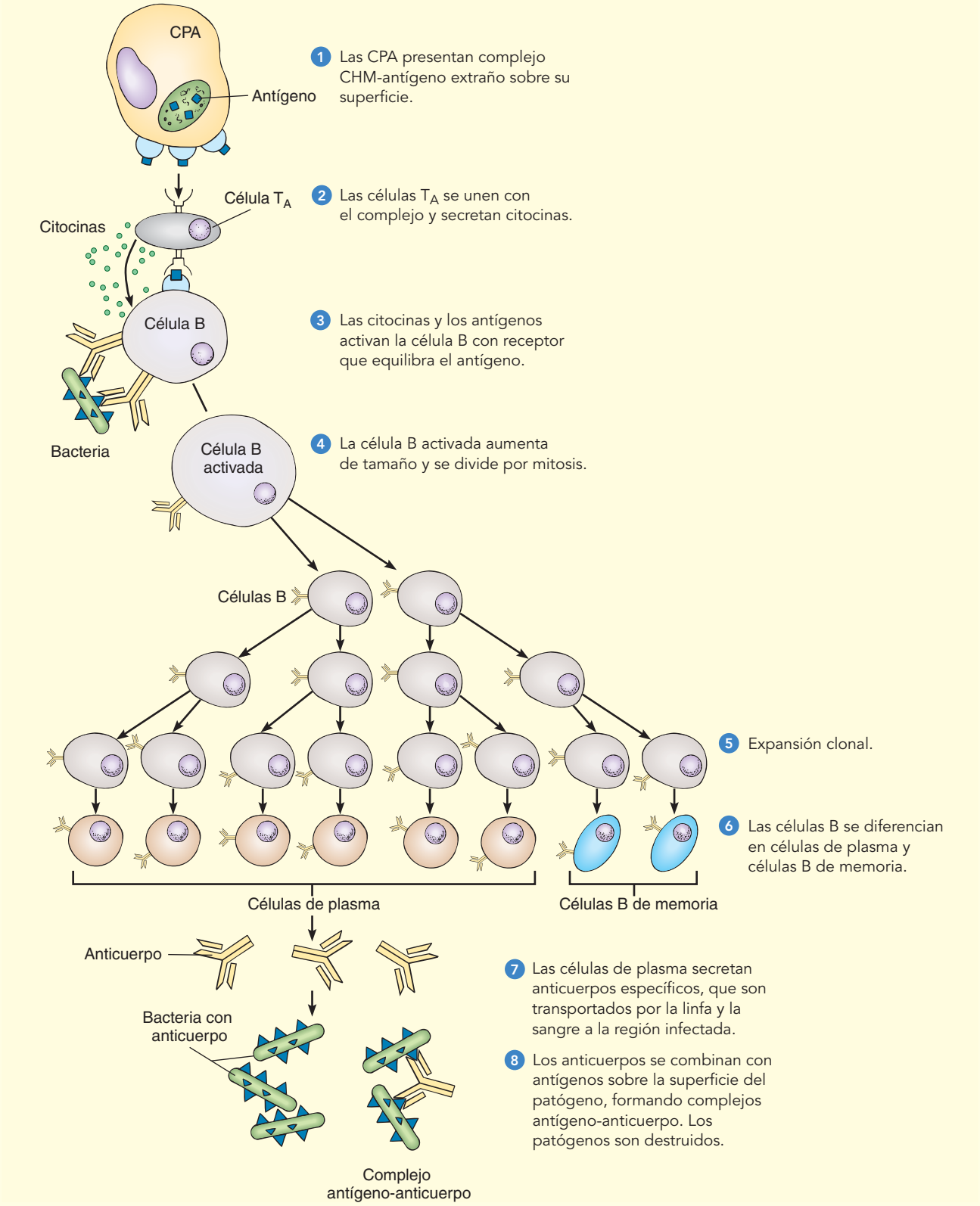


FIGURA 45-8 ***Animada*** **Inmunidad mediada por anticuerpos**

Una célula B específica puede ser activada cuando un antígeno específico se une a receptores de inmunoglobulina sobre la superficie de la célula B. Por lo general, la célula B también requiere estimulación de citocina de una célula T_A activada (vea la figura 45-7). Una vez que la célula B está activada, se divide y produce un clon de las células B. Estas células se diferencian y se convierten en células de plasma que secretan anticuerpos. Las células de plasma permanecen en los tejidos linfáticos, pero los anticuerpos son transportados al sitio de infección por la sangre o linfa. Una vez que la infección ha sido superada, células B de memoria permanecen en los tejidos.

La secuencia de eventos en la inmunidad mediada por anticuerpos puede resumirse como sigue:

patógenos invaden el cuerpo ⟶ las CPA fagocitan los patógenos ⟶ el complejo CHM-antígeno extraño es mostrado sobre la superficie de las CPA ⟶ las células T_A se unen con el complejo CHM-antígeno extraño ⟶ las células T_A interactúan con una célula B que presenta el mismo antígeno ⟶ la célula B es activada ⟶ se producen clones de la célula B ⟶ las células B se diferencian, convirtiéndose en células de plasma ⟶ las células de plasma secretan anticuerpos ⟶ los anticuerpos forman complejos con el patógeno ⟶ el patógeno es destruido

Algunas células B activadas no se diferencian en células de plasma, sino que se convierten en células B de memoria (que se analizan en una sección ulterior).

Un anticuerpo típico consta de cuatro cadenas de polipéptidos

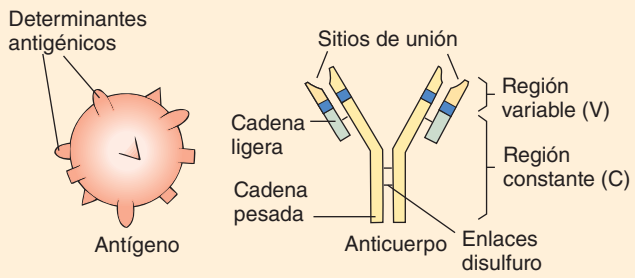
Una molécula anticuerpo, también denominada **inmunoglobulina (Ig)**, tiene varias funciones. Se combina con antígeno, y activa procesos que destruyen el antígeno al que está unido. Por ejemplo, un anticuerpo puede estimular fagocitosis. Observe que un anticuerpo no destruye un antígeno directamente; más bien, *rotula* al antígeno para su destrucción. La molécula anticuerpo también sirve como la célula B receptora para antígeno cuando está unida a la superficie de la célula B.

Rodney Porter, de la Universidad de Oxford en Inglaterra, y Gerald Edelman, de la Universidad Rockefeller en Nueva York, clarificaron la estructura básica de la molécula de inmunoglobina durante la década de 1960. Porter usó la enzima vegetal papaína, una protasa, para descomponer moléculas de Ig en fragmentos. Con base en sus descubrimientos, Porter desarrolló un modelo de trabajo de la estructura de la molécula Ig y fue el primero en sugerir que tiene configuración en Y. Luego, estos investigadores construyeron un modelo preciso de la molécula anticuerpo. Porter y Edelman fueron galardonados con el Premio Nobel de Medicina en 1972 por sus contribuciones.

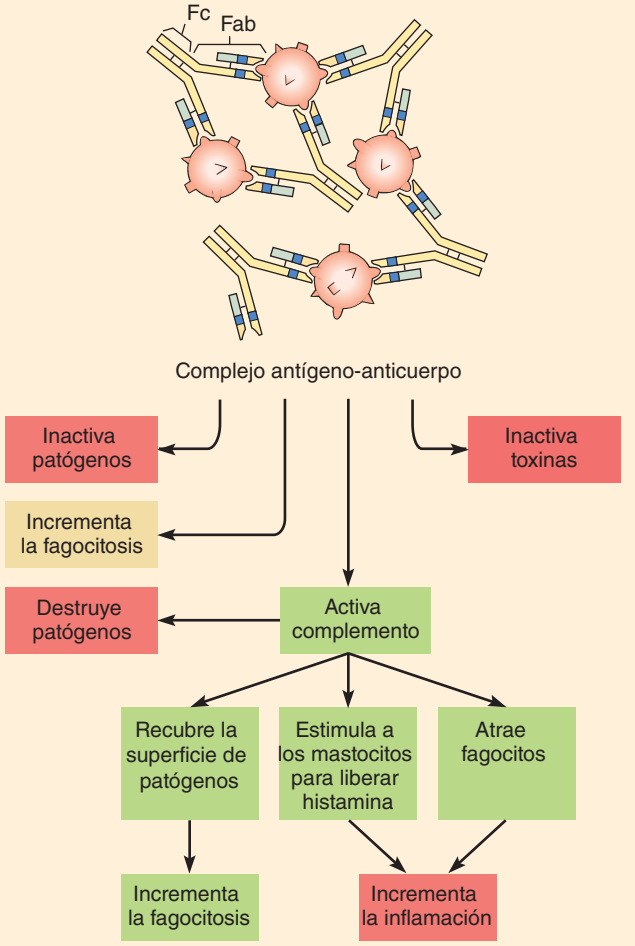
En una molécula anticuerpo con configuración en Y, la cola de la Y se denomina *fragmento Fc* (la *c* indica que este fragmento se cristaliza durante el almacenamiento en frío). El fragmento Fc se une con receptores sobre fagocitos y otras células del sistema inmunológico. Esta región de la molécula anticuerpo también se une con moléculas del sistema del complemento. Los dos brazos de la Y se denominan *fragmentos Fua* (Fua representa: fragmento de unión al antígeno). Las puntas de los fragmentos Fua se unen con antígeno (**FIGURA 45-9**). La configuración en Y permite que la molécula anticuerpo se combine con dos moléculas de antígeno, lo que permite la formación de **complejos antígeno-anticuerpo**.

Cada molécula anticuerpo consta de cuatro cadenas de polipéptidos: dos cadenas largas, denominadas *cadenas pesadas*, y dos cadenas cortas, denominadas *cadenas ligeras*. Cada cadena tiene una región constante y una región variable. En la **región constante (C)** de las cadenas pesadas, la secuencia de aminoácidos es constante dentro de una clase particular de inmunoglobulina. La región C de las cadenas pesadas es la cola de la parte Y de la molécula anticuerpo. Puede considerarse que esta región C es la porción de mango de una llave de puerta.

La **región variable (V)** tiene una secuencia de aminoácidos única, como el patrón de protuberancias y muescas sobre la parte de una llave que encaja en una cerradura. En sus regiones variables, el anticuerpo se pliega de manera tridimensional, asumiendo una configuración que le permite combinarse con un antígeno específico. Cuando el antígeno y el anticuerpo se encuentran, se ajustan entre sí como lo hacen una llave y la cerradura. Deben coincidir de manera idónea para que el anticuerpo sea eficaz (**FIGURA 45-10**).

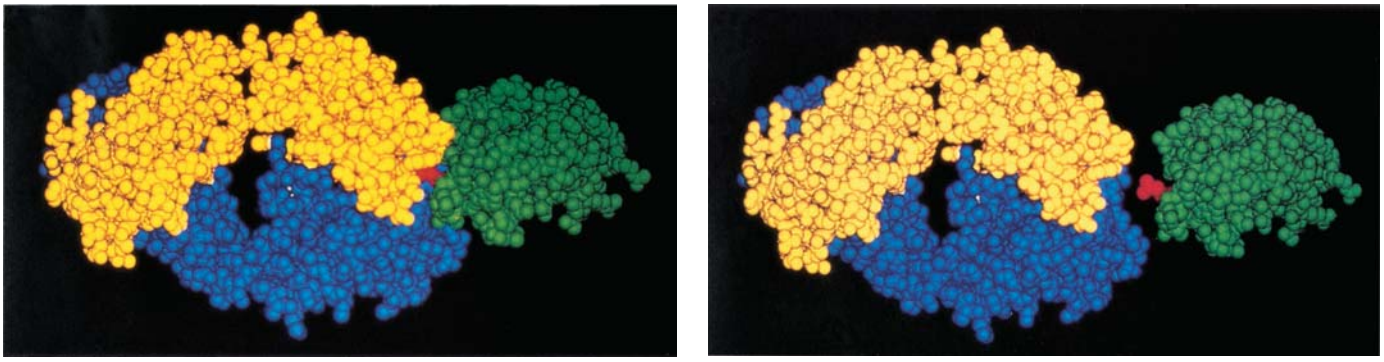


(a) La molécula anticuerpo está compuesta por dos cadenas ligeras y dos cadenas pesadas unidas por enlaces disulfuro. Las regiones constante (C) y variable (V) están rotuladas.



(b) La porción Fua del anticuerpo se une al antígeno. Luego, la porción Fc de la molécula se une a una célula del sistema inmunológico (*no se muestra*). Los complejos antígeno-anticuerpo inactivan directamente patógenos e incrementan la fagocitosis. También activan el sistema del complemento.

FIGURA 45-9 ***Animada*** **Estructura y función del anticuerpo**
Los anticuerpos se combinan con antígenos para formar complejos antígeno-anticuerpo. Estos complejos destruyen o promueven la destrucción de patógenos en varias formas.



Ambas: Fig. 3AB de Amit et al., *Science* 233: 747–753 (1986)

(a) Una porción del determinante antigénico (*rojo*) se ajusta en un surco en la molécula de anticuerpo.

(b) El complejo antígeno-anticuerpo se ha separado para mostrar su estructura.

FIGURA 45-10 Un complejo antígeno-anticuerpo

Los componentes del complejo antígeno-anticuerpo se ajustan entre sí como se muestra en esta simulación por computadora de su estructura molecular. Antígeno de lisozima, *verde*; cadena pesada del anticuerpo, *azul*; cadena ligera, *amarillo*.

La parte específica de la molécula de antígeno que es reconocida por una célula anticuerpo o célula T se denomina **determinante antigénico**, o *epitopo*. Un antígeno puede tener muchos determinantes antigénicos sobre su superficie; algunos tienen cientos. Los determinantes antigénicos a menudo difieren uno de otro, de modo que diferentes tipos de anticuerpos pueden combinarse con un solo antígeno. Un anticuerpo dado puede unirse con intensidades diferentes, o *afinidades*, a antígenos diferentes. En el transcurso de una respuesta inmunológica, se generan anticuerpos de afinidad superior. Esto se debe a que cuando las células B activadas son replicadas, en los genes que codifican los anticuerpos ocurren mutaciones. Las células con anticuerpos que se unen más estrechamente son seleccionadas durante la respuesta inmunológica en curso, lo que es un ejemplo notable de microevolución en acción.

Los anticuerpos están agrupados en cinco clases

Los anticuerpos están agrupados en cinco clases, definidas por secuencias únicas de aminoácidos en las regiones C de las cadenas pesadas. Las clases se identifican usando la abreviatura *Ig* por *inmunoglobulina* y se indican como IgG, IgM, IgA, IgD e IgE. En los humanos, alrededor de 75% de los anticuerpos que circulan pertenecen a la clase **IgG**; forman parte de la fracción de gammaglobulina del plasma. La **IgM** es el primer anticuerpo que los humanos elaboran en una respuesta inmunológica. La IgG y la IgM comparten algunas propiedades funcionales. Ambas interactúan con macrófagos y activan el sistema del complemento. Defienden contra muchos patógenos transportados en la sangre, incluyendo bacterias, virus y algunos hongos. La IgG es el anticuerpo que cruza la *placenta* (el órgano de intercambio entre la madre y el feto en desarrollo) y protege al feto y, después, al recién nacido.

La **IgA**, presente en moco, lágrimas, saliva y leche materna, evita que los virus y las bacterias se unan a superficies epiteliales. Esta inmunoglobulina, que defiende contra patógenos inhalados o ingeridos, es secretada estratégicamente hacia los tractos respiratorio, digestivo, urinario y reproductor. Así como la IgM, la **IgD** también es una inmunoglobulina importante sobre la superficie de la célula B. Desempeña un papel fundamental en la maduración de las células B y ayuda a activar células B luego de la unión con el antígeno. La IgD tiene una baja concentración en plasma (menos de 1% de anticuerpos que circulan).

La **IgE**, cuya concentración en plasma es aún menor que la de la IgD, se une con mastocitos, que contienen histamina y otras poderosas moléculas de señalización. Estos compuestos químicos son liberados cuando un antígeno se une con la IgE sobre un mastocito. La histamina activa muchos síntomas de alergia, incluyendo inflamación. La IgE también es responsable de una respuesta inmunológica a gusanos parásitos invasores.

La unión antígeno-anticuerpo activa otras defensas

Los anticuerpos marcan a un patógeno como extraño al combinarse con un antígeno sobre su superficie. En general, varios anticuerpos se unen con varios antígenos, creando una masa de complejos antígeno-anticuerpo agrupados. La combinación de antígenos y anticuerpos activa varias respuestas defensivas (vea la figura 45-9).

1. El complejo antígeno-anticuerpo puede inactivar al patógeno o su toxina. Por ejemplo, cuando un anticuerpo se une a la superficie de un virus, éste puede perder la capacidad de unirse a una célula huésped.
2. El complejo antígeno-anticuerpo estimula a las células fagocitas a ingerir al patógeno.
3. Los anticuerpos de los grupos IgG e IgM trabajan principalmente a través del sistema del complemento.

Cuando los anticuerpos se combinan con un antígeno específico sobre un patógeno, proteínas del complemento destruyen al patógeno. Las moléculas IgG tienen un fragmento Fc que se une a receptores Fc; estos receptores están expresados sobre muchas células, incluyendo macrófagos y neutrófilos. Cuando una molécula anticuerpo está unida a un patógeno y la porción Fc del anticuerpo se une con un receptor Fc sobre un fagocito, el patógeno es destruido más fácilmente.

El sistema inmunológico responde a millones de antígenos diferentes

¿Cómo puede el sistema inmunológico reconocer cada antígeno posible, inclusive los producidos por virus de reciente mutación nunca antes encontrados durante la evolución de nuestra especie? En la década de 1950, el investigador danés Niels Jerne, del Basel Institute for Immunology en Basilea, Suiza; David Talmage, de la Universidad de Chicago; y Frank Macfarlane Burnet, del Walter and Eliza Hall Institute for Medical Research en Melbourne, Australia, desarrollaron la hipótesis de **selección clonal**. Esta hipótesis propone que antes que un linfocito encuentre a un antígeno, el linfocito tiene receptores específicos sobre su superficie para

ese antígeno. (Jerne y Burnet fueron galardonados con el Premio Nobel en Fisiología o Medicina por su obra en inmunología).

Cuando un antígeno se une con un receptor coincidente sobre un linfocito, activa al linfocito, que a continuación origina un clon de células con receptores idénticos. Un problema con esta hipótesis cuando fue presentada inicialmente fue su sugestión de que nuestras células deben contener millones de genes de anticuerpos separados, donde cada uno codifica un anticuerpo con especificidad diferente. Aunque cada célula humana tiene una gran cantidad de ADN, no es suficiente para proporcionar un gen diferente que codifique cada una de los millones de moléculas anticuerpo específicas posibles.

Una explicación de cómo el sistema inmunológico podría tener tantas especificidades diferentes llegó después. En 1965, W. J. Dreyer del Institute of Biochemistry en la Universidad de Zurich, Suiza, y Joe Claude Bennett de la Universidad de Alabama en Birmingham sugirieron que la región C y la región V de una inmunoglobulina están codificadas por dos genes por separado. Al principio, su hipótesis fue rechazada por muchos biólogos porque contradecía la hipótesis imperante de que un gen codifica sólo un polipéptido.

No se disponía entonces de la tecnología necesaria para probar la hipótesis de Dreyer y Bennett, y no fue sino hasta 1976 cuando Susumu Tonegawa del Massachusetts Institute of Technology y sus colegas demostraron que genes por separado codifican las regiones C y V de las inmoglobulinas. Tonegawa también demostró que tres familias de genes por separado codifican inmoglobulinas y que cada familia de genes contenía un gran número de segmentos de ADN que codifican regiones V. La recombinación de estos segmentos de ADN durante la diferenciación de las células B es responsable de la diversidad de los anticuerpos. Tonegawa obtuvo el Premio Nobel de Fisiología o Medicina en 1987 por su trabajo, que transformó la ciencia emergente de la inmunología.

Ahora comprendemos que en células B no diferenciadas, segmentos de genes están presentes para un número de varias regiones V, para una o más regiones de unión (J), y para una o más regiones diferentes C (**FIGURA 45-11**). El reordenamiento de estos segmentos de ADN produce una enorme cantidad de combinaciones potenciales. Se producen millones de tipos diferentes de células B (y T). Por casualidad, una de estas células B puede producir justo el anticuerpo correcto para destruir un patógeno que invada el cuerpo. Para apreciar la capacidad de la diversidad de los anticuerpos, considere las diversas combinaciones de objetos que usted crea en su vida diaria. Un ejemplo conocido es elaborar una copa de helado. Imagine las diversas combinaciones que son posibles si usa 10 sabores de helado, 6 tipos de salsa y 15 tipos de betún.

Los investigadores han identificado fuentes adicionales de diversidad de anticuerpos. Por ejemplo, el ADN de las células B maduras que codifica las regiones de inmunoglobulinas muta muy fácilmente. Estas mutaciones somáticas producen genes que codifican anticuerpos ligeramente diferentes.

Aquí hemos usado la diversidad de los anticuerpos como ejemplo, aunque mecanismos genéticos semejantes explican la diversidad de los receptores de células T. Aunque en realidad podríamos usar sólo unos relativamente pocos tipos de anticuerpos o células T en toda una vida, la extraordinaria diversidad del sistema inmunológico lo prepara para atacar a la mayoría de los antígenos potencialmente dañinos que pueden invadir el cuerpo.

Los anticuerpos monoclonales son altamente específicos

Antes de 1975, el único método para obtener anticuerpos para fines médicos o de investigación consistía en inmunizar animales y colectar su sangre. Luego, Cesar Milstein y Georges Kohler en el Laboratory of Molecular Biology en Cambridge, Inglaterra, desarrollaron **anticuerpos monoclonales**, anticuerpos idénticos producidos por células clonadas a partir de una única célula.

Una manera de producir anticuerpos monoclonales en el laboratorio consiste en inyectar a ratones el antígeno de interés; por ejemplo, un antígeno de una bacteria particular. Después que los ratones han producido anticuerpos para el antígeno, se colectan sus células de plasma. No obstante, estas células de plasma normales sobreviven en cultivo durante sólo unas cuantas generaciones, limitando la cantidad de anticuerpo que es posible producir. Por el contrario, las células cancerosas viven y se dividen en cultivo de tejidos de manera indefinida.

Las células B pueden estar suspendidas en un medio de cultivo junto con células del linfoma de otros ratones. (El linfoma es un cáncer de los linfocitos). Luego, las células B y las células del linfoma son inducidas a unirse. Forman células híbridas, conocidas como **hibridomas**, que tienen propiedades de las dos células "madre". Los hibridomas pueden cultivarse indefinidamente (una propiedad de las células cancerosas) y continuar secretando anticuerpos (una propiedad de las células B). Los investigadores seleccionan células híbridas que están produciendo el anticuerpo necesario y luego las vuelven a clonar en un cultivo celular por separado. Las células de este clon secretan grandes cantidades del anticuerpo particular; de ahí el nombre *anticuerpos monoclonales*. Cada tipo de anticuerpo monoclonal es específico para un determinante antigénico único.

Los inmunólogos también usan tecnología de ADN recombinante para producir anticuerpos monoclonales. Debido a su pureza y especificidad, los anticuerpos monoclonales han demostrado ser herramientas invaluables en la biología moderna. Por ejemplo, un investigador podría estar interesado en detectar una molécula específica presente en cantidades muy pequeñas en una mezcla. La reacción de esa molécula (el antígeno) con un anticuerpo monoclonal específico revela su presencia. Los anticuerpos monoclonales se usan de manera semejante en varias pruebas de diagnóstico. Las pruebas de embarazo caseras usan un anticuerpo monoclonal que es específico para la gonadotropina coriónica (hCG) humana, una hormona producida por un embrión humano en desarrollo (vea los capítulos 50 y 51). Varios anticuerpos monoclonales están siendo utilizados clínicamente para el tratamiento de cáncer. El fármaco Herceptina es un anticuerpo monoclonal que se usa en el tratamiento de una forma de cáncer de mama.

La memoria inmunológica es responsable de la inmunidad a largo plazo

La memoria inmunológica depende de las células B de memoria y de las células T de memoria. A continuación de una respuesta inmunológica, las células T de memoria se agrupan estratégicamente en muchos tejidos no linfáticos, incluyendo los pulmones, el hígado, los riñones y los intestinos. Muchas infecciones ocurren en estos sitios, y las células T estacionadas ahí pueden responder de manera expedita. En respuesta al antígeno, las células T de memoria rápidamente se convierten en células T_C y producen sustancias que matan a las células invasoras.

Las células B de memoria tienen un "gen de supervivencia" que impide la apoptosis, la muerte celular programada que es el destino final de las células de plasma. Las células B de memoria continúan viviendo y producen pequeñas cantidades de anticuerpo mucho después que el cuerpo ha superado la infección. Este anticuerpo circulante es una parte del arsenal de armas químicas con que cuenta el cuerpo. Si el mismo patógeno vuelve a entrar al cuerpo, el anticuerpo de inmediato lo convierte en un objetivo para su destrucción. Al mismo tiempo, células de

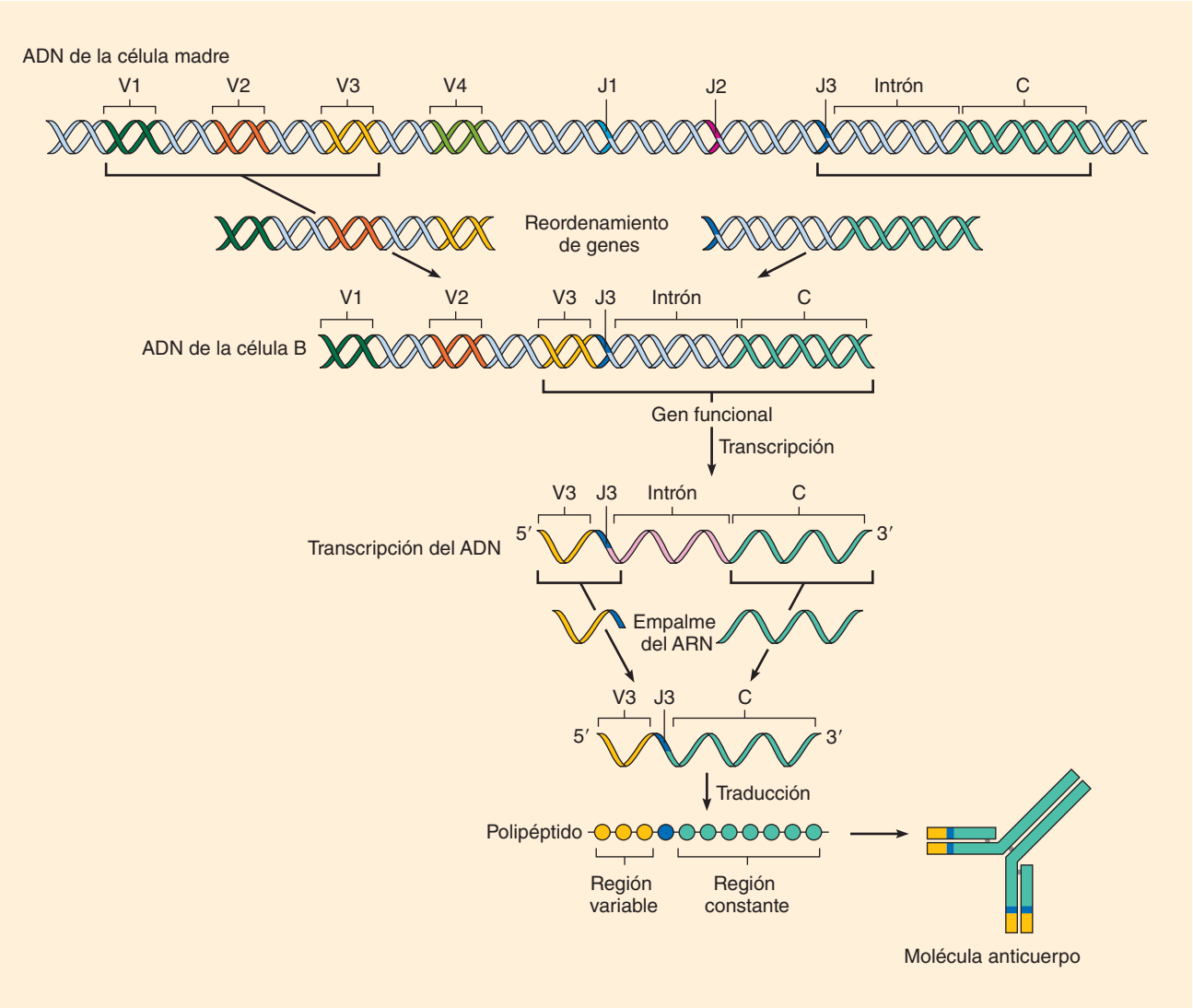


FIGURA 45-11 ***Animada*** **Diversidad de los anticuerpos**

En células no diferenciadas, segmentos de genes están presentes para varias regiones variables (V) diferentes, para una o más regiones de unión (J), y para una o más regiones constantes (C) diferentes. Durante la diferenciación, estos segmentos de ADN se reordenan. Un segmento de genes que se extiende desde el extremo de un segmento V hasta el inicio de un segmento J puede ser eliminado, produciendo así un gen que puede ser transcrito. La transcripción de ARN es procesada para eliminar intrones, y el ARNm es traducido. Así es como se produce cada una de las cadenas de polipéptidos de una molécula anticuerpo.

memoria específicas son estimuladas para dividirse, produciendo nuevos clones de células de plasma que elaboran el mismo anticuerpo. La presencia de anticuerpos que circulan se usa clínicamente para detectar exposición previa a patógenos específicos. Por ejemplo, algunas pruebas para detectar VIH miden los anticuerpos al virus que produce el SIDA.

Una respuesta inmune secundaria es más eficaz que una respuesta primaria

La primera exposición a un antígeno estimula una **respuesta inmune primaria**. Una infección, o un antígeno inyectado en un animal, provoca la aparición de anticuerpos específicos en el plasma sanguíneo en un lapso de 3 a 14 días. Luego de la inyección de antígeno, hay un breve *período latente* durante el cual el antígeno es reconocido y linfocitos idóneos empiezan a formar clones. Luego sigue una *fase logarítmica*, durante la cual la concentración de anticuerpos asciende rápidamente por varios días hasta que llega a un máximo (**FIGURA 45-12**). El principal anticuerpo sintetizado durante la respuesta inmune primaria es la IgM. Por último, hay una *fase de declinación*, durante la cual la concentración de anticuerpos decrece hasta un nivel muy bajo.

Una segunda exposición al mismo antígeno, inclusive años después, resulta en una **respuesta inmune secundaria**. Debido a que las células B de memoria que llevan anticuerpos a ese antígeno (y también las células T de memoria con sus receptores específicos de células T) persisten por tantos años, la respuesta inmune secundaria es mucho más rápida que la respuesta inmune primaria y tiene un período latente más breve. Se requiere mucho menos antígeno para estimular una respuesta inmune secundaria que una respuesta primaria, y se producen más anticuerpos. Además, la afinidad de los anticuerpos suele ser mucho más alta. El anticuerpo predominante en una respuesta inmune secundaria es la IgG.

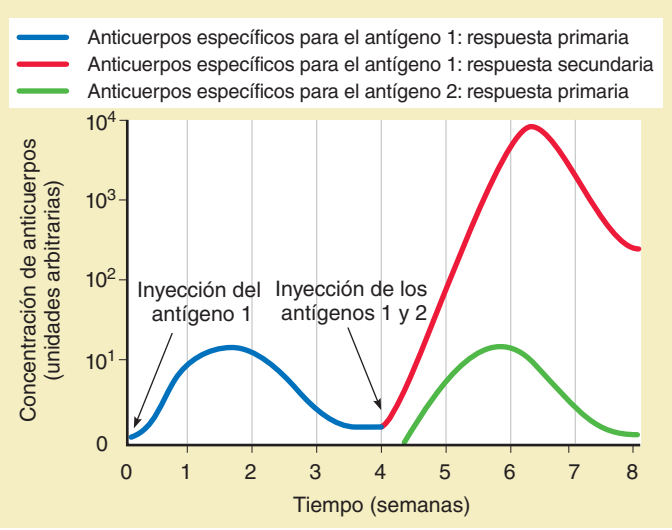


FIGURA 45-12 ***Animada*** **Memoria inmunológica**

El antígeno 1 fue inyectado el día 0; y la respuesta inmunológica fue valorada al medir los niveles de anticuerpos específicos para el antígeno 1. En la semana 4, la respuesta inmune primaria ya había bajado. El antígeno 1 fue inyectado de nuevo, junto con una nueva proteína, el antígeno 2. La respuesta inmune secundaria fue más grande y rápida que la respuesta primaria. También era específica al antígeno 1. En respuesta al recién encontrado antígeno 2 se presentó una respuesta inmune primaria.

La habilidad del cuerpo para lanzar una respuesta inmunológica rápida y eficaz durante un segundo encuentro con un antígeno explica por qué normalmente no adquirimos la misma enfermedad infecciosa varias veces. Por ejemplo, es poco probable que una persona que contrae sarampión o varicela vuelva a infectarse en el futuro. Cuando alguien está expuesto por segunda ocasión, el sistema inmunológico responde rápidamente, destruyendo los patógenos antes que tengan tiempo para multiplicarse o provocar síntomas de la enfermedad. Las inyecciones de refuerzo se administran para obtener una respuesta inmune secundaria, reforzando así la memoria inmunológica.

Tal vez el lector se pregunte cómo una persona puede adquirir influenza (gripe) o resfriarse más de una vez. La razón es que hay muchas variedades de estas enfermedades virales, cada una provocada por un virus con antígenos ligeramente diferentes. Por ejemplo, más de 100 virus diferentes provocan el resfriado común, y nuevas variedades de virus de resfrío y gripe evolucionan continuamente por mutación (un mecanismo de supervivencia para ellos). A medida que los virus evolucionan, pueden ocurrir cambios en sus antígenos superficiales. Inclusive un cambio leve puede impedir el reconocimiento por las células de memoria. Debido a que el sistema inmunológico es tan específico, cada antígeno diferente es tratado por el cuerpo como un nuevo desafío inmunológico.

La inmunización induce inmunidad activa

Hemos estado considerando la **inmunidad activa**, que se desarrolla a continuación de la exposición a antígenos. La inmunidad activa puede inducirse de manera natural o artificial (**TABLA 45-1**). Si alguien con sarampión estornuda cerca de otra persona y ésta contrae la enfermedad, desarrolla inmunidad activa de manera natural. La inmunidad activa también puede inducirse artificialmente por **inmunización**; es decir, por la exposición a antígenos en una *vacuna*. Cuando una vacuna eficaz es introducida al cuerpo, el sistema inmunológico desarrolla de manera activa clones de células, produce anticuerpos y desarrolla células de memoria.

La primera vacuna fue preparada en 1796 por el médico británico Edward Jenner contra la vaccinia, el virus de la viruela vacuna. (El término *vacunación* proviene del nombre de este virus bovino). La vacuna de Jenner proporcionó a los humanos inmunidad contra la enfermedad mortal viruela, que semeja bastante a la viruela vacuna. Jenner no tenía conocimientos sobre microorganismos o inmunología, y pasaron 100 años antes que el químico francés Louis Pasteur comenzara a desarrollar métodos científicos para preparar vacunas.

Pasteur demostró que inoculaciones con preparaciones de patógenos atenuados (debilitados) podían utilizarse para desarrollar inmunidad contra la forma virulenta (infecciosa) del patógeno. Sin embargo, no fue sino hasta que en el siglo XX hubo avances en inmunología; por ejemplo, la teoría de selección clonal de Burnet en 1957 y el descubrimiento de las células T y las células B en 1965, que los científicos adquirieron una comprensión moderna de las vacunas. La vacunación eficaz estimula que el cuerpo lance una respuesta inmunológica contra los antígenos contenidos en la vacuna. Se desarrollan células de memoria, y encuentros futuros con el mismo patógeno son tratados rápidamente.

Los microbiólogos preparan vacunas eficaces de varias maneras. Pueden atenuar un patógeno de forma que pierda su capacidad de provocar enfermedades. Cuando los patógenos son cultivados durante largos períodos en células no humanas, los patógenos se adaptan al huésped no humano por medio de mutaciones, de modo que dejan de ocasionar enfermedad en los humanos. Este método se usa para producir las vacunas Sabin contra la poliomielitis, el sarampión, las paperas y la rubéola. Las vacunas contra el tétanos y la difteria se elaboran a partir de toxinas secretadas por los patógenos respectivos. La toxina es modificada de manera que ya no pueda destruir tejidos y aun así sus determinantes antigénicos permanezcan intactos.

Los investigadores están desarrollando **vacunas de ADN** (o vacunas de ARN) con base en una parte del material genético patógeno. El ADN

TABLA 45-1 Inmunidad activa y pasiva

Tipo de inmunidad	Cuándo se desarrolla	Desarrollo de las células de memoria	Duración de la inmunidad
Activa			
Inducida naturalmente	Después que los patógenos entran al cuerpo a través de encuentros naturales (p. ej., cuando una persona con sarampión estornuda cerca de otra persona)	Sí	Muchos años
Inducida artificialmente	Después de inmunización con una vacuna	Sí	Muchos años
Pasiva			
Inducida naturalmente	Después que la madre transfiere anticuerpos al bebé en gestación	No	Pocos meses
Inducida artificialmente	Después de una inyección de gammaglobulina	No	Pocos meses

del patógeno es modificado de modo que transfiere genes que especifican antígenos. Cuando el ADN modificado es inyectado a un paciente, es tomado por células y se abre camino al núcleo. Son manufacturados los antígenos codificados, que estimulan tanto la inmunidad mediada por células como la inmunidad mediada por anticuerpos. Varias vacunas de ADN, incluyendo vacunas para prevenir y tratar la infección por VIH, están en ensayos clínicos.

La inmunidad pasiva es inmunidad prestada

Para proporcionar **inmunidad pasiva**, los médicos inyectan a las personas con anticuerpos producidos activamente por otro organismo. El suero o la gammaglobulina que contienen estos anticuerpos se obtienen de humanos u otros animales. Los sueros no humanos son menos aconsejables porque las proteínas no humanas pueden actuar como antígenos, estimulando una respuesta inmunológica que puede resultar en enfermedad del suero.

La inmunidad pasiva es inmunidad prestada. Sus efectos son temporales, sin importar que la inmunidad sea inducida artificial o naturalmente (vea la tabla 45-1). Los médicos usan inmunidad pasiva inducida artificialmente para impulsar las defensas de cuerpo temporalmente en contra de una enfermedad particular. Por ejemplo, alguna persona se expone a hepatitis A, una forma de hepatitis viral que se difunde a través de alimentos o agua contaminados, una persona en riesgo de contraer la infección puede ser inyectada con gammaglobulina que contenga anticuerpos para el patógeno de la hepatitis. No obstante, las inyecciones de gammaglobulina ofrecen protección sólo por unas cuantas semanas. Debido a que el cuerpo no ha lanzado activamente una respuesta inmunológica, no tiene células de memoria y no puede producir anticuerpos para el patógeno. Una vez que los anticuerpos inyectados se descomponen, la inmunidad desaparece.

Las mujeres embarazadas confieren inmunidad pasiva inducida naturalmente a sus bebés en gestación al desarrollar anticuerpos para ellos. Estos anticuerpos maternos de la clase IgG, pasan a través de la placenta y proporcionan al feto y al recién nacido un sistema de defensa hasta que sus propios sistemas inmunológicos maduran. Los bebés que son amamantados con leche materna continúan recibiendo inmunoglobulinas, particularmente IgA, en su leche, durante los meses críticos cuando su propio sistema inmunológico está en desarrollo.

Repaso

- ¿Cómo reconocen los antígenos a los anticuerpos?
- ¿Cuáles son tres formas en que los complejos antígeno-anticuerpo afectan a los patógenos?
- ¿Cuál es la base de la memoria inmunológica?
- ¿Cuál es la diferencia entre la inmunidad pasiva y la inmunidad activa?

45.6 RESPUESTA A LA ENFERMEDAD, INSUFICIENCIA INMUNOLÓGICA Y REACCIONES DAÑINAS

OBJETIVOS DE APRENDIZAJE

11 Describir la respuesta del cuerpo a las células cancerosas y al VIH.

12 Describir ejemplos de hipersensibilidad, incluyendo enfermedades autoinmunes, incompatibilidad del Rh, y reacciones alérgicas, y resumir las bases inmunológicas del rechazo de injertos.

El sistema inmunológico suele ser muy eficaz en la defensa del cuerpo en contra de patógenos invasores. No obstante, muchos factores pueden perjudicar la función inmunológica, incluyendo mutaciones genéticas, desnutrición, privación del sueño, enfermedades preexistentes, estrés y patógenos virulentos. Las respuestas inmunológicas ineficaces o dirigidas incorrectamente también pueden resultar en estados de enfermedad.

Las respuestas inmunológicas exageradas, dañinas, se conocen como **hipersensibilidad**. Por ejemplo, algunas veces el sistema inmunológico funciona mal y ataca sus propios tejidos, provocando enfermedad autoinmune. En las reacciones alérgicas, las personas son más sensibles a antígenos ambientales leves. La capacidad del sistema inmunológico para distinguir lo propio de lo ajeno algunas veces interfiere con las intervenciones clínicas. Los médicos deben considerar cuidadosamente las respuestas del sistema inmunológico cuando aplican procedimientos para salvar vidas como transfusiones sanguíneas o trasplantes de órganos.

Las células cancerosas evaden al sistema inmunológico

El cáncer es la causa principal de muerte en todo el mundo y la segunda en países occidentales. Se ha estimado que una de cada tres personas en Estados Unidos padecerá cáncer, y que una de cada cinco morirá a causa del cáncer. Mundialmente, el cáncer de pulmón en hombres y el cáncer de mama en mujeres son los tipos de cáncer más importantes que resultan en muerte. (En el análisis previo sobre el cáncer en los capítulos 17 y 39, explicamos que el cáncer es realmente un complejo grupo de enfermedades caracterizadas por la desregulación de mecanismos de control normales para el crecimiento celular). Aquí nos enfocamos en la interacción entre las células cancerosas y las células del sistema inmunológico, así como en nuevas estrategias de tratamiento basadas en mecanismos inmunológicos.

Las células cancerosas son células del cuerpo que han sido transformadas de manera que se modifican sus mecanismos normales de regulación del crecimiento. Cada día, unas cuantas células normales pueden ser transformadas en células precancerosas en cada uno de nosotros en respuesta a los rayos solares UV, los rayos X, ciertos virus, fumar tabaco, amianto y otros agentes cancerígenos en el medio ambiente, así como por otros factores desconocidos. ¿Cómo responde el sistema inmunológico? Y, ¿por qué algunas veces la respuesta inmunológica es ineficaz?

Los antígenos de células cancerosas están clasificados según su estructura molecular y su fuente. Algunos antígenos de células cancerosas son producidos por genes mutantes que están asociados con células cancerosas. Las células T pueden responder a ellos porque estos antígenos no se encuentran en células normales. Otros antígenos de células cancerosas son proteínas normales que pueden estimular respuestas inmunológicas porque están expresadas en cantidades anormalmente grandes. El virus del papiloma humano (VPH) que ha sido vinculado con cáncer cervicouterino, produce antígenos que estimulan a las células T a responder. Algunas veces, respuestas inmunológicas específicas previenen el desarrollo de tales tipos de cáncer por daños en el ADN inducidos por virus.

Los antígenos de las células cancerosas inducen inmunidad mediada por células e inmunidad mediada por anticuerpos

Las células NK y los macrófagos destruyen células cancerosas. Los macrófagos producen citocinas, incluyendo FNT que inhibe el crecimiento de tumores. Las células dendríticas presentan antígenos a las células T, estimulándolas a producir interferonas, que poseen un efecto antitumoral. Las células T_C atacan a las células cancerosas directamente y también producen interleucinas, que atraen y activan macrófagos y células NK (**FIGURA 45-13**). Aunque el sistema inmunológico reconoce muchos antígenos de las células cancerosas, estos antígenos a menudo estimulan sólo respuestas inmunológicas débiles que no son eficaces.

Un ejército de células T_C rodea una gran célula cancerosa. Las células T_C reconocen la célula cancerosa porque muestra antígenos modificados o únicos sobre su superficie.

FIGURA 45-13 Destrucción de células cancerosas
Esta serie de SEM a color muestra células T_C (*verde*) atacando y destruyendo una célula cancerosa (*amarillo*).

Algunas veces las células cancerosas evaden el sistema inmunológico y se multiplican sin control. Algunos tipos de células cancerosas pueden bloquear a las células T_C. Otras disminuyen notablemente su expresión de moléculas CHM clase I. Recuerde que las células T_C reconocen sólo antígenos asociados con CHM clase I, de modo que un bajo nivel de estas células evita la destrucción de tumores. Algunas células cancerosas no producen las moléculas coestimuladoras necesarias para activar a las células T_C.

El tratamiento de cáncer en el futuro va a ser más específico

Los tratamientos convencionales de cáncer, como quimioterapia y radioterapia, están diseñados para matar células que se dividen rápidamente. No obstante, estos tratamientos destruyen células normales, así como células cancerosas. Para tratar eficazmente al cáncer, las estrategias del tratamiento deben ser más específicas, o incluso adecuadas al cáncer particular. Por ejemplo, los investigadores en oncología están manipulando genéticamente las células cancerosas para secretar citocinas que podrían estimular la respuesta inmunológica del paciente.

Algunos fármacos oncológicos, como la herceptina, son anticuerpos monoclonales. La herceptina se une con un receptor del factor del crecimiento que está presente en cantidades excesivas sobre las células de alrededor de 30% de cáncer de mama metastásicos. La herceptina bloquea los factores del crecimiento que podrían estimular la proliferación de las células.

La proliferación del cáncer suele depender del desarrollo de vasos sanguíneos que llevan nutrientes y oxígeno al tumor. Los *inhibidores de la angiogénesis* aminoran el desarrollo de los vasos sanguíneos, disminuyendo así la proliferación del cáncer. Muchos estudios en marcha están intentando optimizar los beneficios clínicos de estos medicamentos.

Los investigadores están desarrollando vacunas contra el cáncer que contienen células cancerosas o antígenos tumorales; las vacunas estimulan el sistema inmunológico del paciente para que lance respuestas mediadas por células a antígenos asociados con tumores. Estas vacunas difieren de las vacunas tradicionales en que se usan para destruir patógenos *antes* que éstos provoquen la enfermedad. Las vacunas de ADN están elaboradas con pequeñas cantidades de ADN de las células cancerosas de un paciente. Una vez que la vacuna se aplica a un paciente, estimula un incremento en la producción de antígeno. En respuesta, el sistema inmunológico del paciente produce más células T.

Los investigadores están elaborando vacunas de células dendríticas al tomar células dendríticas de un paciente con cáncer y exponerlas a antígenos de las células cancerosas de éste. Esta combinación de células dendríticas y antígenos es inyectada más tarde al paciente. Las células dendríticas muestran los antígenos a las células T_C, que luego atacan a las células cancerosas. Otro método que recientemente ha mostrado ser promisorio es el desarrollo de medicamentos que desactivan las proteínas que activan vías de señalización clave.

Los protocolos para un tratamiento eficaz contra el cáncer con toda seguridad utilizarán un método de sistemas y combinaciones de medicamentos. Los mecanismos celulares son complicados, y cuando un medicamento bloquea una vía de señalización, las células cancerosas pueden actuar alrededor de la reacción bloqueada o aprovechar alguna vía redundante. Cuando se usan combinaciones de medicamentos, más de una vía de señalización, o diferentes partes de la misma vía, puede ser objetivo.

La enfermedad por inmunodeficiencia puede ser hereditaria o adquirida

La ausencia o el fallo de un componente del sistema inmunológico puede resultar en la **enfermedad por inmunodeficiencia**, una condición que aumenta la sensibilidad a la infección. Las inmunodeficiencias hereditarias tienen una incidencia estimada de 1 por cada 10,000 nacimientos. Los *síndromes de inmunodeficiencia combinada severa* (*IDCS*) están ligados al cromosoma X y son afecciones recesivas y autosómicas que afectan profundamente tanto a la inmunidad mediada por células como a la inmunidad mediada por anticuerpos, resultando en infecciones múltiples.

Los bebés que nacen con IDCS suelen fallecer alrededor de los dos años de edad, a menos que sean mantenidos en una burbuja protectora hasta que pueden ser tratados eficazmente, por lo general mediante trasplantes de médula ósea.

En el *síndrome de DiGeorge*, el timo está reducido o ausente y el paciente tiene déficit de células T. Los niños nacidos con este trastorno son propensos a graves infecciones virales. El tratamiento implica el trasplante de médula ósea o tejido del timo fetal. Otros tejidos pueden asumir la producción de células T, y el funcionamiento suele mejorar alrededor de los cinco años de edad.

Los investigadores usan varios modelos animales para estudiar la inmunodeficiencia. Por ejemplo, el ratón desnudo (un ratón mutante sin pelo) no desarrolla un timo funcional. Debido a que los ratones desnudos son deficientes en células T maduras, se usan para estudiar los efectos de inmunidad mediada por células comprometida, así como tratamientos posibles. La *investigación con células madre* y avances en ingeniería genética sugieren nuevos métodos para tratar la inmunodeficiencia (vea los capítulos 16 y 17).

En todo el mundo, la causa más importante de inmunodeficiencia *adquirida* en niños es desnutrición de proteínas. La falta de proteínas disminuye la cantidad de células T y la habilidad de elaborar anticuerpos, lo que perjudica al sistema inmunológico. Esta condición incrementa el riesgo de contraer *infecciones oportunistas*, infecciones debidas a microbios que no suelen provocar enfermedades. Otra causa importante de inmunodeficiencia adquirida es la quimioterapia administrada a pacientes con cáncer porque la quimioterapia es más dañina para las células que se dividen rápidamente, incluyendo las células madre de la sangre y linfocitos activados.

El VIH es la causa más importante de inmunodeficiencia adquirida en adultos

El **virus de inmunodeficiencia humana (VIH)** fue aislado por primera vez en 1983 y en 1984 se demostró que es la causa del **síndrome de inmunodeficiencia adquirida (SIDA)**. El VIH, que es un retrovirus, es el que más se ha estudiado. (Recuerde por el capítulo 24 que un retrovirus es un virus de ARN que usa su ARN como modelo para hacer ADN con ayuda de transcriptasa inversa). Se conocen varias cepas diferentes del virus; en humanos, la forma más virulenta es el VIH-1.

La pandemia del SIDA ha cobrado más de 30 millones de vidas. El VIH mata más de 2 millones de personas cada año, lo cual lo hace la sexta causa más alta de muerte mundial. Los epidemiólogos estiman que más de 33 millones de personas, incluyendo más de 2 millones de niños, en todo el mundo, están infectados de VIH en la actualidad. Cada año, más de 2.7 millones de personas se infectan con VIH. La Asamblea General de la Organización de las Naciones Unidas ha calificado al SIDA como una "emergencia mundial" y ha descrito medidas para movilizar recursos mundiales para combatir la enfermedad. El VIH/SIDA es más que una cuestión médica; es una amenaza política, económica y a los derechos humanos.

El VIH se transmite principalmente cuando se tienen relaciones sexuales con una persona infectada o por exposición directa a sangre o productos sanguíneos infectados. El hecho de compartir agujas y/o jeringas (por lo general para inyección de droga) con una persona infectada constituye un factor de riesgo primordial. El virus no se difunde por contacto casual. La gente no contrae VIH por abrazarse, besarse casualmente o usar las mismas instalaciones sanitarias. Los miembros y los amigos de la familia que tienen contacto con pacientes con SIDA no tienen más probabilidad de ser infectados.

En Estados Unidos, más de 50,000 nuevas infecciones de VIH ocurren cada año. De estas nuevas infecciones, alrededor de 75% ocurren en hombres. El contacto sexual con personas que padecen VIH es un factor de riesgo que puede ser modificado. El uso de un condón de látex durante las relaciones sexuales proporciona protección contra la transmisión del VIH, y el uso de espermicidas que contienen nonoxinol 9 puede proporcionar protección adicional.

Hasta una tercera parte de las mujeres embarazadas infectadas con VIH que no están en tratamiento transmitirán el virus a sus bebés durante el embarazo, el nacimiento del bebé o al amamantarlos. Los protocolos recientes para el tratamiento de drogas han reducido la tasa de transmisión de VIH entre la madre y el feto. En países altamente desarrollados, procedimientos eficaces de control de sangre ahora salvaguardan suministros de los bancos de sangre, reduciendo notablemente el riesgo de infección por transfusión de sangre.

El VIH destruye el sistema inmunológico del huésped

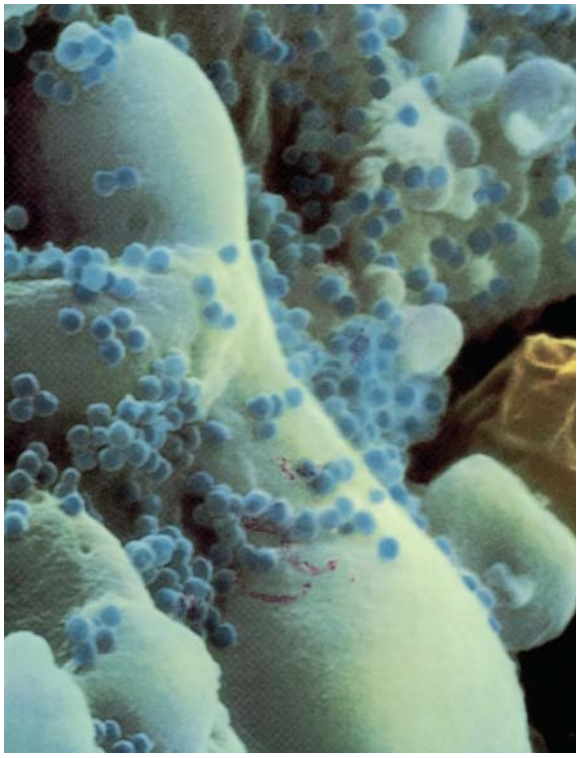
El VIH suele entrar al cuerpo a través de la mucosa que reviste las vías. Una proteína sobre la envoltura externa del virus se une a CD4 sobre la superficie de células T_A, que son el objetivo principal (**FIGURA 45-14**; vea también la fotografía al inicio del capítulo 23). El virus también se une a un correceptor que normalmente se une con una quimioquina. El VIH entra en la célula T_A y es transcrito a la inversa para formar ADN. Luego, su ADN es incorporado en el genoma huésped. El virus se reproduce a sí mismo provocando la muerte de la célula huésped. La primera fase de la infección del VIH es la fase *aguda* de la infección. En menos de dos semanas de infección, grandes cantidades de células T_A y células B de memoria son destruidas. El VIH también infecta células dendríticas y macrófagos. Las células dendríticas en las membranas mucosas transportan VIH desde su punto de entrada hasta los nodos linfáticos. El virus se difunde aún más a través de la sangre.

El cuerpo lanza una respuesta inmunológica a continuación de la infección de VIH. Las respuestas no específicas incluyen la producción de péptidos antimicrobianos y acción por células NK, células dendríticas y el sistema del complemento. Las respuestas inmunológicas específicas incluyen la activación y movilización de células T_A.

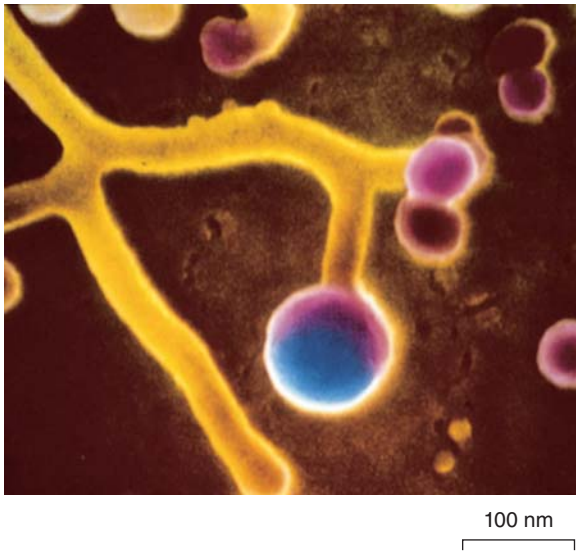
Se estima que 25% de personas infectadas por VIH en Estados Unidos ignora que están infectadas. Muchas personas experimentan síntomas leves parecidos a la gripe (fiebre, dolor de cabeza, dolor de garganta, inflamación de los ganglios linfáticos, dolor muscular) alrededor de dos semanas después de contraer el virus. No obstante, algunas personas no tienen síntomas.

La fase aguda cambia hacia el período latente, una fase crónica, a medida que el sistema inmunológico disminuye el VIH en la sangre. Algunas células infectadas por VIH no son destruidas, y el virus puede continuar replicándose lentamente durante muchos años. Parece que las células T_C son las células principales que atacan el VIH, limitando la replicación viral y postergando el avance de la enfermedad. No obstante, con el tiempo el VIH continúa destruyendo células T_A, resultando en un decremento notable en la población de estas células. Esta disminución perjudica severamente la capacidad del cuerpo para resistir infecciones porque ya no quedan células T_A para liberar las citocinas necesarias para activar las células T_C y las células B. Al cabo de un tiempo, ocurre un avance de los síntomas, incluyendo la inflamación de los ganglios linfáticos, sudores nocturnos y pérdida de peso (**FIGURA 45-15**). Muy a menudo, el virus termina por ganar la batalla.

En la mayoría de las personas infectadas por VIH, la enfermedad termina por avanzar a SIDA, la etapa final, y a menudo letal. Este proceso puede llevar más de 10 años, y los fármacos retrovirales aminoran el proceso. Para cuando la enfermedad avanza a SIDA, el tejido linfático ha sido destruido y la cantidad de células T_A en la sangre ha disminuido por debajo de un nivel crítico de 200 células/μL. Como una consecuencia



(a) VIH (*partículas azules*) atacando células T_A (*verde claro*).



(b) VIH (*azul morado*) en ciernes desde los extremos de las microvellosidades de una célula T_A.

FIGURA 45-14 Micrografía a color de VIH infectando sus células auxiliares

La infección de VIH agota los linfocitos T_A. Ésta es la razón más importante del fracaso del sistema inmunológico en el SIDA.

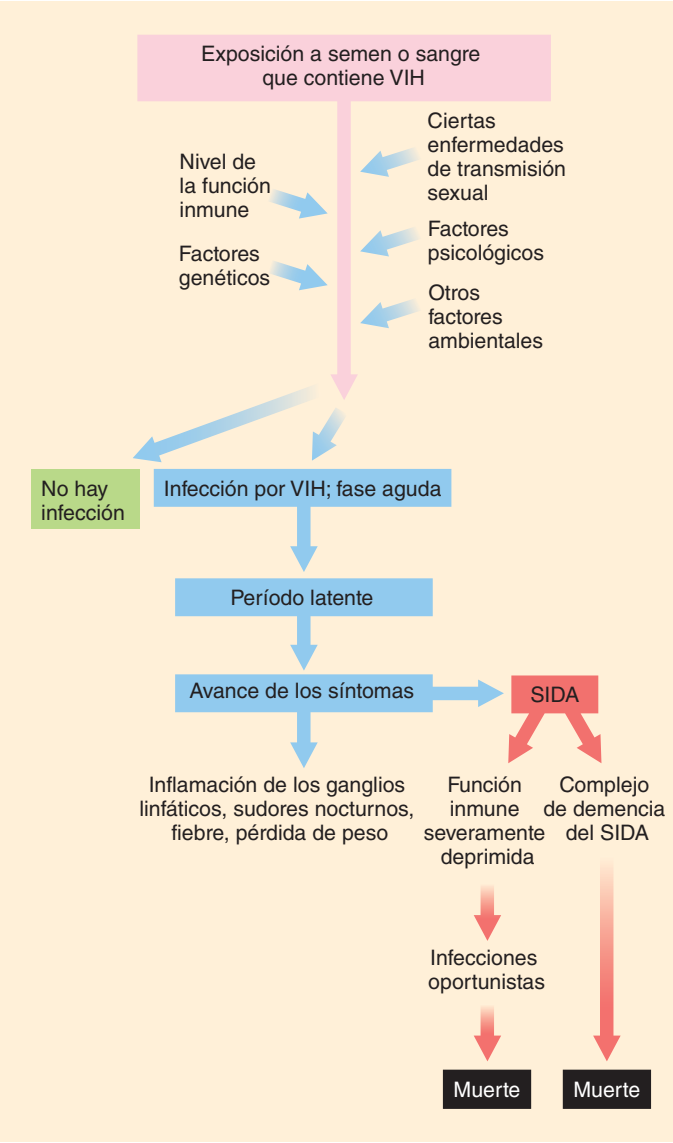


FIGURA 45-15 ***Animada*** **El curso de la infección por SIDA**

La exposición a semen o sangre que contiene VIH puede conducir a infección por SIDA. La infección aguda (temprana) empieza en los nodos linfáticos y otros tejidos linfáticos asociados con revestimientos epiteliales. La mayoría de las células T_A puede ser destruida en menos de dos semanas de infección. Durante el período latente, se desarrolla una infección crónica y el virus se replica a bajo nivel. Finalmente, la replicación viral puede aumentar y conducir a un avance de los síntomas y a SIDA, la etapa final y a menudo letal. Aunque algunas personas expuestas aparentemente no son infectadas, el riesgo aumenta con exposiciones múltiples. Muchos factores determinan si una persona expuesta a VIH desarrollará SIDA.

de esta inmunosupresión, muchos pacientes con SIDA desarrollan infecciones oportunistas severas, como tuberculosis, o formas raras de cáncer, como el sarcoma de Kaposi (un tumor en las células endoteliales que revisten los vasos sanguíneos y ocasiona puntos morados sobre la piel).

En alrededor de la tercera parte de los pacientes infectados con SIDA, el virus infecta el sistema nervioso y provoca el *complejo de demencia del SIDA*. Estos pacientes presentan progresiva disfunción cognitiva, motora y conductual que suele terminar en estado de coma y muerte.

Los investigadores están en búsqueda de tratamientos eficaces

Los investigadores de todo el mundo están en busca de medicamentos que combatan exitosamente el virus del SIDA. Debido a que el VIH a

menudo infecta el sistema nervioso central, un medicamente eficaz debe cruzar la barrera hematoencefálica. La **AZT (azidotimidina)**, el primer medicamento desarrollado para tratar la infección por VIH, puede prolongar el tiempo previo a la aparición de los síntomas del SIDA. La AZT inhibe la acción de la transcriptasa inversa, la enzima que el retrovirus usa para sintetizar el ADN. Como resultado, la AZT bloquea la replicación del VIH. Sin producir ADN, el virus no es capaz de incorporarse a sí mismo en el ADN de la célula huésped. Desafortunadamente, la transcriptasa inversa que el VIH usa para sintetizar ADN comete muchos errores; alrededor de 1 de cada 2000 nucleótidos que incorpora es incorrecto. Al mutar de esta forma, han evolucionado cepas virales resistentes a la AZT.

Inhibidores de la proteasa bloquean la enzima viral proteasa, resultando en copias virales que no pueden infectar nuevas células. Los inhibidores de la proteasa se usan en combinación con la AZT y otros inhibidores de transcriptasa inversa. El tratamiento de triple combinación ha resultado muy eficaz para muchos pacientes con SIDA, evitando infecciones oportunistas y prolongando la vida. De hecho, el tratamiento de combinación ha llevado a una disminución en la incidencia y mortalidad por SIDA en Estados Unidos. Desafortunadamente, gente en muchas partes del mundo no puede sufragar los gastos de estos medicamentos costosos, y en zonas empobrecidas, la epidemia del SIDA continúa creciendo. Además, la aparición de virus resistentes a medicamentos contra el VIH ha sido un grave problema.

La contención en todo el mundo de la epidemia del SIDA requerirá una vacuna eficaz que evite la difusión del SIDA. El desarrollo de una vacuna así sigue siendo un desafío de enormes proporciones para los inmunólogos. Se han desarrollado y probado clínicamente más de 50 vacunas, pero ninguna ha sido eficaz. Una vacuna eficaz debería contrarrestar la destrucción por parte del VIH de células clave necesarias para montar una respuesta inmunológica. También, debido a que las mutaciones surgen a tasas muy elevadas, nuevas cepas virales con nuevos antígenos evolucionan rápidamente. Una vacuna no sería eficaz contra nuevos antígenos y podría volverse obsoleta muy pronto. Se ha generado algo de optimismo a causa de una combinación aparentemente eficaz de vacuna y terapia génica que ha sido probada en monos simios. Asimismo, ensayos clínicos recientes con humanos que combinaron dos vacunas produjeron resultados marginalmente positivos.

Aunque los inmunólogos trabajan para desarrollar una vacuna exitosa y medicamentos más eficaces para tratar a pacientes infectados, se han utilizado otras estrategias con algo de éxito. Por ejemplo, ahora sabemos que la circuncisión en hombres reduce el riesgo de adquirir infección por VIH a través de contacto sexual.

Se han lanzado programas educativos masivos con el objetivo de disminuir la difusión del VIH. Informar al público que tener muchas parejas sexuales sin protección adecuada aumenta el riesgo de contraer VIH y enseñar a personas sexualmente activas la importancia de un "sexo seguro" puede ayudar a contener la pandemia. Se ha sugerido que los servicios de salud pública deben proporcionar condones gratis a quienes son sexualmente activos, así como agujas hipodérmicas estériles a quienes son adictos a drogas intravenosas. El costo de estas medidas sería bastante menor que el costo de cuidados médicos para las cantidades crecientes de pacientes con SIDA y que la cuota en sufrimiento humano.

En una enfermedad autoinmune, el cuerpo ataca sus propios tejidos

La **auto-tolerancia**, la capacidad de reconocer lo propio, es establecida durante el desarrollo de los linfocitos. Normalmente, los linfocitos no atacan células y tejidos de su propio cuerpo. No obstante, algunos linfocitos tienen el potencial de ser *autorreactivos*; es decir, de lanzar una respuesta inmunológica contra tejidos propios. En alrededor de 5% de los adultos en países altamente desarrollados, esta autorreactividad puede conducir a la formación de una hipersensibilidad conocida como *autoinmunidad*, o **enfermedad autoinmune**, donde células inmunes reaccionan contra las células del propio cuerpo. Algunas de las enfermedades que resultan de esta deficiencia en la auto-tolerancia son artritis reumatoide, lupus eritematoso sistémico (LES), diabetes insulino-dependiente, diabetes, esclerodermia y esclerosis múltiple.

En enfermedades autoinmunes, los anticuerpos y las células T atacan los tejidos del propio cuerpo. En **artritis reumatoide**, las células T en el área de inflamación producen una citocina que promueve la inflamación. Además, los anticuerpos de una proteína conjunta pueden generar complejos antígeno-anticuerpo que son depositados en las pequeñas uniones. En la **esclerosis múltiple**, una enfermedad autoinmune del sistema nervioso central, las células T_H atacan autoantígenos de la mielina. Imágenes de resonancia magnética muestran la pérdida de capas de mielina en múltiples áreas alrededor de axones en el cerebro y la médula espinal que suelen estar mielinizadas. Se forma tejido de la cicatriz, que compromete la habilidad de estas neuronas dañadas para transmitir señales.

Múltiples genes, incluyendo genes del CHM, contribuyen al desarrollo de la enfermedad autoinmune. Las mutaciones que causan apoptosis anormal o la limpieza de células muertas pueden resultar en señales de peligro que activan el sistema inmunológico. Otro factor importante es que la infección viral o bacteriana a menudo precede la aparición de una enfermedad autoinmune. Algunos patógenos han desarrollado una táctica conocida como *mimetismo molecular*. Engañan al cuerpo al producir moléculas que semejan moléculas propias. Por ejemplo, un adenovirus que ocasiona enfermedades respiratorias e intestinales produce un péptido que imita la proteína mielina. Cuando el cuerpo lanza respuestas al péptido adenovirus, también puede empezar a atacar a la molécula propia semejante, mielina.

Para mantener la homeóstasis y la salud, los numerosos tipos de células, las moléculas regulatorias y de señalización, y las complicadas acciones del sistema inmunológico deben ser reguladas con sumo cuidado. Células T y células B específicas proliferan y responden a desafíos planteados por patógenos, pero después de una respuesta inmunológica eficaz, las poblaciones aumentadas de células T y células B deben reducirse a cantidades normales. Las células que ya no son necesarias mueren por apoptosis. La activación excesiva de componentes críticos puede resultar en inflamación y enfermedades autoinmunes. La baja activación permite que los patógenos provoquen enfermedades graves. Cualquiera de estas dos situaciones puede llevar a la muerte.

La incompatibilidad del Rh puede resultar en hipersensibilidad

Así denominado por los monos Rhesus en cuya sangre fue encontrado por primera vez, el sistema Rh consta de más de 40 tipos de antígenos Rh, cada uno conocido como **factor Rh**. Por mucho, el más importante de estos factores es el *antígeno D*. Alrededor de 85% de los residentes en Estados Unidos descendientes de europeos occidentales son Rh positivos: tienen el antígeno D sobre las superficies de sus glóbulos rojos (además de los antígenos del sistema ABO y otros antígenos de grupos sanguíneos). Alrededor de 15% de esta población que son Rh negativo no tiene el antígeno D.

A diferencia de la situación analizada en el capítulo 11 para los grupos sanguíneos ABO, las personas Rh negativas no producen de manera natural anticuerpos contra el antígeno D (anti-D). No obstante, producen anticuerpos anti-D si son expuestas a sangre con Rh positivo. La codificación de los alelos para el antígeno D es dominante sobre el alelo para la ausencia del antígeno. Es por esto que las personas Rh negativas

son homocigóticos recesivos, y las personas Rh positivas son heterocigotos u homocigotos dominantes.

A pesar de que se conocen varios tipos de incompatibilidades de tipo sanguíneo madre-feto, la **incompatibilidad del Rh** es la más grave (**FIGURA 45-16**). Si una mujer es Rh negativa y el padre del feto es Rh positivo, el feto también puede ser Rh positivo, al haber heredado el alelo D del padre. Normalmente, las sangres materna y fetal no se mezclan; los nutrientes, el oxígeno y otras sustancias son intercambiados entre estos dos sistemas circulatorios a través de la placenta. No obstante, a finales del embarazo o durante el proceso de nacimiento, una pequeña cantidad de sangre del feto puede pasar a través de un defecto en la placenta.

Si cualquier cantidad de sangre materna se mezcla con la sangre del feto, entonces los glóbulos rojos de éste, que transportan antígeno D, activan el sistema inmunológico de la madre. Luego, las células B de la madre producen anticuerpos para el antígeno D. Si la mujer vuelve a embarazarse, anticuerpos anti-D cruzan la placenta y entran en la sangre fetal. Se combinan con moléculas de antígeno D sobre la superficie de los glóbulos rojos del feto, provocando hemólisis (ruptura de células y liberación de hemoglobina hacia la circulación). La habilidad para transportar oxígeno es reducida, y los productos de degradación de la hemoglobina liberada dañan los órganos, incluyendo el cerebro. En casos extremos de esta enfermedad, conocida como *eritroblastosis fetal*, son destruidos tantos glóbulos rojos fetales que el feto podría morir.

Cuando hay la sospecha de problemas de incompatibilidad del Rh, la sangre fetal puede cambiarse por transfusión antes del nacimiento, aunque este procedimiento es arriesgado. Algo más frecuente es que las mujeres Rh negativas son tratadas justo después de dar a luz (o al término del embarazo a causa de aborto involuntario o de un aborto) con una preparación de anticuerpos D conocida como RhoGAM. Estos anticuerpos limpian los glóbulos rojos de la sangre fetal Rh positiva de la sangre materna muy rápido, minimizando la posibilidad de que sus propios glóbulos blancos se vuelvan sensibles y desarrollen células de memoria. Los anticuerpos también son eliminados rápidamente del cuerpo de la madre. Como resultado, si la mujer vuelve a embarazarse, su sangre no contiene el anti-D que podría dañar el desarrollo del feto.

Las reacciones alérgicas son dirigidas contra antígenos ambientales normales

Alrededor de 20% de la población en Estados Unidos está plagada por algún trastorno alérgico, como asma alérgico o rinitis alérgica. Parece que una predisposición a estos trastornos es hereditaria. En las **reacciones alérgicas**, la hipersensibilidad resulta en la manufactura de anticuerpos contra antígenos leves, denominados **alérgenos**, que normalmente no estimulan una respuesta inmunológica.

Agentes ambientales comunes, como polen, ácaros del polvo, excrementos de cucarachas y caspa de mascotas, pueden activar reacciones alérgicas en algunas personas. En muchos tipos de reacciones alérgicas se producen inmunoglobulinas IgE distintivas.

A continuación analizaremos una reacción alérgica común, la **rinitis alérgica**, conocida comúnmente como fiebre del heno. Esta reacción alérgica es activada en algunas personas por inhalar polen (**FIGURA 45-17**). La exposición al polen ocasiona *sensibilización*. Los macrófagos degradan el alérgeno y presentan fragmentos de éste a las células T. Luego, las células T activadas estimulan a las células B para convertirse en células de plasma y producir IgE específico del polen. Estos anticuerpos se unen a receptores en los mastocitos. El extremo Fc de cada molécula IgE se une a un receptor mastocito; su región V es libre para combinarse con el alérgeno del polen.

Cuando una persona alérgica sensibilizada inhala el polen microscópico, las moléculas del alérgeno se unen rápidamente con la IgE sobre mastocitos sensibilizados. En respuesta al anticuerpo IgE que se une con el alérgeno, los mastocitos liberan gránulos llenos de histamina y otras moléculas que estimulan la inflamación. Los vasos sanguíneos se dilatan, y los capilares se vuelven más permeables, conduciendo a edema y enrojecimiento. Estas respuestas ocasionan que las fosas nasales se inflamen e irriten. Son comunes secreción nasal, estornudos, ojos llorosos y una sensación general de malestar.

Una prolongada respuesta alérgica ocurre cuando los neutrófilos son atraídos por compuestos químicos liberados por los mastocitos. Los neutrófilos migran hacia el área inflamada y liberan compuestos que prolongan la reacción alérgica.

Cuando hay **asma alérgico**, en los bronquiolos de los pulmones se

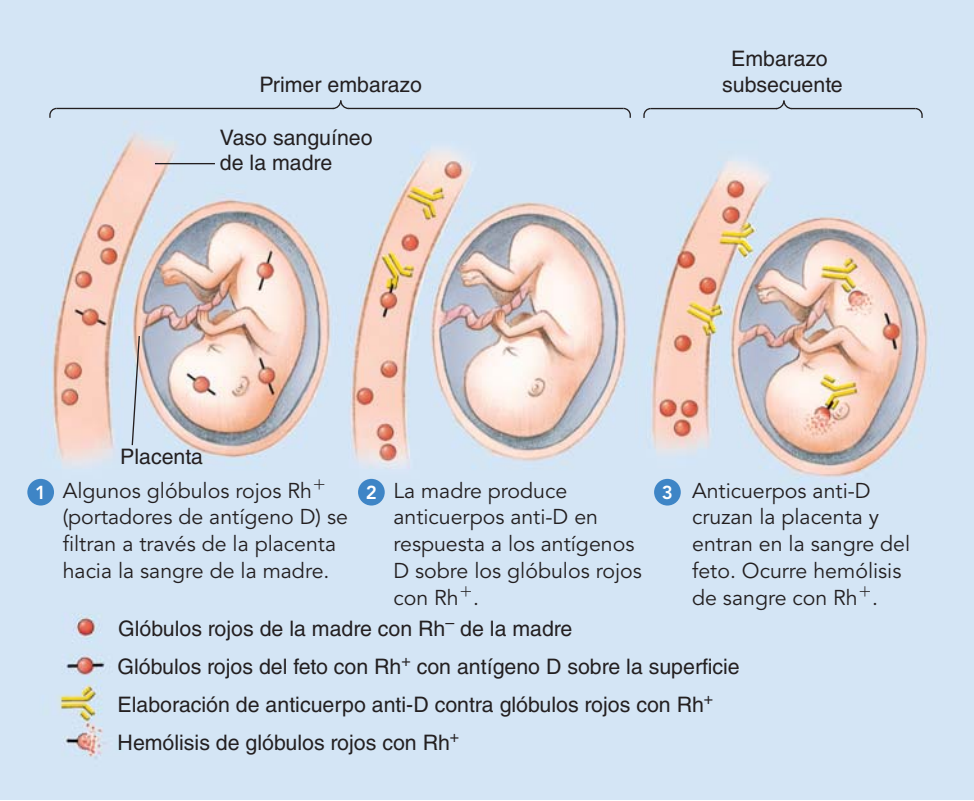


FIGURA 45-16 ***Animada*** **Incompatibilidad del Rh**
Cuando una mujer Rh negativa produce descendientes Rh positivos, su sistema inmunológico puede volverse sensibilizado. En embarazos subsecuentes puede producir anticuerpos anti-D que cruzan la placenta y destruyen glóbulos rojos fetales.

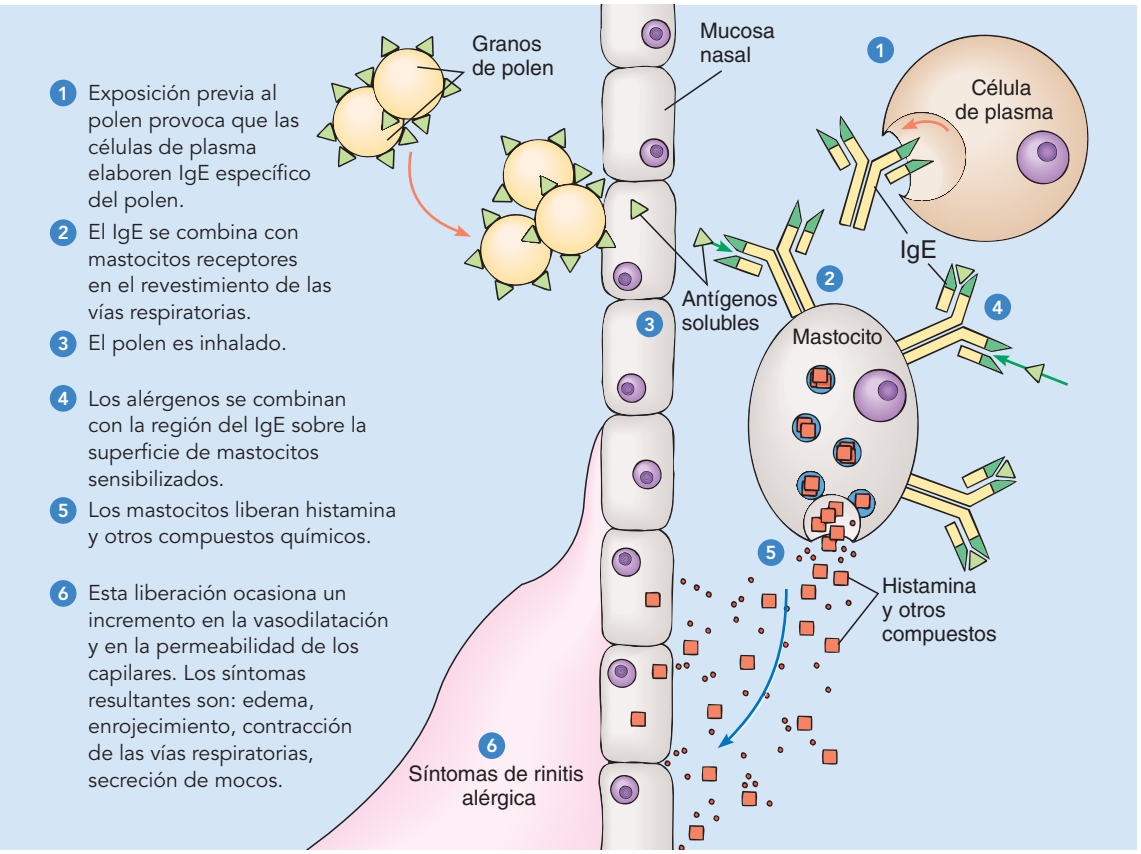


FIGURA 45-17 **Una reacción alérgica**
Cuando muchas personas respiran polen, responden con rinitis alérgica (fiebre del heno), un tipo común de reacción alérgica.

produce una respuesta del alérgeno IgE. Los mastocitos liberan sustancias que provocan que el músculo liso se contraiga, y las vías respiratorias en los pulmones algunas veces se contraen durante varias horas, dificultando la respiración. El asma alérgico es tratado con esteroides, que bloquean la producción de citocina, y con fármacos, como inhibidores de leucotrienos, que bloquean la unión de mediadores inflamatorios con músculo liso en las vías respiratorias. Los leucotrienos son compuestos inflamatorios liberados por los mastocitos. Los inhibidores de leucotrienos reducen la inflamación y disminuyen la incidencia del asma y episodios de rinitis alérgica en personas con sistemas inmunológicos hipersensibles. Los anticuerpos monoclonales al IgE también son útiles para el tratamiento de estos trastornos porque reducen los niveles de IgE en la sangre.

Ciertos alimentos o medicamentos actúan como alérgenos en algunas personas, provocando una reacción en las paredes del tracto digestivo que conduce a malestar y diarrea. El alérgeno puede ser absorbido y provocar que los mastocitos liberen gránulos en otras partes del cuerpo. Cuando en la piel ocurre la reacción al alérgeno IgE, la histamina liberada por los mastocitos origina la inflamación de ronchas rojas conocida como urticaria, o ronchas.

La **anafilaxis sistémica** es una reacción alérgica peligrosa que puede ocurrir cuando una persona desarrolla una alergia a algún medicamento específico, como la penicilina; a compuestos en el veneno inyectado por la picadura de insectos; e inclusive a ciertos alimentos. Pocos minutos después que la sustancia entra al cuerpo, ocurre una reacción alérgica extendida. Los mastocitos liberan grandes cantidades de histamina y otros compuestos hacia la circulación, que provocan vasodilatación extrema y permeabilidad capilar. Puede perderse tanto plasma de la sangre que en pocos minutos es posible que ocurra un choque circulatorio e inclusive la muerte.

Los síntomas de las reacciones alérgicas a menudo son tratados con **antihistamínicos**, medicamentos que bloquean los efectos de la histamina. Estos medicamentos compiten por los mismos receptores sobre células que son objetivo de la histamina. Cuando el histamínico se combina con el receptor, evita que la histamina se una, evitando así sus efectos dañinos. Los antihistamínicos se usan clínicamente para aliviar los síntomas de la urticaria y la rinitis alérgica. No son del todo eficaces porque los mastocitos liberan moléculas distintas a la histamina que también pueden ocasionar síntomas alérgicos.

El rechazo de los injertos es una respuesta inmunológica contra el tejido trasplantado

La piel puede trasplantarse exitosamente de una parte del mismo cuerpo a otra o de un gemelo idéntico a otro. No obstante, cuando de una persona se toma piel y es trasplantada al cuerpo de un no gemelo, es rechazada y después se desprende. ¿Por qué? Recuerde que los tejidos de la misma persona o de gemelos idénticos tienen alelos CHM idénticos y por ello los mismos antígenos CHM. Debido a que para cada uno de los genes CHM hay muchos alelos, resulta difícil encontrar coincidencias idénticas entre gemelos no idénticos.

Cuando un tejido u órgano es tomado de un donante y trasplantado al cuerpo de un huésped no gemelo, es probable que varios de los antígenos CHM sean diferentes. El sistema inmunológico del huésped

considera el injerto como ajeno y lanza una respuesta inmunológica denominada **rechazo de injerto**. En la primera etapa del rechazo, la *etapa de sensibilización*, las células T_A y las células T_C reconocen los antígenos extraños. En la segunda etapa, la *fase efectora*, las células T_C, el sistema del complemento y las citocinas secretadas por las células T_A atacan el tejido trasplantado y pueden destruirlo en menos de una semana. La secuencia de eventos en el rechazo de injerto puede resumirse como sigue:

el tejido del donante trasplantado al cuerpo del destinatario ⟶ las células T_A y células T_C reconocen como ajenos los antígenos CHM sobre las células del trasplante ⟶ las células T_A secretan citocinas, el sistema del complemento es activado y las células T_A destruyen las células del trasplante

Para evitar rechazo de injerto, los tejidos del paciente y de donantes potenciales deben tipificarse y hacerse coincidir tanto como sea posible. La tipificación de células es algo semejante a la tipificación del grupo sanguíneo, aunque más complicada. Si todos los antígenos CHM coinciden, el injerto tiene alrededor de 95% de posibilidades de sobrevivir el primer año. Desafortunadamente, no muchas personas son lo suficientemente afortunadas en tener un gemelo idéntico que les abastezca de refacciones, por lo que las coincidencias perfectas son difíciles de encontrar. Además, de algunos órganos, como el corazón, no se puede prescindir. En consecuencia, la mayoría de los órganos trasplantados proviene de donantes no relacionados, a menudo de pacientes que acaban de fallecer.

Para evitar el rechazo de injerto en coincidencias menos compatibles, los médicos usan medicamentos antirrechazo como la ciclosporina para suprimir el sistema inmunológico. La ciclosporina impide que las células T produzcan citocinas. Desafortunadamente, la inmunosupresión hace que el paciente que ha recibido el trasplante sea más vulnerable a neumonía u otras infecciones y aumenta el riesgo de adquirir ciertos tipos de cáncer. Al cabo de los primeros meses, es posible reducir las dosis de los medicamentos inmunosupresores. Los investigadores están trabajando para desarrollar técnicas de inmunosupresión más eficaces.

En Estados Unidos, miles de pacientes requieren trasplantes de órganos. Debido a que el número de donantes humanos no satisface esta necesidad, los investigadores están desarrollando técnicas para cultivar células madre como tejidos de remplazamiento. Algunos investigadores están trabajando en métodos más eficaces para trasplantar tejidos y órganos animales a humanos. Algunos desafíos incluyen riesgos de transmisión de enfermedades animales a los humanos, así como el rechazo de injerto. Como donantes se han usado cerdos, pero contra estos órganos trasplantados se han lanzado respuestas inmunológicas destructivas. Debido a que los chimpancés y otros primates están estrechamente relacionados, pueden usarse como donantes con menor riesgo de rechazo de injerto. No obstante, consideraciones éticas han limitado estos trasplantes.

Los investigadores están desarrollando métodos para manipular genéticamente a los cerdos y otros animales a fin de que no produzcan antígenos que estimulen respuestas inmunológicas en destinatarios humanos. Luego, estos animales pueden ser clonados y usados como donantes de corazones, riñones y otros órganos. También se están desarrollando órganos artificiales eficaces.

El cuerpo tiene unos cuantos sitios inmunológicamente privilegiados donde es aceptado el tejido ajeno. Por ejemplo, los trasplantes de córnea son bastante exitosos porque la córnea casi no tiene sangre asociada o vasos linfáticos asociados, por lo que está fuera del alcance de la mayoría de los linfocitos. Además, los antígenos en el injerto de córnea probablemente no encontrarían su camino hacia el sistema circulatorio, y en consecuencia no podrían estimular una respuesta inmunológica.

Repaso

- ¿Cómo se defiende el cuerpo a sí mismo contra el cáncer?
- ¿Cómo infecta el VIH al cuerpo? ¿Cómo lo afecta?
- ¿Qué es una enfermedad autoinmune? Proporcione dos ejemplos.
- ¿Cuál es la secuencia de eventos inmunológicos que se llevan a cabo en un tipo de reacción alérgica común como, por ejemplo, rinitis alérgica?
- ¿Cuál es la base inmunológica para el rechazo de injerto?

RESUMEN: ENFOQUE EN LOS OBJETIVOS DE APRENDIZAJE

45.1 *(página 964)*

1 Distinguir entre respuestas inmunológicas no específicas y específicas.

- Las **respuestas inmunológicas** son las respuestas defensivas del cuerpo contra patógenos (organismos que causan enfermedades), toxinas y otros agentes dañinos. En las respuestas inmunológicas, el cuerpo reconoce macromoléculas extrañas o peligrosas y responde para eliminarlas. Las **respuestas inmunológicas no específicas** proporcionan protección general e inmediata contra patógenos, algunas toxinas y drogas, así como contra células cancerosas.
- Las **respuestas inmunológicas específicas** se dirigen hacia distintos **antígenos**, moléculas reconocidas como extrañas o peligrosas por células del sistema inmunológico. El sistema inmunológico produce **anticuerpos**, proteínas altamente específicas que reconocen y se unen con antígenos específicos. Otra característica definitoria de la inmunidad específica es la **memoria inmunológica**; es decir, el sistema "recuerda" moléculas extrañas o peligrosas y responde más fuertemente a encuentros repetidos con las mismas moléculas.

2 Comparar, en términos generales, las respuestas inmunológicas que han evolucionado en los invertebrados y los vertebrados.

- Los invertebrados dependen principalmente de respuestas inmunológicas no específicas, como barreras físicas; **fagocitosis** (envolver y destruir patógenos); receptores que reconocen patrones moleculares asociados con patógenos; y **péptidos antimicrobianos** (moléculas solubles que destruyen patógenos).
- Los vertebrados usan respuestas inmunológicas no específicas y respuestas inmunológicas específicas.

45.2 *(página 966)*

3 Describir respuestas inmunológicas no específicas, incluyendo barreras físicas; reconocimiento por receptores de reconocimiento de patrones; acciones de fagocitos y otras células; acciones de citocinas y complemento; y la respuesta inflamatoria.

- Las respuestas inmunológicas no específicas incluyen barreras físicas, como la piel y los revestimientos epiteliales de los tractos respiratorio y digestivo. Las membranas epiteliales producen péptidos antimicrobianos.
- Cuando los patógenos rompen las defensas de la primera línea, **patrones moleculares asociados a patógenos**, o **PMAP**, se unen con **receptores de reconocimiento de patrones** y activan otras defensas no específicas. Los patrones moleculares asociados a patógenos son conjuntos de rasgos moleculares comunes que son característicos de cada clase de patógenos. Los receptores de reconocimiento de patrones mejor conocidos son los **receptores de tipo toll**, receptores sobre fagocitos y ciertos otros tipos de células.

- Los **fagocitos**, incluyendo los **neutrófilos** y los **macrófagos**, destruyen bacterias. Las **células asesinas naturales** (**NK**) destruyen células infectadas por virus y células extrañas o modificadas como las células cancerosas. Las **células dendríticas** liberan proteínas antivirales denominadas **interferonas.**
- Las **citocinas** son proteínas de señalización que regulan las interacciones entre células. Algunos grupos importantes son las interferonas, los factores de necrosis tumoral, las interleucinas y las quimiocinas. Las interferonas inhiben la replicación viral y activan a las células asesinas naturales. El **factor de necrosis tumoral (FNT)** estimula a las células inmunes a iniciar una respuesta inflamatoria. Las **interleucinas** ayudan a regular las interacciones entre los linfocitos y otras células del cuerpo, ayudan a mediar la inflamación y pueden mediar la fiebre. Las **quimiocinas** atraen, activan y dirigen el movimiento de ciertas células del sistema inmunológico.
- Las proteínas del **complemento** producen lisis en la pared celular de los patógenos; recubren a los patógenos, mejorando así la fagocitosis; y atraen glóbulos blancos al sitio de la infección. Estas acciones mejoran la respuesta inflamatoria.
- Cuando los patógenos invaden los tejidos, activan una **respuesta inflamatoria**, que incluye tres procesos principales: vasodilatación, que lleva más sangre al área de la infección; un aumento en la permeabilidad de los capilares, que permite que fluidos y anticuerpos salgan de la circulación y entren en los tejidos; y un aumento en fagocitosis. En respuesta a la infección, los **mastocitos** liberan **histamina** y otros compuestos que provocan vasodilatación y un incremento en la permeabilidad capilar.

CENGAGENOW™ **Observe las respuestas inmunológicas, incluyendo la respuesta inflamatoria, haciendo clic en las figuras en CengageNOW.**

45.3 *(página 970)*

4 Contrastar la inmunidad mediada por células y la inmunidad mediada por anticuerpos, y proporcionar una visión general de cada proceso.

- En la **inmunidad mediada por células**, son activadas células T específicas; las células T liberan proteínas que destruyen células infectadas por virus u otros patógenos intracelulares.
- En la **inmunidad mediada por anticuerpos**, son activadas células B específicas; las células B se multiplican y diferencian en células de plasma, que producen anticuerpos.

5 Describir las funciones de las células principales del sistema inmunológico específico y del complejo de histocompatibilidad más importante.

- Dos tipos de células importantes en las respuestas inmunológicas específicas son los linfocitos y las células presentadoras de antígeno. Los linfocitos se desarrollan a partir de células madre en la médula espinal. Las **células T** son linfocitos responsables de la inmunidad mediada por células. La **glándula timo** confiere inmunocompetencia sobre las células T al hacerlas capaces de distinguir entre lo propio y lo ajeno. Hay varios tipos de células T, incluyendo **células T citotóxicas (células T_C)**, **células T ayudadoras (T_A)**, **células T_C de memoria**, **células T_A de memoria** y **células T reguladoras (Tregs)**. Las células T se distinguen por sus **receptores de células T (RCT)**.
- Las **células B** son linfocitos responsables de la inmunidad mediada por anticuerpos. Las células B se diferencian en **células de plasma**, que producen anticuerpos. Algunas células B activadas se convierten en **células B de memoria**, que continúan produciendo anticuerpos después que el cuerpo ha superado la infección.
- Las **células presentadoras de antígeno (CPA)**, incluyendo las células dendríticas, los macrófagos y las células B, muestran antígenos extraños, así como sus propias proteínas superficiales. Las células dendríticas están especializadas en procesar, transportar y presentar antígenos.
- Las respuestas inmunológicas dependen del **complejo de histocompatibilidad mayor** (**CHM**), un grupo de genes que codifican proteínas CHM. Los genes CHM clase I codifican autoantígenos, glicoproteínas expresadas sobre la superficie de la mayoría de las células nucleadas. Los genes CHM clase II codifican glicoproteínas expresadas sobre células presentadoras de antígeno del sistema inmunológico. Los genes CHM clase III codifican componentes del sistema del complemento y factores de necrosis tumoral.

45.4 *(página 973)*

6 Describir la secuencia de eventos en la inmunidad mediada por células.

- En la inmunidad mediada por células, células T específicas son activadas por un complejo CHM-antígeno extraño sobre la superficie de una célula infectada. También se requieren una **molécula coestimuladora** e interleucinas. Las células T_C activadas se multiplican y dan origen a un clon, un proceso conocido como **expansión clonal**. Estas células diferenciadas migran al sitio de la infección y destruyen las células infectadas por patógenos. Las células T_A activadas originan un clon de las células T_A, que secreta citocinas que activan a células B y macrófagos.

45.5 *(página 975)*

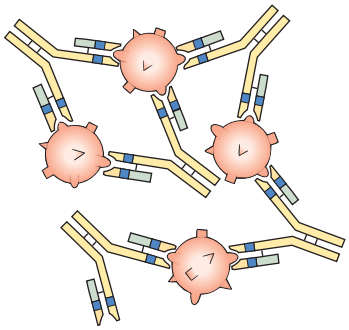
7 Resumir la secuencia de eventos en la inmunidad mediada por anticuerpos, incluyendo los efectos de complejos antígeno-anticuerpo sobre patógenos.

- En la inmunidad mediada por anticuerpos, son activadas células B cuando se combinan con anticuerpos. La activación requiere tanto una CPA (como una célula dendrítica o un macrófago) que tenga expuesto un complejo CHM-antígeno extraño sobre su superficie y una célula T_A que secrete interleucinas.
- Cuando las células B activadas se multiplican, dan origen a clones de células. Las células clonadas se diferencian y forman células de plasma. Las células de plasma producen anticuerpos específicos, denominados **inmunoglobulinas (Ig)**, en respuesta a los antígenos específicos que las activaron. Un anticuerpo se combina con un antígeno específico para formar un **complejo antígeno-anticuerpo**, que puede inactivar al patógeno, estimular fagocitosis, o activar el sistema del complemento.

CENGAGENOW™ **Observe la inmunidad mediada por células y la inmunidad mediada por anticuerpos haciendo clic en las figuras en CengageNOW.**

8 Describir la estructura y función básicas de un anticuerpo, y explicar la base de la diversidad de los anticuerpos.

- Una molécula anticuerpo consta de cuatro cadenas de polipéptidos: dos cadenas pesadas idénticas, y dos cadenas ligeras más cortas. Cada cadena tiene una **región constante (C)** y una **región variable (V)**. En un anticuerpo con configuración en Y, los dos brazos se combinan con el antígeno.



- La reagrupación de segmentos de ADN durante la diferenciación de las células B es el principal factor responsable de la diversidad de los anticuerpos; se producen millones de tipos diferentes de células B (y T).

CENGAGENOW™ **Aprenda más sobre la estructura, función y diversidad de los anticuerpos haciendo clic en las figuras en CengageNOW.**

9 Describir la base de la memoria inmunológica, y contrastar las respuestas inmune primaria y secundaria.

- Después de una infección, las células B de memoria y las células T de memoria permanecen en el cuerpo. Estas células son responsables de la inmunidad a largo plazo.
- La primera exposición a un antígeno estimula una **respuesta inmune primaria**. Una segunda exposición al mismo antígeno evoca una **respuesta inmune secundaria**, que es más rápida e intensa que la respuesta primaria.

10 Comparar la inmunidad activa con la inmunidad pasiva, y proporcionar ejemplos de cada una.

- La **inmunidad activa** se desarrolla como resultado de la exposición a antígenos; puede ocurrir naturalmente después de la recuperación de una enfermedad o puede ser inducida artificialmente por inmunización con una vacuna.
- La **inmunidad pasiva** es una condición temporal que se desarrolla cuando una persona recibe anticuerpos producidos por otra persona o animal.

45.6 *(página 982)*

11 Describir la respuesta del cuerpo a las células cancerosas y al VIH.

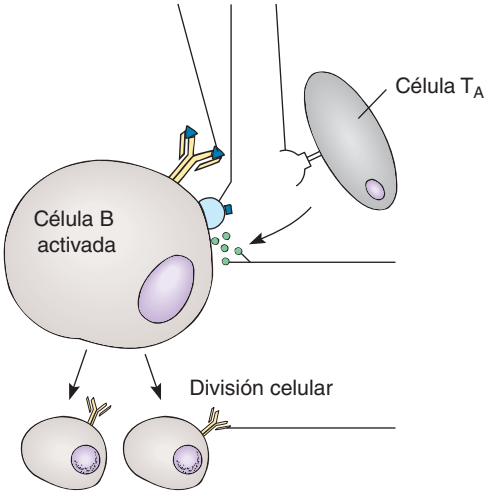
- Las células NK, los macrófagos, las células T y otras células del sistema inmunológico reconocen antígenos sobre células cancerosas y lanzan una respuesta inmunológica contra ellos. Las células cancerosas evaden al sistema inmunológico al bloquear T_C directamente o al disminuir las moléculas CHM clase I sobre las células T_C.
- El **síndrome de inmunodeficiencia adquirida (SIDA)** es provocado por el **virus de inmunodeficiencia humana (VIH)**, un retrovirus. El VIH destruye células T auxiliares, perjudicando seriamente la inmunidad y poniendo al paciente en riesgo de infecciones oportunistas.

12 Describir ejemplos de hipersensibilidad, incluyendo enfermedades autoinmunes, incompatibilidad del Rh, y reacciones alérgicas, y resumir las bases inmunológicas del rechazo de injertos.

- En **enfermedades autoinmunes**, el cuerpo reacciona inmunológicamente contra sus propios tejidos.
- Cuando una mujer Rh negativa da a luz a un bebé Rh positivo, puede desarrollar anticuerpos anti-D. Entonces puede ocurrir **incompatibilidad del Rh** en embarazos futuros.
- En una **reacción alérgica**, un **alérgeno** estimula la producción de IgE, que se combina con receptores sobre células madre. Las células madre liberan histamina y otras moléculas que provocan inflamación y otros síntomas de alergia. La **anafilaxis sistémica** es una reacción alérgica rápida y extendida que puede ocasionar la muerte.
- Los tejidos trasplantados tienen antígenos CHM que estimulan el **rechazo de injerto**, una respuesta inmunológica en la que células T destruyen el trasplante.

EVALÚE SU COMPRENSIÓN

1. Las respuestas inmunológicas no específicas (innatas) incluyen todo lo siguiente excepto (a) inflamación (b) complejos antígeno-anticuerpo (c) la unión de PMAP con receptores de reconocimiento de patrones (d) complemento (e) fagocitosis
2. Las citocinas (a) son receptores de tipo toll reguladores (b) previenen la respuesta inflamatoria (c) incluyen interferonas e interleucinas (d) son inmunoglobulinas (e) b y c son correctas
3. ¿Cuál de lo siguiente *no* es una acción del complemento? (a) mejoran la fagocitosis (b) mejoran la respuesta inflamatoria (c) recubren a los patógenos (d) ocasionan la lisis en virus (e) estimulan la producción de células B de memoria
4. ¿Cuáles de las siguientes son células presentadoras de antígeno? (a) células NK y monocitos (b) macrófagos y células de plasma (c) células dendríticas y macrófagos (d) células madre y células B (e) células T de memoria y células de plasma
5. ¿Cuáles de las siguientes células son especialmente adeptas a destruir células tumorales? (a) células NK (b) células de plasma (c) neutrófilos (d) células citotóxicas (e) células madre
6. ¿Cuáles de las siguientes células se vuelven inmunológicamente competentes después de procesarse en la glándula timo? (a) células NK (b) células T (c) macrófagos (d) células B (e) células de plasma
7. El complejo de histocompatibilidad mayor (CMH) (a) consta de moléculas con configuración en Y (b) codifica ciertos anticuerpos (c) codifica receptores de tipo toll (d) inhibe la liberación del complemento por los macrófagos (e) codifica un grupo de proteínas en la superficie celular
8. ¿Qué secuencia describe con más precisión la inmunidad mediada por anticuerpos?
   1. las células B se dividen y dan origen a un clon 2. se producen anticuerpos 3. las células se diferencian y forman células de plasma 4. células auxiliares T interactúan con células B que muestran el mismo complejo antígeno B 5. se activan células B
   (a) 1, 2, 3, 4, 5 (b) 3, 2, 1, 4, 5 (c) 4, 5, 3, 2, 1 (d) 4, 5, 1, 3, 2 (e) 4, 3, 1, 2, 5
9. La inmunoglobulina A (a) reconoce patrones moleculares asociados con patógenos (b) se une con células NK (c) evita que los patógenos se fijen en superficies epiteliales (d) se encuentra principalmente sobre la superficie de células dendríticas (e) se encuentra principalmente sobre la superficie de células T.
10. Cuando una persona es expuesta por segunda vez al mismo antígeno, la respuesta es (a) menos específica (b) más rápida (c) mediada por células dendríticas (d) probable que conduzca al desarrollo de una enfermedad autoinmune (e) una reacción de hipersensibilidad
11. En una reacción alérgica, (a) un alérgeno se une con IgE (b) el cuerpo es inmunodeficiente (c) células auxiliares T liberan histamina (d) las células de plasma producen alérgenos (e) se desactivan las células madre
12. Rotule el diagrama y explique lo que ilustra el diagrama. (Consulte el paso 3 en la figura 45-7 para comprobar sus respuestas).

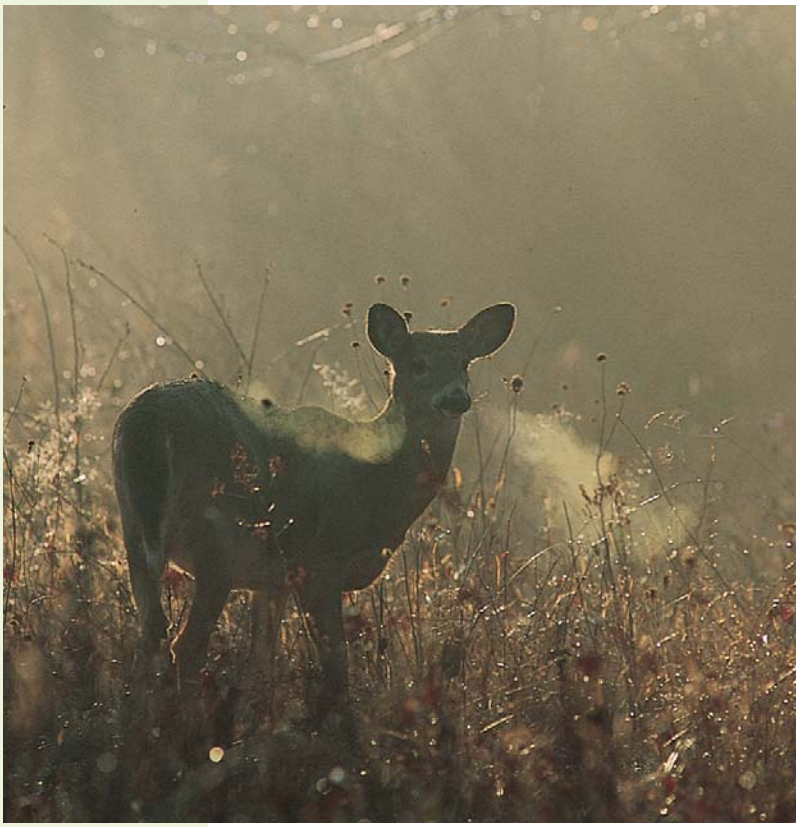


PENSAMIENTO CRÍTICO

1. Algunos rasgos clave del sistema inmunológico son especificidad, diversidad y memoria. Proporcione ejemplos específicos para explicar la forma en que cada uno de estos rasgos es importante.
2. ¿Cuáles serían los efectos de una pérdida total de macrófagos en el cuerpo? ¿Qué cree usted que tendría un mayor efecto sobre el sistema inmunológico: la pérdida de macrófagos o la pérdida de células B?
3. ¿Cuáles son las ventajas de tener antígenos CHM? ¿Y las desventajas? ¿Cuáles cree que serían las consecuencias de no contar con ellos?
4. Juan y Pedro son expuestos a sarampión por una condiscípula. Juan ya está vacunado contra el sarampión, pero Pedro aún no. ¿Cuáles son las diferencias en sus respuestas inmunológicas? Cinco años después, Juan y Pedro están jugando con Julia, que está siendo atacada por el sarampión y estornuda frente a ellos. Compare sus respuestas inmunológicas.
5. **VÍNCULO CON LA EVOLUCIÓN.** Las enzimas Rag1 y Rag2 cortan y reordenan el ADN, produciendo millones de anticuerpos y receptores de células T. Hasta hace poco, los inmunólogos consideraban que los genes (*Rag1* y *Rag2*) que codifican estas enzimas sólo se encontraban en vertebrados con mandíbula. No obstante, los investigadores encontraron recientemente genes semejantes en el erizo de mar púrpura. ¿Qué sugiere este descubrimiento sobre la evolución del sistema inmunológico específico?
6. **VÍNCULO CON LA EVOLUCIÓN.** Los peces tienen sólo una clase de anticuerpos, IgM. Los anfibios tienen dos clases, y el número aumenta hasta cinco clases en los mamíferos. Conjeture una ventaja adaptativa de tener una mayor variedad de grupos de anticuerpos.
7. **CIENCIA, TECNOLOGÍA Y SOCIEDAD.** Imagine que usted es un investigador que está desarrollando nuevos tratamientos para el VIH. ¿Qué métodos asumiría? ¿Qué decisiones de salud pública considera que podrían ayudar a disminuir la difusión del SIDA mientras nuevas vacunas están en proceso de desarrollo?

CENGAGENOW™ **Preguntas adicionales se encuentran disponibles en Cengage NOW en www.cengage.com/login.**

46 Intercambio de gases



Skip Moody/Dembinsky Photo Associates

Ventilación. Los vertebrados terrestres, como el venado cola blanca (*Odocoileus virginanus*) ventilan sus pulmones al respirar aire.

CONCEPTOS CLAVE

46.1 El aire tiene una mayor concentración de oxígeno molecular que el agua y los animales requieren menos energía para mover aire que agua sobre una superficie de intercambio de gases; no obstante, los animales que respiran aire deben contar con adaptaciones que reduzcan la pérdida de agua de manera que sus superficies respiratorias no se sequen.

46.2 Las adaptaciones para el intercambio de gases incluyen una superficie corporal delgada y húmeda; branquias en animales acuáticos, y tubos traqueales y pulmones en animales terrestres.

46.3 En los mamíferos, el oxígeno y bióxido de carbono son intercambiados entre los alveolos y la sangre por difusión; la presión de un gas particular determina su dirección y razón de difusión. Los pigmentos respiratorios se combinan con el oxígeno y lo transportan; el bióxido de carbono es transportado principalmente como iones de bicarbonato.

46.4 Varios mecanismos de defensa protegen a los pulmones de sustancias dañinas que son inhaladas; humo de tabaco y otros contaminantes del aire son causas fundamentales de enfermedades, discapacidad y muerte.

La mayoría de los mamíferos requiere un abastecimiento continuo de oxígeno para efectuar la respiración celular. Las células cerebrales de los mamíferos, y algunas otras células, pueden resultar dañadas irreparablemente si su suministro de oxígeno es interrumpido durante sólo unos cuantos minutos. Para permanecer vivos, los animales deben tomar oxígeno y liberar el exceso de bióxido de carbono. El intercambio de gases entre un organismo y su entorno se denomina **respiración**.

Hay dos fases en la respiración. Durante la **respiración organísmica**, el oxígeno del entorno es tomado por el animal y entregado a sus células individuales. Al mismo tiempo, el bióxido de carbono generado durante la *respiración celular* es expulsado hacia el entorno. La **respiración celular aeróbica** se lleva a cabo en las mitocondrias. El oxígeno es esencial porque funciona como el aceptor final de electrones en la cadena de transporte electrónico mitocondrial (vea el capítulo 8). El bióxido de carbono es un producto residual metabólico de la respiración celular.

Esponjas, hidras, platelmintos y muchos otros pequeños organismos acuáticos intercambian gases plenamente por simple **difusión**, el movimiento pasivo de partículas (átomos, iones o moléculas) de una región de mayor concentración a otra de menor concentración; es decir, hacia un gradiente de concentración más bajo (vea el capítulo 5). En estos animales, la mayoría de las células están en contacto directo con el entorno.

El oxígeno disuelto del agua circundante se difunde hacia las células, mientras el bióxido de carbono se difunde fuera de las células y hacia el agua. No se requieren estructuras respiratorias especializadas.

En un animal que mida un poco más de 1 mm de espesor, el oxígeno no puede difundirse lo suficientemente rápido a través de capas de células para sustentar la vida. Estructuras respiratorias especializadas, como branquias o pulmones, entregan el oxígeno a las células o a un sistema de transporte. Estas estructuras también facilitan la expulsión del bióxido de carbono. Los animales con pulmones llevan a cabo *ventilación* al respirar aire (vea la fotografía).

En muchos grupos de animales, incluidos los vertebrados, los sistemas respiratorios y circulatorios están conectados funcionalmente. Trabajan juntos para proveer consumo y transporte de oxígeno eficientes. Dichos sistemas aportan suficiente oxígeno para soportar altas tasas metabólicas. Como se verá, en los artrópodos han evolucionado diferentes estrategias para el intercambio de gases.

En este capítulo se analizarán las adaptaciones para el intercambio de gases en aire y agua, y se describirán varios tipos de superficies respiratorias. Luego la atención se dirigirá a la estructura y función del sistema respiratorio de los mamíferos. El capítulo termina con un análisis de los efectos de respirar aire contaminado, incluido el humo del cigarro.

46.1 ADAPTACIONES PARA EL INTERCAMBIO DE GASES EN AIRE O AGUA

OBJETIVO DE APRENDIZAJE

1 Comparar las ventajas y desventajas del aire y el agua como medios para el intercambio de gases, y describir las adaptaciones para el intercambio de gases en el aire.

El intercambio de gases en el aire tiene ciertas ventajas sobre el intercambio de gases en el agua. El aire contiene una concentración mucho mayor de oxígeno molecular (por lo menos 20 veces más) que el agua. Además, el oxígeno se difunde alrededor de 10,000 veces más rápido en el aire que en el agua. Otra ventaja es que se requiere menos energía para mover aire que para mover agua sobre una superficie de intercambio de gases porque el aire es menos denso y menos viscoso. Un mamífero usa menos de 2% de su presupuesto energético para respirar, en comparación con un pez que debe gastar hasta 20% de su energía para obtener su oxígeno del agua.

El intercambio de gases en el aire presenta un desafío mayúsculo: la amenaza de desecación. Los animales que respiran en el aire luchan continuamente contra la pérdida de agua. Las superficies respiratorias deben mantenerse húmedas porque el oxígeno y el bióxido de carbono están disueltos en el fluido que irriga las células de estas superficies. Ya sea que un animal haga su casa en la tierra o en el agua, el intercambio de gases se lleva a cabo a través de una superficie húmeda.

Han evolucionado adaptaciones que preservan húmedas las superficies respiratorias y minimizan la desecación. Por ejemplo, los pulmones de los vertebrados que respiran aire están situados profundamente en el cuerpo, sin estar expuestos como las branquias. El aire es humectado y llevado a la temperatura del cuerpo a medida que pasa por las húmedas vías respiratorias superiores. El aire exhalado debe pasar de nuevo por estas vías (lo que es una oportunidad para retener agua) antes de salir del cuerpo. Estas adaptaciones protegen a los pulmones de los efectos secante y enfriador del aire.

Repaso

- ¿Cuáles son algunas ventajas del intercambio de gases en el aire respecto del intercambio de gases en el agua?

46.2 TIPOS DE SUPERFICIES RESPIRATORIAS

OBJETIVO DE APRENDIZAJE

2 Describir las siguientes adaptaciones para el intercambio de gases: superficie del cuerpo, tubos traqueales, branquias y pulmones.

Las estructuras respiratorias deben ser húmedas y también tener paredes delgadas a través de las cuales la difusión pueda ocurrir fácilmente. En los animales han evolucionado cuatro tipos principales de superficies respiratorias: la propia superficie corporal del animal, tubos traqueales, branquias y pulmones (**FIGURA 46-1**). Algunos animales usan una combinación de estas adaptaciones. Las branquias están adaptadas para el intercambio de gases en el agua, mientras los tubos traqueales de los insectos y los pulmones de los vertebrados son estructuras respiratorias adaptadas para el intercambio de gases en el aire. Con la excepción importante de los tubos traqueales de los insectos, las estructuras respiratorias están provistas con abundantes vasos sanguíneos que facilitan el intercambio y transporte de los gases respiratorios.

La mayoría de los animales llevan a cabo la **ventilación**; es decir, mueven activamente el aire o el agua sobre sus superficies respiratorias. Si el aire o el agua que abastece de oxígeno a las células puede renovarse continuamente, se dispone de más oxígeno. Las esponjas usan sus flagelos para establecer una corriente de agua a través de los canales de sus cuerpos. La mayoría de los peces tragan agua, que luego pasa por sus branquias. Los vertebrados terrestres tienen pulmones y respiran aire. Cuando los mamíferos respiran, el diafragma y otros músculos mueven aire hacia dentro y fuera de los pulmones.

La superficie del cuerpo puede ser adaptada para el intercambio de gases

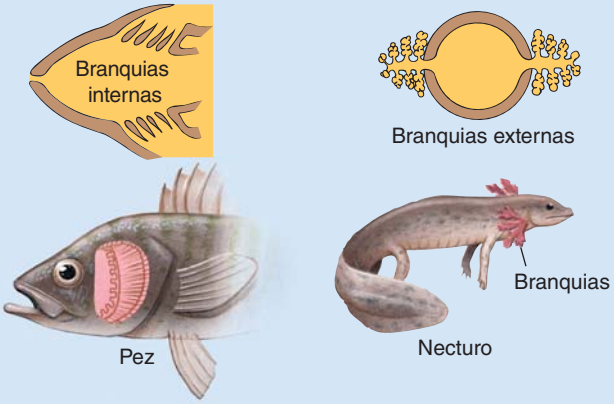
El intercambio de gases ocurre a lo largo de toda la superficie del cuerpo en muchos animales, incluidos los moluscos nudibranquios, la mayoría de los anélidos y algunos anfibios. Estos animales son pequeños, con una gran relación de área superficial a volumen. También tienen una tasa metabólica baja que requiere menores cantidades de oxígeno por célula. En los animales acuáticos, la superficie del cuerpo se mantiene húmeda por el agua circundante. En los animales terrestres, el cuerpo secreta fluidos que mantienen húmeda su superficie. Muchos animales que intercambian gases a través de la superficie del cuerpo también tienen branquias o pulmones.

Los sistemas de tubos traqueales suministran aire directamente a las células

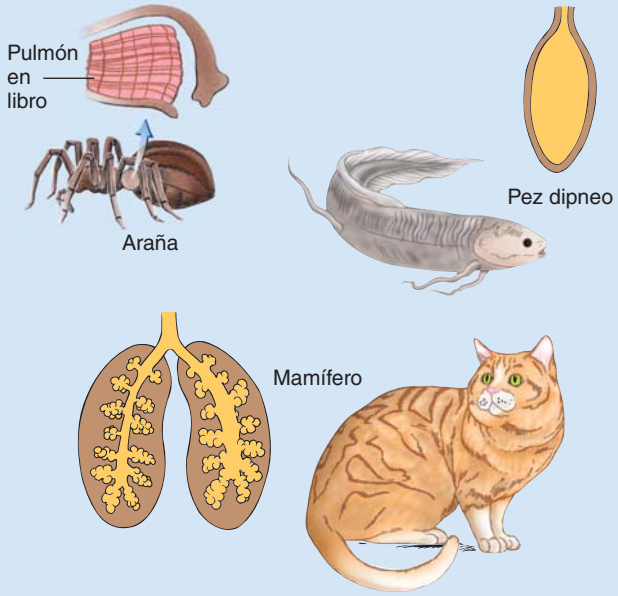
En insectos y algunos otros artrópodos (como quilópodos, diplópodos, algunos ácaros y algunas arañas), el sistema respiratorio es una red de **tubos traqueales**, también denominadas **tráqueas** (**FIGURA 46-2**). Este sistema respiratorio muy eficaz suministra aire directamente a las células.

(a) Superficie del cuerpo. Algunos animales pequeños multicelulares intercambian gases a través de la superficie del cuerpo.

(b) Tubos traqueales. Los insectos y algunos otros artrópodos intercambian gases a través de un sistema de tubos traqueales o tráqueas.



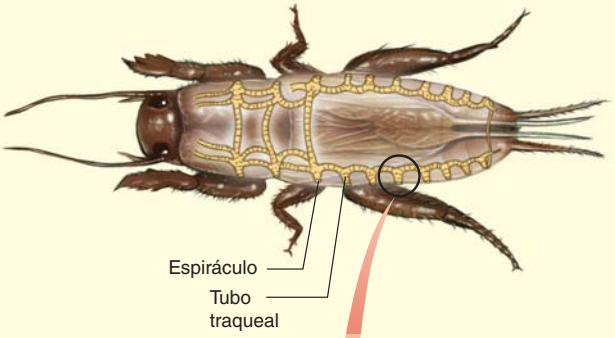
(c) Branquias. La mayoría de los animales acuáticos intercambian gases a través de las branquias, estructuras delgadas que se extienden desde la superficie del cuerpo. Pueden ser internas o externas.



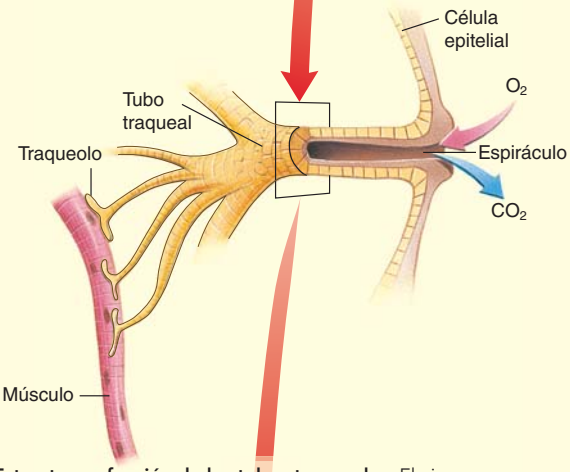
(d) Pulmones. Los pulmones son adaptaciones para el intercambio de gases terrestre.

FIGURA 46-1 Adaptaciones para el intercambio de gases

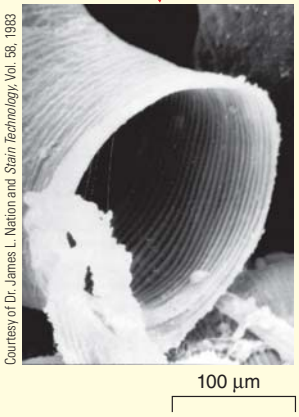
PUNTO CLAVE **El eficiente sistema de tubos traqueales de los insectos suministra aire directamente a las células.**



(a) Ubicación de los espiráculos y tubos traqueales. El aire entra al sistema de tubos traqueales a través de aberturas denominadas espiráculos.



(b) Estructura y función de los tubos traqueales. El aire pasa a través de un sistema de tubos traqueales ramificados que conducen el oxígeno a todas las células del insecto.



Courtesy of Dr. James L. Nation and *Stain Technology*, Vol. 58, 1983

(c) Micrografía de la tráquea de un grillo real. Las arrugas forman parte de una larga espiral que envuelve el tubo, reforzando la pared traqueal de manera semejante a como un resorte refuerza las mangueras de plástico de muchas aspiradoras. La pared traqueal está compuesta de quitina.

FIGURA 46-2 Intercambio de gases en insectos: tubos traqueales

El aire entra en los tubos traqueales a través de una serie de hasta 20 aberturas diminutas denominadas **espiráculos** a lo largo de la superficie del cuerpo. En algunos insectos, especialmente grandes y activos, los músculos ayudan a ventilar las tráqueas al bombear aire hacia dentro y hacia fuera de los espiráculos. Por ejemplo, el saltamontes aspira aire a través del primer par de espiráculos cuando el abdomen se expande. Luego, el abdomen se contrae, obligando al aire a salir a través de los últimos seis pares de espiráculos.

Una vez dentro del cuerpo, el aire pasa a través de un sistema de tubos traqueales ramificados que se extienden a todas las partes del animal. Los tubos traqueales terminan en microscópicos traqueolos llenos de fluido. Entre este fluido y las células del cuerpo se lleva a cabo un intercambio de gases. El sistema traqueal proporciona suficiente oxígeno para resistir las altas tasas metabólicas requeridas por muchos insectos.

Las branquias son las superficies respiratorias en muchos animales acuáticos

Las **branquias**, que se encuentran principalmente en animales acuáticos, son estructuras delgadas que se extienden desde la superficie del cuerpo. Están sostenidas por la fuerza boyante del agua, pero tienden a colapsarse en el aire. En muchos animales, la superficie exterior de las branquias está expuesta al agua, mientras el lado interior está en contacto estrecho con redes de vasos sanguíneos.

Las estrellas de mar y los erizos marinos tienen **branquias dérmicas** que se proyectan desde la pared del cuerpo. Sus células epidérmicas ciliadas ventilan las branquias al agitar una corriente de agua sobre ellas. Entre el agua y el fluido celómico dentro del cuerpo se lleva a cabo el intercambio de gases por difusión a través de las branquias.

En algunos anélidos, moluscos acuáticos, crustáceos, peces y anfibios se encuentran varios tipos de branquias, las de los moluscos están plegadas, ofreciendo una gran superficie para la respiración. En almejas, otros moluscos bivalvos y en cordados simples, las branquias también pueden estar adaptadas para atrapar y clasificar alimentos. El latido rítmico de los cilios agita el agua sobre el área de las branquias y del agua se filtra la comida mientras ocurre el intercambio de gases. En los moluscos, el intercambio de gases también se lleva a cabo a través del manto.

En los cordados, las branquias suelen ser internas. Una serie de hendiduras perfora la faringe y las branquias se encuentran a lo largo de los bordes de estas hendiduras (vea la figura 32-4). En los peces óseos, las frágiles branquias están protegidas por una placa ósea externa, el **opérculo**. En algunos peces, los movimientos de la mandíbula y el opérculo ayudan a bombear agua rica en oxígeno por la boca y a través de las branquias. El agua sale por las hendiduras branquiales.

Cada branquia en el pez óseo consta de muchos **filamentos branquiales**, que constituyen una amplia superficie para el intercambio de gases (**FIGURAS 46-3a** y **b**). Los filamentos se extienden hacia el agua, que fluye continuamente sobre ellos. Una red de capilares suministra sangre a los filamentos branquiales, facilitando la difusión de oxígeno y bióxido de carbono entre la sangre y el aire. Este sistema es en extremo eficaz porque la sangre fluye en dirección opuesta al movimiento del agua. Esta disposición, denominada **sistema de intercambio a contracorriente**, maximiza la diferencia en concentración de oxígeno entre la sangre y el agua en toda el área en que ambas permanecen en contacto (**FIGURA 46-3c**).

Si la sangre y el agua fluyeran en la *misma* dirección; es decir, en *intercambio concurrente*, la diferencia entre las concentraciones de oxígeno en la sangre (baja) y agua (alta) al principio sería muy grande y muy pequeña al final (**FIGURA 46-3d**). La concentración de oxígeno en el agua disminuiría a medida que aumentara la concentración en la sangre. Cuando las concentraciones en ambos líquidos fueran iguales, se alcanzaría el equilibrio y la difusión neta del oxígeno se detendría. Sólo alrededor de 50% del oxígeno disuelto en el agua podría difundirse en la sangre.

Sin embargo, en el sistema de intercambio a contracorriente, la sangre baja en oxígeno entra en contacto con agua que está parcialmente carente de oxígeno. Luego, conforme la sangre circula por los capilares, se vuelve progresivamente más rica en oxígeno, pues entra en contacto con agua con una concentración cada vez más alta de dicho gas. Así, a todo lo largo de los capilares, el gradiente de difusión favorece el paso de oxígeno desde el agua hacia la branquia. Se mantiene una alta tasa de difusión, asegurando que un porcentaje muy alto (más de 80%) del oxígeno disponible en el agua se difunda hacia la sangre.

El oxígeno y el bióxido de carbono no interfieren entre sí en la difusión, y se difunden simultáneamente en direcciones opuestas. La razón es que el oxígeno está más concentrado fuera de las branquias que adentro, pero el bióxido de carbono está más concentrado dentro de las branquias que afuera. Así, el mismo mecanismo de intercambio a contracorriente que asegura la afluencia eficaz de oxígeno también resulta en una contracorriente igualmente eficaz de bióxido de carbono.

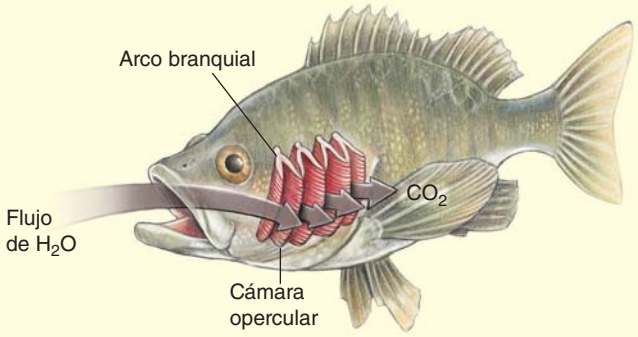
Los vertebrados terrestres intercambian gases a través de los pulmones

Los **pulmones** son estructuras respiratorias que se desarrollan como crecimientos internos de la superficie corporal o desde la pared de una cavidad del cuerpo como la faringe (región de la garganta). Por ejemplo, los **pulmones en libro** de las arañas están rodeados por una bolsa de la pared abdominal. Estos pulmones constan de una serie de delgadas placas paralelas de tejido (como las páginas de un libro) llenas de hemolinfa (vea la figura 46-1d). Las placas de tejido están separadas por espacios de aire que reciben oxígeno desde el ambiente externo a través de un espiráculo. Un tipo de pulmones diferentes evolucionó en los caracoles de tierra y las babosas. (Estos moluscos terrestres carecen de branquias). El intercambio de gases se lleva a cabo a través de un pulmón, que es una región vascular del manto.

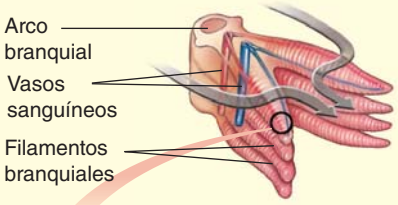
La evidencia fósil sugiere que los primeros peces de aletas lobuladas tenían pulmones semejantes a los de los modernos peces dipnoos (con pulmones). El pez dipneo australiano puede usar sus branquias o sus pulmones, dependiendo de las condiciones en su entorno. Las branquias de los peces dipnoos o pulmonados africanos y sudamericanos se degeneran con la edad, por lo que los adultos deben subir a la superficie e intercambiar gases totalmente a través de sus pulmones. Algunos paleontólogos suponen que todos los primeros peces óseos tenían pulmones o estructuras semejantes a éstos. La mayoría de los modernos peces óseos no tienen pulmones, pero casi todos cuentan con **vejigas natatorias** (vea el capítulo 32). Al ajustar la cantidad de gas en su vejiga natatoria, el pez puede controlar su flotabilidad.

La mayoría de los anfibios tienen pulmones (**FIGURA 46-4**). No obstante, casi todo su intercambio de gases se lleva a cabo a través de la superficie del cuerpo. Los pulmones de las salamandras son dos largos sacos simples provistas de abundantes capilares. Las ranas y los sapos tienen crestas que contienen tejido conectivo en el interior de los pulmones, lo que incrementa la superficie respiratoria. Algunos anfibios no tienen pulmones. Por ejemplo, entre las salamandras apulmonadas (sin pulmones) el intercambio de gases se realiza a través de la delgada piel húmeda y de las húmedas paredes vasculares de la boca y la faringe.

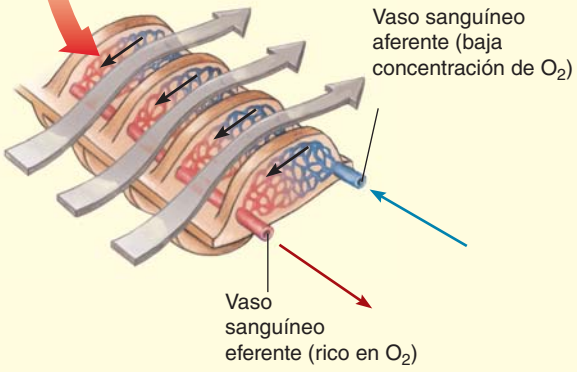
PUNTO CLAVE **El flujo a contracorriente oxigena eficazmente la sangre oxigenada que circula por los filamentos branquiales.**



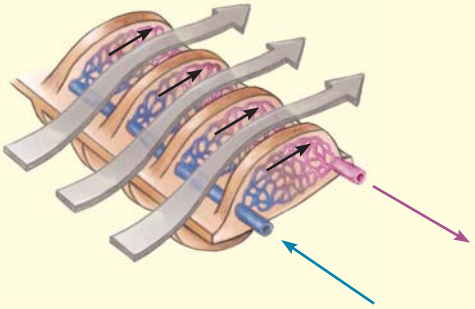
(a) Ubicación de las branquias. Las branquias forman la pared lateral de la cavidad faríngea. Están bajo una placa ósea, el opérculo que no aparece en esta vista lateral.



(b) Estructura de una branquia. Cada branquia consta de un arco branquial cartilaginoso al que se unen dos filas de filamentos branquiales semejantes a hojas. Cada filamento branquial tiene muchas extensiones más pequeñas ricas en capilares. A medida que el agua fluye por el filamento branquial, el oxígeno pasa del agua a la sangre que circula por los capilares.



(c) Flujo a contracorriente. La sangre que entra en los capilares del filamento branquial es deficiente en oxígeno. La sangre fluye a través de los capilares en dirección opuesta a la que sigue el agua. Este sistema de intercambio a contracorriente carga eficazmente la sangre con oxígeno.



(d) Flujo concurrente (hipotético). Si el sistema fuese concurrente; es decir, si la sangre fluyera a través de los capilares en la misma dirección que el flujo de agua, mucho menos del oxígeno disuelto en el agua podría difundirse hacia la sangre.

Bernard Photo Production / Animals Animals

(e) Branquias del salmón.

FIGURA 46-3 ***Animada*** **Intercambio de gases en peces óseos: branquias**

En los reptiles se han desarrollado mejor los pulmones que en los anfibios. La superficie respiratoria de cada pulmón está dividida en grandes sacos que aumentan la superficie para el intercambio de gases. En algunas tortugas, lagartos y cocodrilos, los pulmones tienen muchas subdivisiones que les otorgan una textura esponjosa. Los reptiles ventilan sus pulmones al introducir aire a los pulmones, pero los músculos implicados difieren en los varios grupos de reptiles. El intercambio de gases no es muy eficaz y no suministra suficiente oxígeno para sustentar largos períodos de actividad.

Las aves tienen el sistema respiratorio más eficiente de cualquier vertebrado viviente. Al ser animales endotérmicos muy activos con altas tasas metabólicas, las aves requieren grandes cantidades de oxígeno para

PUNTO CLAVE Durante la evolución de los vertebrados, el área superficial del pulmón creció.

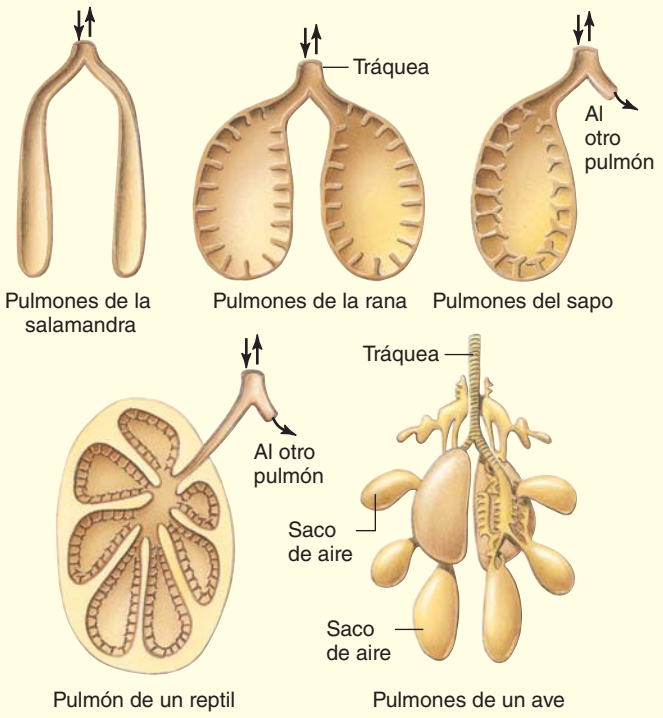


FIGURA 46-4 ***Animada*** **Evolución de los pulmones de los vertebrados**

Los pulmones de la salamandra son simples sacos. Otros anfibios y reptiles tienen pulmones con pequeñas crestas o pliegues que aumentan el área superficial. Las aves tienen un elaborado sistema de pulmones y sacos de aire. Los pulmones de los mamíferos tienen millones de sacos de aire (alveolos) que incrementan la superficie disponible para el intercambio de gases (vea la figura 46-7).

mantener el vuelo y realizar otras actividades. Sus pequeños pulmones brillantes y rojos tienen extensiones (normalmente nueve) denominadas **sacos de aire**, que llegan a todas las partes del cuerpo e incluso se conectan con espacios de aire en algunos de los huesos. Los sacos de aire funcionan como fuelles, introduciendo aire al sistema. El colapso de los sacos de aire durante la exhalación obliga al aire a salir. El intercambio de gases no se lleva a cabo a través de las paredes de los sacos de aire.

El sistema respiratorio de alto rendimiento de las aves está dispuesto de modo que el aire fluye en una dirección a través de los pulmones y es renovado durante un proceso de dos ciclos (**FIGURA 46-5**). El aire que entra al cuerpo pasa a los sacos de aire posteriores y a la parte de los pulmones más próxima a ellas. Los sacos de aire posteriores son depósitos para aire fresco. Cuando el ave exhala, el aire circula hacia los pulmones. En la segunda respiración, el aire fluye de los pulmones hacia los sacos de aire anteriores. Por último, en la segunda exhalación, el aire sale del cuerpo a medida que otra bocanada de aire entra a los pulmones. Así, un ave obtiene aire fresco a través de sus pulmones por medio tanto de la inhalación como de la exhalación.

En las aves, las ramas más estrechas de las vías respiratorias terminan en minúsculos tubos de pared delgada denominados **parabronquios**. En contraste con los alveolos pulmonares semejantes a sacos de los mamíferos, los parabronquios están abiertos por ambos extremos y por ellos circula aire continuamente. El intercambio de gases se lleva a cabo a través de las paredes, que son abundantes en capilares. Los pollos y otras aves de vuelo débil tienen alrededor de 400 parabronquios por pulmón; las palomas y otras aves de vuelo fuerte tienen alrededor de 1800 parabronquios por pulmón.

La dirección del flujo sanguíneo en los pulmones es diferente de la que sigue la circulación de aire por los parabronquios. Esta disposición, semejante en principio al intercambio a contracorriente en las branquias de los peces, aumenta la cantidad de oxígeno que entra en la sangre. Sin embargo, en las aves los capilares están orientados en ángulos rectos con respecto a los parabronquios en lugar de a lo largo de su longitud. Es por esto que esta disposición se denomina *corriente cruzada* y no contracorriente.

Repaso

- ¿Por qué son necesarias estructuras respiratorias especializadas en un renacuajo pero no en un platelminto?
- ¿Cuál es la diferencia del intercambio de gases en los siguientes animales: (1) lombriz, (2) saltamontes, (3) pez, (4) ave?
- ¿Cómo aumenta el sistema de intercambio a contracorriente la eficiencia del intercambio de gases entre las branquias y la sangre de un pez?

46.3 EL SISTEMA RESPIRATORIO DE LOS MAMÍFEROS

OBJETIVOS DE APRENDIZAJE

3 Seguir el paso del oxígeno a través del sistema respiratorio humano desde las fosas nasales hasta los alveolos.

4 Resumir los mecanismos de la respiración en humanos, y describir el intercambio de gases en los pulmones y tejidos.

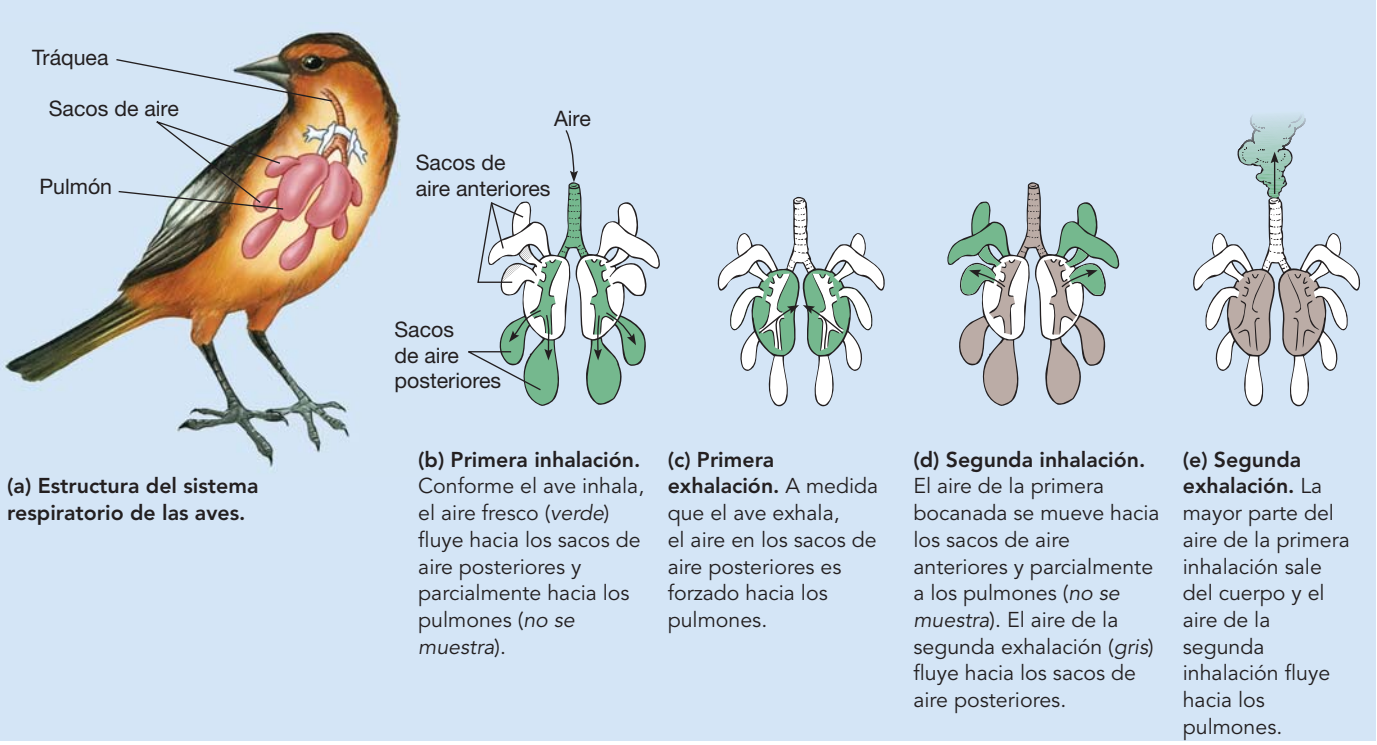
5 Resumir los mecanismos por los cuales el oxígeno y el bióxido de carbono son transportados en la sangre e identificar los factores que determinan la curva de disociación de oxígeno-hemoglobina.

6 Describir la regulación de la respiración en humanos y resumir los efectos fisiológicos de la hiperventilación y la descompresión repentina cuando un buzo asciende a la superficie demasiado rápido desde aguas profundas.

El sistema respiratorio de los mamíferos consta de los pulmones y una serie de tubos por los cuales pasa el aire en su trayecto desde las fosas nasales hasta los pulmones y viceversa (**FIGURA 46-6**). Los complicados pulmones tienen un área superficial enorme. Así como en todos los vertebrados, los sistemas respiratorio y circulatorio están conectados funcionalmente. El sistema circulatorio suministra sangre rica en oxígeno a todas las células del cuerpo. En las siguientes secciones, el enfoque se centra principalmente en el sistema respiratorio de los humanos.

Las vías respiratorias conducen aire hacia los pulmones

Una bocanada de aire entra al cuerpo por las narinas o **fosas nasales** y fluye a través de las **cavidades nasales**. El aire que pasa por la nariz es filtrado, humedecido y llevado a la temperatura del cuerpo. Las cavidades nasales están revestidas por un epitelio húmedo y ciliado rico en vasos sanguíneos. Impurezas, bacterias y otras partículas extrañas inhaladas son atrapadas en la corriente de moco producida por las células dentro del epitelio y empujadas hacia la garganta por los cilios. De esta



(a) Estructura del sistema respiratorio de las aves.

(b) Primera inhalación. Conforme el ave inhala, el aire fresco (*verde*) fluye hacia los sacos de aire posteriores y parcialmente hacia los pulmones (*no se muestra*).

(c) Primera exhalación. A medida que el ave exhala, el aire en los sacos de aire posteriores es forzado hacia los pulmones.

(d) Segunda inhalación. El aire de la primera bocanada se mueve hacia los sacos de aire anteriores y parcialmente a los pulmones (*no se muestra*). El aire de la segunda exhalación (*gris*) fluye hacia los sacos de aire posteriores.

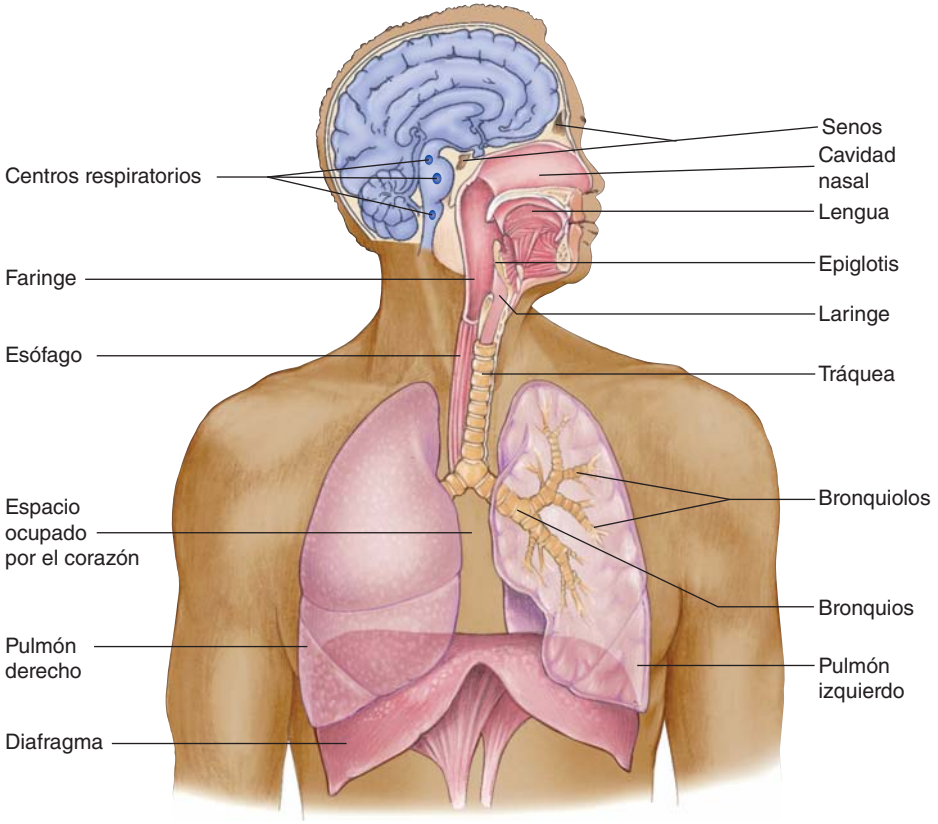
(e) Segunda exhalación. La mayor parte del aire de la primera inhalación sale del cuerpo y el aire de la segunda inhalación fluye hacia los pulmones.

FIGURA 46-5 ***Animada*** **Intercambio de gases en las aves**

El sistema respiratorio de las aves incluye pulmones y sacos de aire. El proceso de respiración de las aves requiere dos ciclos de inhalación y exhalación para mantener un flujo de aire unidireccional a través de los pulmones.

manera, las partículas extrañas llegan al sistema digestivo, que puede disponer de esta materia de manera más eficaz que los delicados pulmones. Una persona normalmente traga más de medio litro de moco nasal cada día, e inclusive más durante una infección o una reacción alérgica.

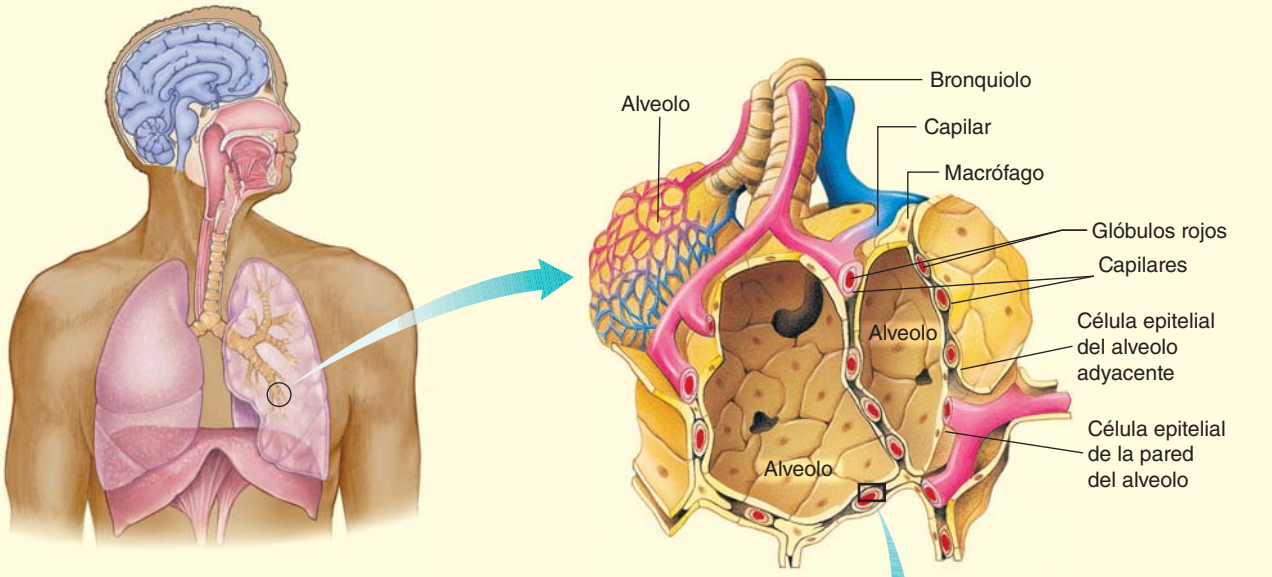
La parte posterior de las cavidades nasales es continua con la región de la garganta o **faringe**. El aire encuentra su camino hacia la faringe sin importar que la respiración sea por la nariz o por la boca. Una abertura en el lecho de la faringe conduce a la **laringe**. Debido a que la laringe contiene las cuerdas vocales, también se denomina "caja de la voz". Cartílago incrustado en su pared impide que la laringe se colapse y la endurece al tacto cuando se le toca a través del cuello.



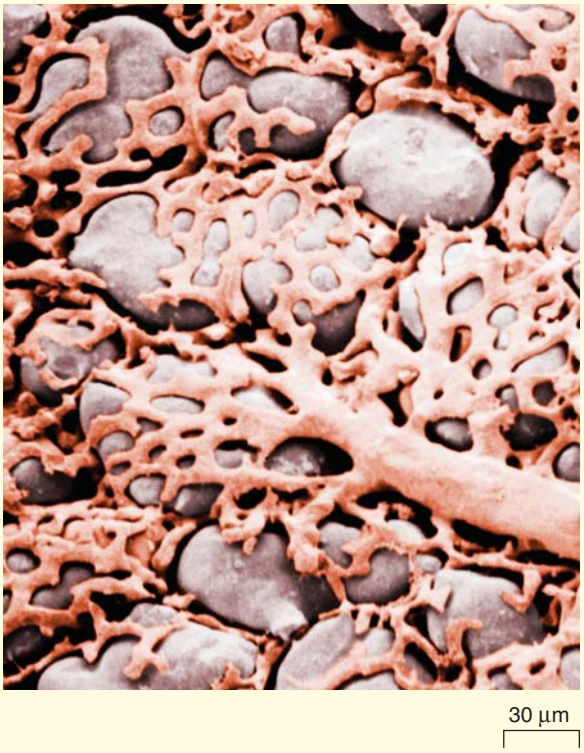
◀ **FIGURA 46-6** ***Animada*** **El sistema respiratorio de los humanos**

La vista interior de un pulmón ilustra una porción de su extenso sistema de conductos de aire. El diafragma muscular constituye el piso de la cavidad torácica. Los centros respiratorios en el cerebro regulan el ritmo de la respiración.

PUNTO CLAVE El oxígeno se difunde a través de la delgada pared del alveolo y luego a través de las delgadas paredes de los capilares circundantes para llegar a la sangre.

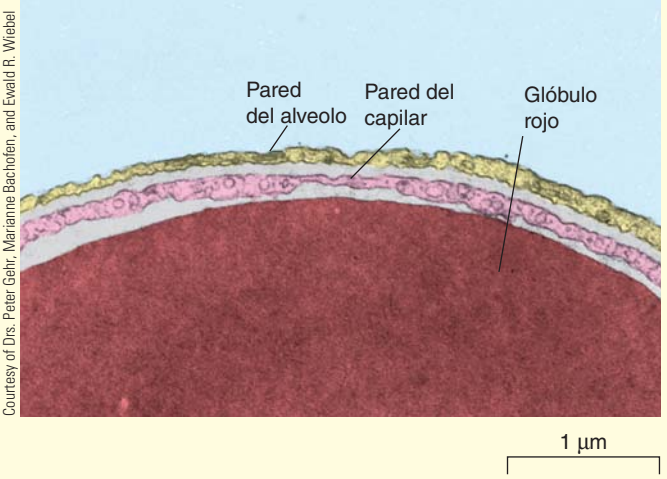


(a) Un grupo de alveolos. El intercambio de gases se lleva a cabo a través de la delgada pared del alveolo. Redes capilares extensas se hallan entre las paredes de los alveolos adyacentes.



Dr. Richard Kessel & Dr. Randy K/Visuals Unlimited/Corbis

(b) Capilares en el pulmón. Los capilares rodean a los alveolos individuales (sacos de aire), permitiendo el intercambio de oxígeno y bióxido de carbono entre la sangre y los alveolos.



Courtesy of Drs. Peter Gehr, Marianne Bachofen, and Ewald R. Wiebel

(c) Micrografía mejorada con color de una porción de un capilar y la pared de un alveolo. La estructura oscura que se extiende a través del capilar forma parte de un glóbulo rojo. Observe la muy corta distancia que el oxígeno debe difundirse para llegar desde el aire dentro de los alveolos hasta los glóbulos rojos que lo transportan a los tejidos del cuerpo.

FIGURA 46-7 ***Animada*** **Estructura y función de los alveolos**

Los alveolos son los sacos de aire a través de las cuales se intercambian los gases entre el aire en el pulmón y la sangre en los capilares.

Al tragar, un apéndice de tejido denominado **epiglotis** cierra automáticamente la laringe de modo que los alimentos y líquidos entren al esófago en vez de a la vía respiratoria inferior. Si este mecanismo falla y entra materia a la sensible laringe, un reflejo de tos expulsa el material. A pesar de estos mecanismos, algunas veces ocurre asfixia.

De la laringe, el aire pasa hacia la **tráquea** cuyo colapso es evitado por anillos de cartílago en su pared. La tráquea se divide en dos ramas, los **bronquios**; cada uno conectado a un pulmón. Tanto la tráquea como los bronquios están revestidos por una membrana mucosa que contiene células ciliadas, las cuales atrapan partículas de tamaño mediano que escapan de los mecanismos de limpieza de la nariz y la laringe. El moco que contienen estas partículas es agitado constantemente hacia arriba por los cilios hacia la faringe, donde periódicamente es tragado. Este mecanismo, que funciona como un elevador de moco propulsado por cilios, ayuda a mantener la materia extraña fuera de los pulmones.

El intercambio de gases ocurre en los alveolos de los pulmones

Los pulmones son dos grandes órganos esponjosos que ocupan la *cavidad torácica* (el pecho). El pulmón derecho está dividido en tres lóbulos; el izquierdo, en dos. Cada pulmón está cubierto por una **membrana pleural**, que forma un saco continuo que envuelve al pulmón y se extiende hacia afuera para convertirse en el revestimiento de la cavidad torácica. La *cavidad pleural* es el espacio entre las membranas pleurales. Una película de fluido en la cavidad pleural proporciona lubricación entre los pulmones y la pared del pecho.

Debido a que el pulmón consta en gran parte de tubos de aire y tejido conectivo elástico, es un órgano esponjoso y flexible con un área superficial interna muy grande para el intercambio de gases. Dentro de cada pulmón los bronquios se bifurcan, volviéndose progresivamente más cortos, estrechos y numerosos, en forma semejante a las ramas de un árbol. Las pequeñas ramas dan origen a los todavía más pequeños **bronquiolos** en cada pulmón que terminan en un grupo de minúsculos sacos de aire, los **alveolos** (**FIGURA 46-7**). Cada pulmón humano contiene más de 200 millones de alveolos, ¡lo que representa un área superficial de aproximadamente el tamaño de una cancha de tenis!

Cada alveolo está revestido por una sola capa delgada en extremo de células epiteliales. Los gases se difunden libremente a través de la pared del alveolo y hacia los capilares que lo rodean. Sólo dos capas celulares delgadas, el epitelio de la pared alveolar y el epitelio de la pared capilar, separan el aire contenido en el alveolo de la sangre.

En resumen, el aire pasa por la siguiente secuencia de estructuras después de entrar al cuerpo:

fosas nasales ⟶ cavidades nasales ⟶ faringe ⟶ laringe ⟶ tráquea ⟶ bronquios ⟶ bronquiolos ⟶ alveolos

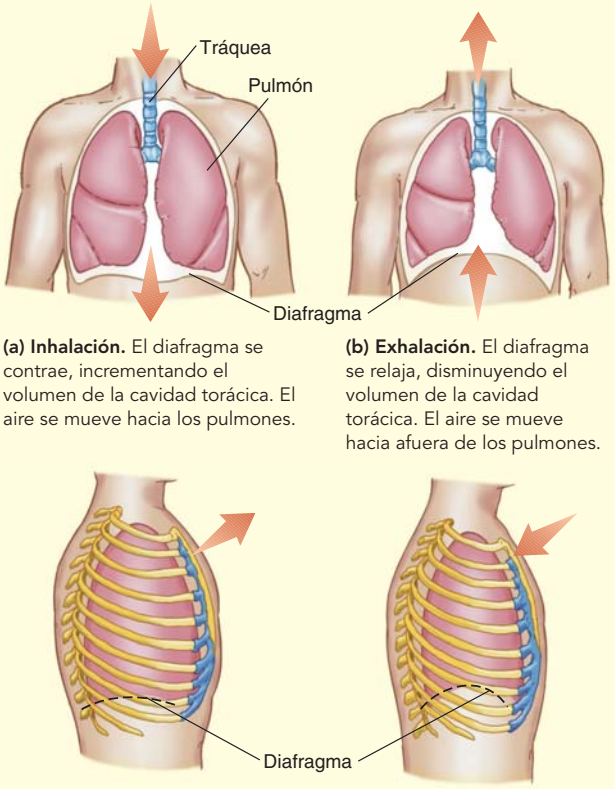
La ventilación es llevada a cabo por la respiración

La **ventilación** es el proceso mecánico de mover aire del entorno hacia los pulmones y expulsarlo de éstos. Inhalar aire se denomina **inhalación** o *inspiración*; expulsar aire es la **exhalación** o *expiración*. La cavidad torácica está cerrada, de modo que el único aire que puede entrar lo hace a través de la tráquea. (Cuando el pecho es perforado; por ejemplo, por una costilla fracturada o una herida de bala, el aire entra al espacio pleural y el pulmón se colapsa).

Durante la inhalación, el volumen de la cavidad torácica aumenta por la contracción del **diafragma**, el músculo en forma de cúpula que constituye su piso. Cuando el diafragma se contrae, se mueve hacia abajo, aumentando el volumen de la cavidad torácica (**FIGURA 46-8**). Durante la inhalación forzada, cuando un gran volumen de aire es inhalado, los *músculos intercostales externos* también se contraen. Esta acción mueve las costillas hacia arriba, lo que también incrementa el volumen de la cavidad torácica.

Puesto que los pulmones se adhieren a las paredes de la cavidad torácica, cuando el volumen de ésta aumenta, el espacio dentro de cada pulmón también aumenta. Así, el aire en los pulmones tiene más espacio donde moverse. Como resultado, la presión del aire en los pulmones cae 2 o 3 milímetros de mercurio (mm Hg) por debajo de la presión del aire fuera del cuerpo. Debido a esta diferencia de presión, el aire del exterior se desplaza hacia las vías respiratorias y llena los pulmones hasta que las dos presiones vuelven a ser iguales.

PUNTO CLAVE **Las variaciones en la posición del diafragma y de los músculos intercostales externos e internos en la inhalación y exhalación cambian el volumen de la cavidad torácica.**



(a) Inhalación. El diafragma se contrae, incrementando el volumen de la cavidad torácica. El aire se mueve hacia los pulmones.

(b) Exhalación. El diafragma se relaja, disminuyendo el volumen de la cavidad torácica. El aire se mueve hacia afuera de los pulmones.

(c) Inhalación forzada. Los músculos intercostales externos se contraen, empujando la cavidad torácica hacia arriba y hacia fuera. Esto incrementa la dimensión del pecho de adelante hacia atrás y en consecuencia aumenta el volumen de la cavidad torácica.

(d) Exhalación forzada. Los músculos intercostales internos se contraen, empujando la cavidad torácica hacia abajo y hacia dentro. El volumen de la cavidad torácica disminuye.

FIGURA 46-8 ***Animada*** **Mecanismos de la respiración**

La exhalación ocurre cuando el diafragma se relaja. El volumen de la cavidad torácica disminuye, aumentando la presión en los pulmones hasta 2 o 3 mm Hg por arriba de la presión atmosférica. Los millones de sacos de aire distendidos se desinflan parcialmente y expulsan el aire inhalado. Luego, la presión vuelve a su valor normal y el pulmón está listo para otra inhalación. En resumen: durante la inhalación los millones de alveolos se llenan de aire como si fuesen globos diminutos. Luego, durante la exhalación, el aire sale de los alveolos, desinflándolos parcialmente.

Durante la inhalación profunda o forzada, los *músculos intercostales externos* también se contraen, empujando la caja torácica hacia arriba y hacia fuera. Esto incrementa aún más el volumen de la cavidad torácica y más aire se mueve hacia los pulmones. Durante la exhalación forzada, los músculos de la pared abdominal y los *músculos intercostales internos* se contraen, empujando el diafragma hacia arriba y las costillas hacia abajo. Esto disminuye el volumen de la cavidad torácica y expulsa el aire de los pulmones.

Algo del trabajo para estirar el tórax y los pulmones se emplea para expandir tejido conectivo elástico. También se requiere trabajo para superar la fuerza de cohesión de las moléculas de agua asociadas con las membranas pleurales. Las fuerzas entre las moléculas de agua producen una tensión superficial que resiste el estiramiento.

El trabajo de respirar es reducido por **surfactantes pulmonares**, una mezcla de fosfolípidos semejante a un detergente secretada por células epiteliales especializadas en el revestimiento de los alveolos. Los surfactantes pulmonares se dispersan entre las moléculas de agua, reduciendo su fuerza de cohesión. Esta acción reduce notablemente la tensión superficial del agua, impide que los alveolos se colapsen y reduce la energía requerida para estirar los pulmones. Los bebés prematuros a menudo son incapaces de producir surfactantes, lo que ocasiona síndrome de dificultad respiratoria. En estos bebés, la alta tensión superficial dificulta inflar los pulmones y los alveolos se colapsan durante la expiración. Respirar es dificultoso. La falla respiratoria como resultado de deficiencia de surfactantes es una causa primordial de morbilidad y mortalidad en bebés prematuros. Esta deficiencia puede tratarse con terapia de reemplazo, en la que un surfactante artificial es administrado a través de la tráquea.

La cantidad de aire respirado es mensurable

La cantidad de aire movido hacia dentro y fuera de los pulmones con cada respiración en reposo se denomina **volumen corriente**. Su valor normal es de alrededor de 500 mL. Una gran cantidad de aire viciado queda en los pulmones durante la respiración normal en reposo. El volumen de aire que queda en los pulmones al final de una expiración máxima es el **volumen residual** (de alrededor de 1200 mL).

La **capacidad vital** es la cantidad máxima de aire que una persona puede exhalar después de llenar los pulmones a su máxima extensión (alrededor de 4500 mL). La capacidad vital es una medida útil de la capacidad funcional de los pulmones.

El intercambio de gases se lleva a cabo en los alveolos

El sistema respiratorio suministra oxígeno a los alveolos, pero si el oxígeno se quedara en los pulmones, todas las demás células del cuerpo morirían pronto. El vínculo vital entre los alveolos y las células del cuerpo es el sistema circulatorio. Los capilares pulmonares llevan a la sangre muy cerca del aire alveolar. Cada alveolo sirve como un minúsculo depósito a partir del cual el oxígeno se difunde en la sangre (**FIGURA 46-9**).

Las moléculas de oxígeno pasan de manera eficiente por simple difusión desde los alveolos, donde están más concentradas, hacia la sangre en los capilares pulmonares, donde están menos concentradas. Al mismo tiempo, el bióxido de carbono se mueve de la sangre, donde está más concentrado, hacia los alveolos, donde está menos concentrado. Cada gas se difunde a través de la única capa de células que reviste a los alveolos y la única capa de células que reviste a los capilares.

Recuerde que en la respiración aeróbica el oxígeno es el aceptor final de electrones; acepta dos electrones que se suman a los dos protones para producir agua (vea el capítulo 8). El aire inhalado (atmosférico) contiene alrededor de 20.9% de oxígeno, pero a causa de que el oxígeno se usa durante la respiración celular, el aire exhalado (alveolar) contiene sólo 14% de oxígeno. El bióxido de carbono se produce durante la respiración aeróbica. Es por esto que el aire exhalado contiene 100 veces más (5.6%) bióxido de carbono que el aire inhalado (casi 0.04% de bióxido de carbono).

La concentración de oxígeno en las células es menor que en los capilares que entran a los tejidos y la concentración de bióxido de carbono es más alta en las células que en los capilares. A medida que la sangre circula por los capilares de un tejido como el cerebro o músculo, el oxígeno se mueve por simple difusión de la sangre a las células y el bióxido de carbono se mueve de las células hacia la sangre.

El factor que determina la dirección y razón de difusión es la presión o tensión del gas particular. De acuerdo con la **ley de Dalton de las presiones parciales**, en una mezcla de gases la presión total es igual a la

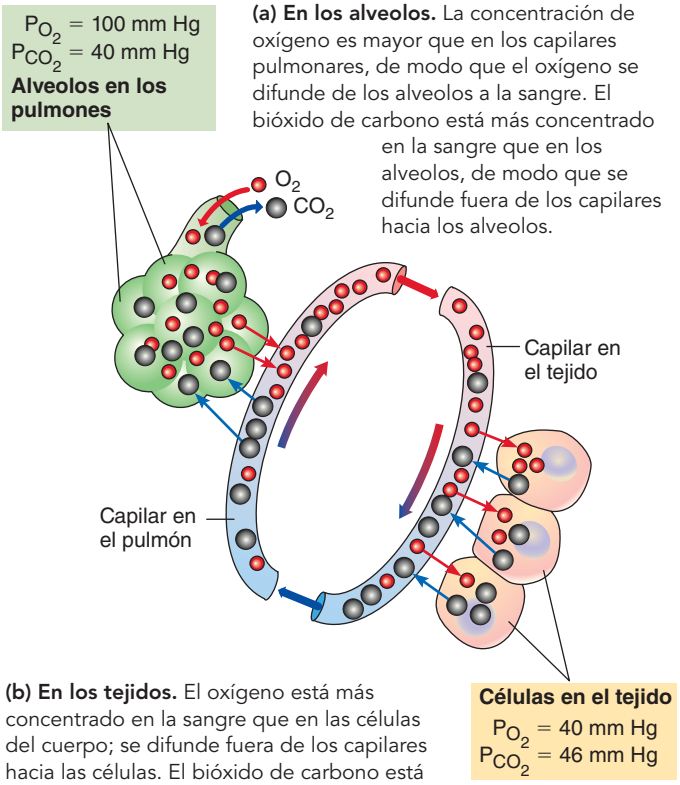


FIGURA 46-9 **Intercambio de gases en los pulmones y tejidos**
Observe las diferencias en las presiones parciales del oxígeno y del dióxido de carbono antes y después de que los gases son intercambiados en los tejidos.

suma de las presiones de los gases individuales. Cada gas ejerce, independientemente de los otros, una **presión parcial**; la misma que ejercería si estuviese solo. A nivel del mar, la presión barométrica (la presión de la atmósfera de la Tierra) normalmente hace subir una columna de mercurio a 760 mm de altura. Debido a que el oxígeno constituye alrededor de 21% de la atmósfera, la contribución del oxígeno a esa presión es $0.21 \times 760 = 160$ mm Hg. Así, 160 mm Hg es la presión parcial del O_2 atmosférico, la cual se abrevia como P_{O_2}. En contraste, la presión atmosférica del CO_2 es 0.3 mm Hg, la cual se abrevia como P_{CO_2}.

La **ley de difusión de Fick** explica que la cantidad de oxígeno o bióxido de carbono que se difunde a través de la membrana de un alveolo depende de la diferencia en la presión parcial en ambos lados de la membrana y del área superficial de esta última. El gas se difunde más rápido si la diferencia en presión o el área superficial aumentan.

El intercambio de gases se lleva a cabo en los tejidos

La presión parcial del oxígeno en la sangre arterial es de alrededor de 100 mm Hg. La P_{O_2} en los tejidos es todavía más baja, promediando alrededor de 40 mm Hg. En consecuencia, el oxígeno se difunde fuera de los capilares y hacia los tejidos. Sin embargo, no todo el oxígeno sale de la sangre. Ésta pasa a través de los capilares del tejido demasiado rápido para llegar al equilibrio. Como resultado, la presión parcial del oxígeno en la sangre venosa que regresa a los pulmones es de alrededor de 40 mm Hg. Así, el aire exhalado tiene sólo parte de su oxígeno eliminado, ¡lo cual es bueno para quienes requieren reanimación boca a boca!

Los pigmentos respiratorios incrementan la capacidad para transportar oxígeno

Los **pigmentos respiratorios** se combinan reversiblemente con el oxígeno y aumentan de manera sustancial la capacidad de la sangre para transportarlo. Las **hemocianinas** son proteínas que contienen cobre dispersas en la hemolinfa de muchas especies de moluscos y artrópodos. Sin oxígeno, estos pigmentos no tienen color. Cuando el oxígeno se combina con el cobre, las hemocianinas son azules.

La **hemoglobina** y la **mioglobina** son los pigmentos respiratorios más comunes en los animales. La hemoglobina es el pigmento que se encuentra en la sangre de los vertebrados. También está presente en muchas especies de invertebrados, incluyendo anélidos, nematodos, moluscos y artrópodos. En algunos de estos animales, la hemoglobina está dispersa en el plasma, en vez de estar confinada a los glóbulos rojos de la sangre. Recuerde que la mioglobina es una forma de hemoglobina encontrada en las fibras musculares (vea el capítulo 40).

En humanos y otros mamíferos, el oxígeno inhalado se difunde fuera de los alveolos y entra en los capilares pulmonares. El plasma en equilibrio con el aire alveolar puede tomar sólo 0.25 mL de oxígeno por cada 100 mL. Sin embargo, el oxígeno se difunde hacia los glóbulos rojos y se combina con la hemoglobina. Las propiedades de la hemoglobina permiten que toda la sangre transporte aproximadamente 20 mL de oxígeno por cada 100 mL. La hemoglobina transporta casi 99% del oxígeno. El resto se disuelve en el plasma.

El término *hemoglobina* es actualmente una denominación general para un grupo de compuestos relacionados, todos los cuales constan de un grupo de hierro-porfirina, o hemo, unido a una proteína conocida como *globina*. La porción de proteína de la molécula varía en tamaño, composición de aminoácidos y propiedades físicas entre varias especies.

La porción de proteína de la hemoglobina está compuesta por cuatro cadenas peptídicas, normalmente dos cadenas α y dos cadenas β, cada una unida a un anillo hemo (hierro-porfirina), vea la figura 3-22a. Un átomo de hierro está ligado en el centro de cada anillo hemo. La hemoglobina tiene la extraordinaria propiedad de formar un enlace químico débil con el oxígeno. Una molécula de oxígeno puede unirse al átomo de hierro en cada hemo. En el pulmón (o en la branquia), el oxígeno se difunde hacia los glóbulos rojos y se combina con la hemoglobina (Hb) para formar **oxihemoglobina (HbO_2)**. Cuando la hemoglobina se combina con el oxígeno, se vuelve roja brillante; sin oxígeno, se ve roja oscura, impartiendo un color morado a la sangre venosa.

Debido a que el enlace químico formado entre el oxígeno y la hemoglobina es débil, la reacción es fácilmente reversible. Conforme la sangre circula a través de los tejidos donde la concentración de oxígeno es baja, la reacción avanza hacia la izquierda. La hemoglobina libera oxígeno, que se difunde fuera de la sangre y hacia las células de los tejidos.

$$Hb + O_2 \rightleftharpoons HbO_2$$

La máxima cantidad de oxígeno que puede transportar la hemoglobina es su **capacidad de carga de oxígeno**. La cantidad *real* de oxígeno unido a la hemoglobina es el **contenido de oxígeno**. La razón de contenido de O_2 a capacidad de carga de oxígeno es el **porcentaje de saturación de O_2** de la hemoglobina. El porcentaje de saturación de O_2 es máximo en los capilares pulmonares, donde la concentración de oxígeno es mayor. En los capilares de los tejidos, donde hay menos oxígeno, la oxihemoglobina se disocia, liberando oxígeno. Ahí el porcentaje de saturación de la hemoglobina es menor.

La **curva de disociación de oxígeno-hemoglobina** mostrada en la **FIGURA 46-10a** ilustra la relación entre la presión parcial del oxígeno y el porcentaje de saturación de la hemoglobina. A medida que se incrementa la concentración de oxígeno, hay un aumento progresivo en el porcentaje de hemoglobina que se combina con el oxígeno. La habilidad del oxígeno para combinarse con la hemoglobina y ser liberado de la oxihemoglobina es influenciada por varios factores además del porcentaje de saturación de O_2. Estos factores incluyen el pH, la concentración de bióxido de carbono y la temperatura.

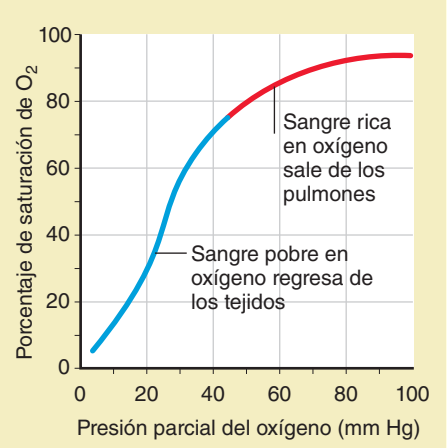
El bióxido de carbono producido en tejidos que respiran reacciona con agua en el plasma para formar ácido carbónico, H_2CO_3. Es por esto que cualquier incremento en la concentración de bióxido de carbono también aumenta la acidez (disminuye el pH) de la sangre. La oxihemoglobina descarga el oxígeno más rápido en un medio ácido que en uno con pH normal. El desplazamiento de la curva de disociación de oxígeno-hemoglobina debido a un cambio de pH se conoce como **efecto Bohr** (**FIGURA 46-10b**). El ácido láctico liberado de los músculos activos también disminuye el pH de la sangre y tiene un efecto semejante sobre la curva de disociación de oxígeno-hemoglobina: se descarga más oxígeno que está disponible para la contracción muscular.

Algo de bióxido de carbono es transportado por la molécula de hemoglobina. Aunque el bióxido de carbono se une a la molécula de hemoglobina de manera diferente y en un sitio distinto a como lo hace el oxígeno, la unión de una molécula de bióxido de carbono libera una molécula de oxígeno de la hemoglobina. Este efecto de la concentración de bióxido de carbono sobre la curva de disociación de oxígeno-hemoglobina es importante. En los capilares de los pulmones (o en las branquias en los peces), la concentración de bióxido de carbono es relativamente baja y la de oxígeno es alta, de modo que el oxígeno se combina con un porcentaje muy elevado de hemoglobina. En los capilares de los tejidos la concentración de bióxido de carbono es alta

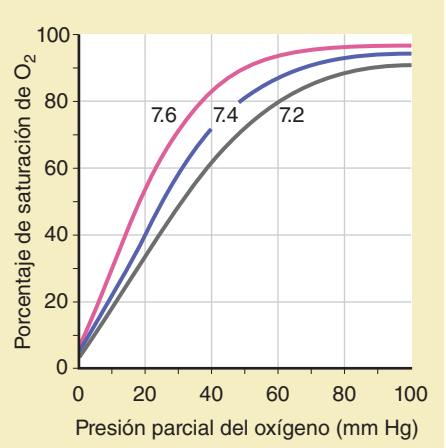
y la de oxígeno es baja, por lo que la hemoglobina descarga rápidamente el oxígeno.

El oxígeno y el bióxido de carbono unidos a la hemoglobina en los glóbulos rojos no contribuyen a las presiones parciales que rigen la difusión. La carga y descarga de gases en la hemoglobina dependen de las presiones parciales del plasma y el fluido intersticial (que son determinadas por los gases disueltos en estos fluidos).

PUNTO CLAVE A medida que la concentración de oxígeno crece, el porcentaje de hemoglobina que se combina con el oxígeno aumenta.



(a) Curva de disociación de oxígeno-hemoglobina normal. Observe la relación entre la presión parcial del oxígeno y el porcentaje de saturación de O_2 de la hemoglobina. El oxígeno se une a la hemoglobina en los pulmones y se desprende de la hemoglobina en los tejidos.



(b) Efecto del pH sobre la curva de oxígeno-hemoglobina (efecto Bohr). El pH normal de la sangre humana es 7.4. Encuentre la ubicación sobre el eje horizontal donde la presión parcial del oxígeno es 40 y siga la línea hacia arriba a través de las curvas. Observe que la saturación de la hemoglobina con oxígeno difiere entre las tres curvas, inclusive si la presión parcial del oxígeno es la misma. La carga de oxígeno aumenta a mayor pH (7.6). A menor pH (7.2) la hemoglobina descarga más oxígeno.

FIGURA 46-10 *Animada* Curvas de disociación de oxigeno-hemoglobina

El bióxido de carbono es transportado principalmente como iones de bicarbonato

La sangre transporta bióxido de carbono en tres formas. Alrededor de 10% del bióxido de carbono se disuelve en el plasma. Otro 30% entra en los glóbulos rojos y se combina con la hemoglobina. Debido a que el enlace entre la hemoglobina y el bióxido de carbono es muy débil, la reacción es fácilmente reversible. La mayoría del bióxido de carbono (alrededor de 60%) se mueve por el plasma como **iones de bicarbonato** (HCO_3^-).

En el plasma, el bióxido de carbono se combina lentamente con agua para formar ácido carbónico. Esta reacción se lleva a cabo mucho más rápido dentro de los glóbulos rojos como resultado de la acción de la enzima **anhidrasa carbónica** (**FIGURA 46-11**). El ácido carbónico se disocia, formando iones de hidrógeno y iones de bicarbonato.

$$\underset{\text{Bióxido de carbono}}{CO_2} + \underset{\text{Agua}}{H_2O} \xrightarrow{\text{Anhidrasa carbónica}} \underset{\text{Ácido carbónico}}{H_2CO_3} \longrightarrow \underset{\text{Ion de hidrógeno}}{H^+} + \underset{\text{Ion de bicarbonato}}{HCO_3^-}$$

La mayoría de los iones de hidrógeno liberados del ácido carbónico se combinan con la hemoglobina, que es un amortiguador muy eficaz. Muchos de los iones de bicarbonato se difunden hacia el plasma. La acción de la anhidrasa carbónica en los glóbulos rojos mantiene un gradiente de difusión para que el bióxido de carbono se mueva hacia dentro y luego hacia fuera de los glóbulos rojos. A medida que los iones de bicarbonato con carga negativa se mueven fuera de los glóbulos rojos, los iones de cloruro (Cl^-) en el plasma se difunden hacia los glóbulos rojos para remplazarlos, un proceso conocido como **cambio** o **desplazamiento de cloruro**. En los capilares alveolares, el CO_2 se difunde fuera del plasma y hacia los alveolos. Conforme decrece la concentración de CO_2, la secuencia de la reacción recién descrita se invierte.

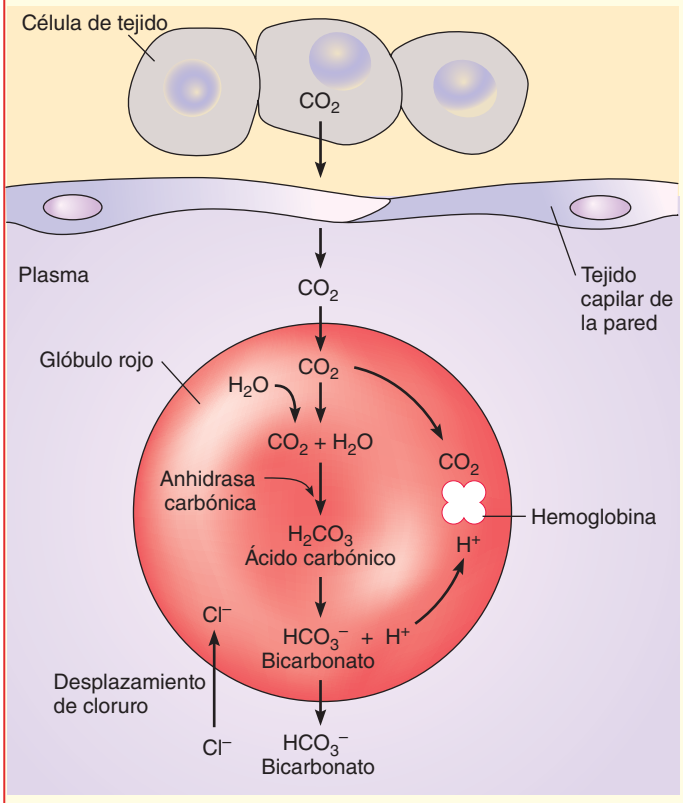
Cualquier condición (como el enfisema) que interfiera con la eliminación de bióxido de carbono por los pulmones puede conducir a *acidosis respiratoria*. En esta situación el bióxido de carbono es producido más rápido de lo que es expulsado por los pulmones. Como resultado, la concentración de ácido carbónico en la sangre aumenta. Cuando el pH de la sangre desciende por debajo de 7, el sistema nervioso central se deprime y la persona se desorienta. La acidosis respiratoria sin tratamiento puede provocar coma y muerte.

La respiración es regulada por centros respiratorios en el cerebro

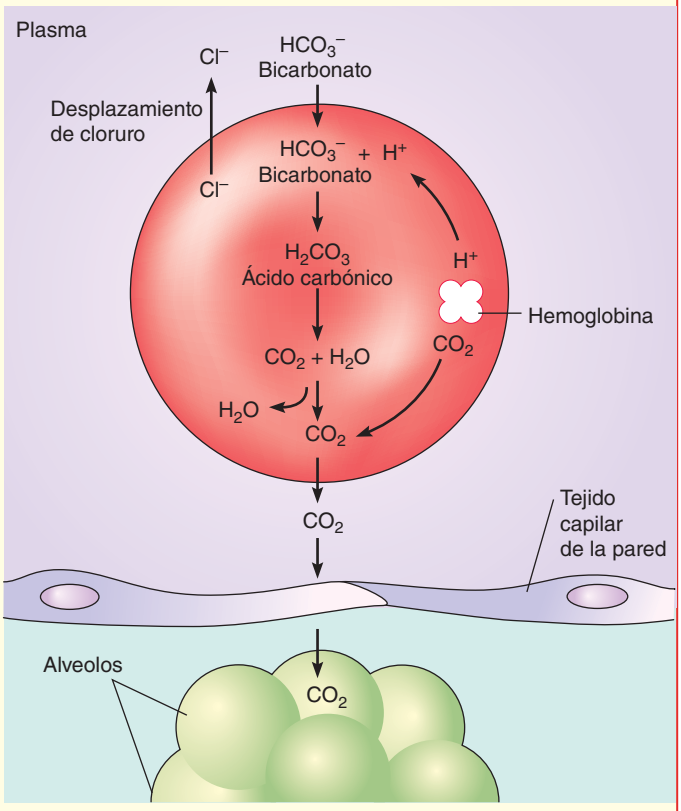
La respiración es un proceso rítmico e involuntario regulado por **centros respiratorios** en el tronco encefálico (vea la figura 46-6). El ritmo básico de la respiración es regulado por grupos de neuronas en la médula. Estas neuronas envían una ráfaga de impulsos al diafragma y a los músculos intercostales externos que los hace contraerse. Al cabo de varios segundos, estas neuronas se vuelven inactivas, los músculos se relajan y ocurre la exhalación. Los centros respiratorios en el puente de Varolio ayudan a controlar la transición de inspiración a exhalación. Estos centros pueden estimular o inhibir los centros respiratorios en la médula. El ciclo de actividad e inactividad se repite, de modo que en reposo una persona respira alrededor de 14 veces por minuto. La sobredosis de algunos medicamentos, como barbitúricos, deprime los centros respiratorios y puede conducir a insuficiencia respiratoria.

El ritmo básico de la respiración cambia en respuesta a las necesidades del cuerpo. Cuando una persona juega un rápido partido de tenis,

PUNTO CLAVE La enzima anhidrasa carbónica (en los glóbulos rojos) convierte el bióxido de carbono en ácido carbónico; el ácido carbónico se disocia, produciendo iones de hidrógeno y iones de bicarbonato. Alrededor de 60% del bióxido de carbono es transportado en el plasma como iones de bicarbonato.



(a) En los tejidos, el bióxido de carbono se difunde de las células hacia el plasma. La mayor parte del bióxido de carbono entra en los glóbulos rojos, donde la enzima anhidrasa carbónica lo convierte rápidamente en ácido carbónico. El ácido carbónico se disocia, produciendo iones de bicarbonato (HCO_3^-) y H^+. A medida que los iones de bicarbonato se mueven hacia el plasma, los iones de cloruro los reemplazan. La hemoglobina se combina con H^+, evitando una disminución del pH.



(b) En los pulmones, el bióxido de carbono se difunde fuera del plasma y hacia los alveolos. Las reacciones descritas en **(a)** se invierten. Los iones de bicarbonato se difunden del plasma hacia los glóbulos rojos. El H^+ liberado de la hemoglobina se combina con los iones de bicarbonato, produciendo ácido carbónico. El bióxido de carbono producido a partir del ácido carbónico se difunde fuera de la sangre y hacia los alveolos.

FIGURA 46-11 Transporte de bióxido de carbono

necesita más oxígeno que cuando estudia biología. Cuando se hace ejercicio, la tasa de respiración celular aeróbica aumenta, produciendo más bióxido de carbono. El cuerpo debe desechar este bióxido de carbono mediante un incremento en la ventilación.

La concentración de bióxido de carbono es el estímulo químico más importante para regular la frecuencia respiratoria. **Quimiorreceptores** especializados en la médula y en las paredes de la aorta y las arterias carótidas son sensibles a los cambios en la concentración de bióxido de carbono en las arterias. Cuando se les estimula, envían impulsos a los centros respiratorios, lo que incrementa la frecuencia respiratoria.

Los quimiorreceptores en las paredes de la aorta, denominados *cuerpos aórticos*, y los de las paredes de las arterias carótidas, los *cuerpos carotideos*, son sensibles a cambios en las concentraciones de iones de hidrógeno y de oxígeno, así como en los niveles de bióxido de carbono. Recuerde que un aumento en la concentración de bióxido de carbono incrementa los iones de hidrógeno (del ácido carbónico) y disminuye el pH de la sangre. Incluso una ligera disminución en el pH estimula estos quimiorreceptores, conduciendo a una respiración más rápida. A medida que los pulmones eliminan bióxido de carbono, la concentración de los iones de hidrógeno en la sangre y otros fluidos del cuerpo decrece y se restablece la homeostasis.

Algo interesante es que la concentración de oxígeno no suele desempeñar un papel importante en regular la respiración. Sólo si la presión parcial del oxígeno desciende notablemente los quimiorreceptores en la aorta y las arterias carótidas son estimulados para enviar mensajes a los centros respiratorios.

La respiración profunda, que ocurre cuando hay ansiedad y en muchas enfermedades respiratorias, provoca **hipoxia**, una deficiencia en oxígeno. Incluso una respiración profunda *rápida* resulta en hipoxia porque el aire viciado no se limpia en las vías respiratorias y los pulmones no son ventilados. La hipoxia causa somnolencia, fatiga mental, dolor de cabeza y algunas veces euforia. La capacidad para pensar y emitir juicios se daña, así como la habilidad para realizar tareas que requieren coordinación.

Aunque la respiración es involuntaria, la acción de los centros respiratorios puede ser influida conscientemente durante un lapso breve al estimularlos o inhibirlos. Por ejemplo, una persona puede inhibir su respiración al contener el aliento. Sin embargo, no es posible hacerlo de manera indefinida porque al final se experimenta una necesidad apremiante de respirar. Incluso si se ignora este apremio es muy probable ya no resistir y tener que reanudar la respiración

Las personas que han dejado de respirar a causa de somnolencia, inhalación de humo, choque eléctrico o paro cardiaco algunas veces pueden reanimarse con respiración de boca a boca hasta que vuelven sus propios reflejos respiratorios. La **resucitación** o **reanimación cardiopulmonar** (**RCP**) es un método para ayudar a quienes han sufrido paro respiratorio y cardiaco. La reanimación cardiopulmonar debe iniciarse de inmediato porque en menos de 4 minutos de falta de oxígeno ocurre daño cerebral irremediable. Varias instituciones ofrecen entrenamiento en reanimación cardiopulmonar al público en general.

La hiperventilación reduce la concentración de bióxido de carbono

Los nadadores submarinos y algunos buzos asiáticos buscadores de perlas experimentan **hiperventilación** voluntaria antes de sumergirse en el agua. Al realizar una serie de inhalaciones y exhalaciones profundas, "eliminan" CO_2, reduciendo de manera significativa el contenido de este gas en el aire alveolar y en la sangre. Este hecho les permite permanecer bajo el agua durante más tiempo antes de que el apremio por respirar se vuelva irresistible.

Cuando la hiperventilación continúa durante un largo período, puede haber mareo e inconsciencia. Estas respuestas ocurren porque para mantener la presión sanguínea normal es necesaria cierta concentración de bióxido de carbono en la sangre. (Este mecanismo opera por medio del centro vasoconstrictor en el cerebro, que mantiene el tono muscular de las paredes de los vasos sanguíneos). Además, si los buzos reprimen la respiración durante mucho tiempo, la baja concentración de oxígeno puede resultar en inconsciencia y ahogo.

Volar muy alto o bucear muy profundo puede interrumpir la homeostasis

La presión barométrica disminuye a altitudes progresivamente mayores. Debido a que la concentración de oxígeno en el aire permanece en 21%, la presión parcial del oxígeno decrece junto con la presión barométrica. Cuando una persona se mueve hacia una gran altura, su cuerpo se ajusta con el tiempo al producir un mayor número de glóbulos rojos.

Obtener suficiente oxígeno del aire se vuelve un problema siempre creciente a medida que se asciende a altitudes mayores. Todos los jets de alto vuelo tienen cabinas herméticas presurizadas al equivalente de la presión barométrica a una altitud aproximada de 2000 m. Si un jet que vuela a 11,700 m de altura se despresuriza repentinamente, el piloto podría perder la conciencia en alrededor de 30 segundos y entrar en estado de coma en aproximadamente 1 minuto.

Además del problema de hipoxia, un descenso rápido en la presión barométrica provoca **enfermedad por descompresión** (comúnmente conocida como "parálisis de los buzos"). Cuando la presión barométrica desciende por debajo de la presión total de todos los gases disueltos en la sangre y otros fluidos del cuerpo, los gases tienden a salir de la disolución y formar burbujas. Un ejemplo conocido ocurre cuando se destapa una botella de soda, reduciendo la presión en ella. De la solución se libera bióxido de carbono que sale al aire en forma de burbujas. En el cuerpo, el nitrógeno tiene poca solubilidad en la sangre y los tejidos. Cuando sale de la disolución, las burbujas producidas pueden dañar los tejidos y bloquear los capilares, interfiriendo con la circulación de la sangre. Los efectos clínicos de la enfermedad por descompresión son dolor, somnolencia, parálisis, inconsciencia e inclusive muerte.

La enfermedad por descompresión es más común en el buceo en aguas profundas que en vuelos a gran altura. A medida que un buzo desciende, la presión circundante aumenta enormemente: 1 atmósfera (la presión atmosférica a nivel del mar, que es igual a 760 mm Hg) por cada 10 m. Para evitar el colapso de pulmón, es necesario suministrar al buzo aire presurizado, exponiendo los pulmones a presiones alveolares muy altas.

A nivel del mar, un adulto humano tiene alrededor de 1 L de nitrógeno disuelto en el cuerpo, distribuido aproximadamente la mitad en la grasa y la mitad en los fluidos corporales. Después de que el cuerpo de un buzo ha sido saturado con nitrógeno a una profundidad de 100 m, los fluidos del cuerpo contienen alrededor de 10 L de nitrógeno. Para evitar que este nitrógeno salga rápidamente de la solución en forma de burbujas y ocasione enfermedad por descompresión, el buzo debe subir a la superficie de manera gradual, deteniéndose a ciertos niveles en su ascenso. Estas pausas permiten que el nitrógeno sea expulsado lentamente a través de los pulmones.

Algunos mamíferos están adaptados para bucear

Algunos mamíferos que respiran oxígeno pueden pasar largos períodos bajo el agua sin salir por aire. Los delfines, las ballenas, las focas y los castores tienen adaptaciones estructurales y fisiológicas que les permiten bucear en busca de alimentos o para evadir a sus enemigos. Con sus cuerpos aerodinámicos y sus extremidades anteriores modificados como aletas, los mamíferos que bucean realizan impresionantes proezas acuáticas. La foca de Weddell puede nadar bajo el hielo a una profundidad de 596 m durante más de una hora sin salir a tomar aire. El enorme elefante marino, que mide alrededor de 5 m de longitud y pesa de 2 a 4 toneladas, puede sumergirse todavía más (**FIGURA 46-12**). Un elefante marino hembra puede bucear hasta profundidades mayores a 1500 m en menos de 20 minutos y permanecer bajo la superficie por más de una hora.

Las adaptaciones fisiológicas, incluidas las maneras de distribuir y almacenar oxígeno, permiten que algunos mamíferos buceen profundamente y permanezcan bajo el agua durante largos períodos. Las tortugas y las aves que bucean dependen del oxígeno almacenado en sus pulmones. No obstante, los mamíferos que bucean no toman ni almacenan aire adicional antes de zambullirse. De hecho, las focas exhalan antes de introducirse al agua. Con menos aire en los pulmones flotan menos. Sus pulmones se colapsan aproximadamente de 50 a 70 m de profundidad y luego vuelven a inflarse cuando ascienden, de modo que no funcionan durante casi toda la inmersión. Se cree que estas adaptaciones reducen la posibilidad de enfermedad por descompresión porque con menos aire en los pulmones hay menos nitrógeno en la sangre para disolverse durante la inmersión.

Las focas tienen alrededor del doble de volumen de sangre, con respecto a su peso corporal, que los mamíferos que no bucean. Los mamíferos que bucean también tienen altas concentraciones de mioglobina, que almacena el oxígeno en los músculos. Estos animales tienen hasta 10 veces más mioglobina que los mamíferos terrestres. El muy grande bazo típico de muchos mamíferos que bucean almacena glóbulos rojos ricos en oxígeno. Durante una inmersión, el aumento de presión aprieta el bazo, liberando hacia la circulación los glóbulos rojos almacenados.

Los mamíferos que bucean reducen notablemente la energía gastada en el buceo profundo (más de 200 m) al deslizarse. Secuencias filmadas de focas y ballenas buceando muestran que se deslizan la mayor parte del tiempo. El deslizamiento es posible porque la fuerza de flotación del animal disminuye a medida que los pulmones se colapsan gradualmente

y la cantidad de aire en ellos se reduce. Luego, la fuerza de gravedad atrae hacia abajo al animal.

Cuando un mamífero bucea hasta su límite, se activan mecanismos fisiológicos conocidos en conjunto como **reflejo de buceo**. La tasa metabólica decrece alrededor de 20%, con lo cual se conserva oxígeno. Se detiene la respiración y ocurre bradicardia (disminución del ritmo cardiaco). El ritmo cardiaco puede bajar a la décima parte de lo normal, reduciendo el consumo de oxígeno y energía por parte del cuerpo. La sangre es redistribuida, de modo que el corazón y el cerebro reciben la mayor parte; la piel, los músculos, el aparato digestivo y otros órganos internos pueden sobrevivir con menos oxígeno, y menos sangre es dirigida a estos órganos mientras el animal permanece sumergido.

El reflejo de buceo está presente en alguna medida en los humanos, en quienes puede actuar como mecanismo de protección durante el nacimiento, cuando un bebé puede ser privado de oxígeno durante varios minutos. Han sido documentados casos de casi ahogamiento, especialmente de niños pequeños, en los que la víctima fue sumergida hasta por 45 minutos en agua muy fría antes de ser rescatada y reanimada. Muchos de estos sobrevivientes no mostraron daño cerebral. El choque del agua helada aminora el ritmo cardiaco, aumenta la presión sanguínea y desvía la sangre hacia órganos internos del cuerpo que tienen más necesidad de oxígeno (el flujo de sangre en brazos y piernas disminuye). La tasa metabólica decrece, de modo que se requiere menos oxígeno.

Bruce Watkins/Animals Animals

FIGURA 46-12 Buceo a profundidad

Los elefantes marinos, como éste del norte (*Mirounga angustirostris*), pueden ser los buzos a mayor profundidad de la Tierra. Los investigadores han registrado sus inmersiones a profundidades de más de 1500 m.

Repaso

- ¿Cuál es la secuencia del flujo de aire inhalado a través de las estructuras respiratorias en un mamífero? ¿Qué ocurre en los alveolos?
- ¿Por qué la composición del aire alveolar difiere de la del aire atmosférico? Explique.
- ¿Cómo afecta la concentración de bióxido de carbono la curva de disociación de oxígeno-hemoglobina?
- ¿Qué mecanismos fisiológicos logran un aumento en la frecuencia y profundidad de la respiración cuando se practica ejercicio? ¿Por qué es necesario tal incremento?

46.4 RESPIRACIÓN DE AIRE CONTAMINADO

OBJETIVO DE APRENDIZAJE

7 Describir los mecanismos de defensa que protegen a los pulmones y explicar los efectos del aire contaminado y del hábito de fumar sobre el sistema respiratorio.

Varios mecanismos de defensa protegen a los delicados pulmones de las sustancias dañinas que se respiran (**FIGURA 46-13**). Las vellosidades en las fosas nasales, el revestimiento mucoso ciliado en la nariz y faringe, y el ascensor de moco mediante cilios de la tráquea y los bronquios atrapan partículas extrañas inhaladas con el aire. Recientemente los investigadores reportaron que los cilios de las células epiteliales que revisten las vías respiratorias de los humanos funcionan como quimiorreceptores que detectan el sabor amargo. Los compuestos amargos incrementan la concentración de Ca^{2+}, que, a su vez, aumenta el ritmo del movimiento ciliar. Como resultado, los compuestos dañinos son eliminados con mayor rapidez.

Una de las respuestas de defensa más rápidas del cuerpo a la respiración de aire sucio es la **constricción bronquial**. En este proceso, los tubos branquiales se estrechan, aumentando la posibilidad de que las

David Nunuk/Science Photo Library/Photo Researchers, Inc.

FIGURA 46-13 Contaminación urbana del aire

La industria continúa arrojando miles de toneladas de contaminantes a la atmósfera. A pesar de la tecnología moderna, la contaminación del aire sigue constituyendo un importante riesgo para la salud.

Preguntas acerca de

LOS EFECTOS DE FUMAR

¿Cuál es la causa de enfermedad, discapacidad y muerte en Estados Unidos que más puede evitarse? Según los Centros para el Control de Enfermedades de Estados Unidos, es el consumo de tabaco. Fumar cigarro mata más personas que la combinación de alcohol, accidentes automovilísticos, suicidio, SIDA, homicidios y el uso de drogas ilegales. Más de 443,000 personas mueren prematuramente cada año por fumar o ser fumador pasivo. Otras 8.6 millones de personas padecen graves enfermedades causadas por fumar.[1]

Fumar tabaco es por mucho el factor de riesgo más importante del cáncer de pulmón, que es el tipo de cáncer más letal en todo el mundo. También está asociado con muchos otros tipos de cáncer y explica alrededor de 30% de todas las muertes por cáncer. Fumar tabaco es también un importante factor de riesgo para enfermedades cardiovasculares, enfermedad pulmonar obstructiva crónica y muchas otras. A pesar de estos hechos desalentadores, alrededor de 20% tanto de los estudiantes de secundaria como de los adultos en Estados Unidos continúa fumando. (Esta cantidad es más de 43 millones de adultos estadunidenses y 71 millones de adolescentes).

El humo inhalado por los fumadores pasivos también es un conocido cancerígeno en los humanos. Se estima que provoca la muerte de 49,000 personas sólo en Estados Unidos. Millones de niños y adultos están expuestos a este humo en sus hogares y sitios de trabajo. Esta exposición ocasiona enfermedad y muerte prematura en niños y adultos que no fuman. Los bebés y los niños expuestos a inhalar el humo del cigarro de los demás están en riesgo creciente de padecer el síndrome de muerte súbita del infante (SIDS por sus siglas en inglés), infecciones respiratorias agudas, neumonía, bronquitis, infecciones en los oídos y asma. En los adultos, aspirar el humo del cigarro de los demás provoca enfermedad cardiovascular y cáncer de pulmón. Alrededor de 60% de los no fumadores en Estados Unidos presentan evidencia biológica de exposición al humo como fumadores pasivos.

La nicotina es altamente adictiva; así como la morfina, las anfetaminas y la cocaína, incrementa la concentración de dopamina en el sistema límbico. Esta área ayuda a integrar las emociones y la dopamina puede facilitar el aprendizaje de una asociación entre los efectos placenteros de la droga y otros estímulos, como el olor del humo del tabaco. La nicotina, como la cocaína y otras drogas de las que se abusa, provoca cambios a largo plazo en el cerebro. La señalización celular y otros mecanismos subyacentes en la adicción a las drogas son muy semejantes a los del aprendizaje y la memoria.

Se estima que 70% de los fumadores (más de 33 millones) desean dejar de fumar, pero cada año sólo 2.5% lo logran de manera permanente. La sustitución de la nicotina por goma de mascar, parches, aerosoles nasales, inhaladores o pastillas ha demostrado ser eficaz como ayuda para dejar de fumar, especialmente cuando se usa con terapia del comportamiento. Ciertos antidepresivos se usan para reducir el ansia de nicotina. Un medicamento de prescripción más reciente (Chantix) funciona al bloquear los receptores de nicotina en el cerebro. Reduce el síndrome de abstinencia de la nicotina y también disminuye los efectos placenteros de fumar.

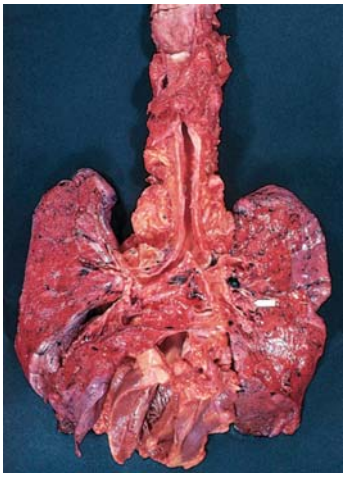
A continuación se presentan algunos hechos sobre el hábito de fumar:

- Fumar acorta la vida de un adulto masculino fumador por 13.2 años en promedio y la de una mujer fumadora por 14.5 años en promedio.
- Si se fuma más de un paquete de cigarros al día se tiene 20 veces más probabilidad de adquirir cáncer de pulmón que un no fumador. Según la American Cancer Society, fumar cigarros provoca casi nueve de cada diez muertes por cáncer de pulmón.
- Si usted fuma, duplica sus posibilidades de morir a causa de una enfermedad cardiovascular.
- Si usted fuma, tiene 20 veces más probabilidades que un no fumador de desarrollar bronquitis crónica y enfisema. Alrededor de 90% de todas las muertes por asma, enfisema o enfermedad pulmonar obstructiva crónica (EPOC) son provocadas por fumar cigarros.
- Si usted fuma, tiene alrededor de 5% menos oxígeno circulando en su sangre (porque el monóxido de carbono se une a la hemoglobina) que un no fumador.
- Si usted fuma cuando está embarazada, su bebé pesará alrededor de 170 g menos al nacer, y hay un mayor riesgo de aborto, nacimiento prematuro (parto temprano), muerte fetal y síndrome de muerte súbita del infante.
- Los infantes cuyos padres fuman tienen el doble del riesgo de contraer neumonía o bronquitis en su primer año de vida.
- No hay ningún nivel libre de riesgo cuando hay exposición al humo del cigarro de los demás. Las personas no fumadoras que están expuestas al humo del cigarro incrementan su riesgo de desarrollar enfermedad cardiaca entre 25% y 30%, y cáncer de pulmón, entre 20% y 30%.
- Cuando los fumadores dejan de fumar, su riesgo de morir por enfermedad pulmonar obstructiva crónica, enfermedad cardiovascular o cáncer decrece gradualmente. (Cambios precisos en el riesgo dependen del número de años que ha fumado la persona, el número de cigarros consumidos al día, la edad a la que empezó a fumar y el número de años desde que dejó de fumar.)
- Casi cada estadunidense que empieza a fumar es un adolescente (cada día, más de 3500 adolescentes fuman su primer cigarro). Alrededor de la tercera parte de ellos morirá prematuramente a causa de una enfermedad relacionada con fumar.
- Mientras más pronto empieza a fumar una persona, tiene más probabilidad de ser un adulto fumador.
- Los costos médicos directos por el uso de tabaco ascienden a más de 96 mil millones de dólares al año.
- Los productos de tabaco sin humo (para aspirar o mascar) no constituyen una alternativa segura en vez de fumar tabaco. Todas las formas de estos productos tienen sustancias químicas que provocan cáncer.

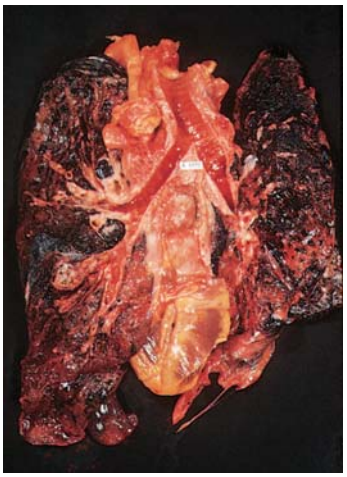
[1]Las estadísticas citadas son de los Centers for Disease Control y la American Cancer Society.

partículas inhaladas terminen en el revestimiento mucoso pegajoso. Por desgracia, la constricción bronquial estrecha las vías respiratorias. Menos aire puede llegar a los pulmones, disminuyendo la cantidad de oxígeno disponible para las células del cuerpo. Quince aspiraciones a un cigarro durante un período de 5 minutos aumentan la resistencia de las vías respiratorias hasta tres veces y dicha resistencia añadida a la respiración dura más de 30 minutos. Los fumadores en serie y quienes respiran aire muy contaminado están en un estado de constricción bronquial crónica.

Ni los bronquios más pequeños ni los alveolos están equipados con moco o células ciliadas. Las partículas extrañas que pasan por otras defensas respiratorias y encuentran su camino hacia los alveolos pueden ser envueltas por macrófagos. Luego, éstos pueden acumularse en el tejido



Martin Rotker



Martin Rotker

(a) Pulmones y bronquios principales de un no fumador.

(b) Pulmones y corazón de un fumador. Los puntos oscuros visibles en el tejido del pulmón son partículas de carbón, alquitrán y otras sustancias que pasaron por las defensas respiratorias y se alojaron en los pulmones.

FIGURA 46-14 Efectos de fumar cigarros

linfático de los pulmones. Los tejidos pulmonares de los fumadores de cigarros y de quienes trabajan en industrias sucias que queman combustibles fósiles contienen grandes áreas ennegrecidas donde se han depositado las partículas de carbono (**FIGURA 46-14**).

La ofensa continua al sistema respiratorio resulta en enfermedad. La bronquitis crónica, el enfisema pulmonar y el cáncer de pulmón han sido relacionados con fumar cigarros y respirar aire contaminado. Más de 75% de los pacientes con **bronquitis crónica** tienen un historial de ser fumadores bastante asiduos (vea *Preguntas acerca de: Los efectos de fumar*). Las personas con bronquitis crónica a menudo desarrollan **enfisema pulmonar**, una enfermedad también muy común en fumadores. En este padecimiento, los alveolos pierden su elasticidad y las paredes entre alveolos adyacentes son destruidas. El área superficial del pulmón se reduce tanto que el intercambio de gases se ve afectado seriamente. El aire no es expulsado eficazmente, y el aire viciado se acumula en los pulmones.

La víctima de enfisema se esfuerza en cada respiración y aun así el cuerpo no obtiene suficiente oxígeno. Para compensar esta situación, la aurícula derecha del corazón bombea más fuerte y se agranda. Los pacientes de enfisema a menudo fallecen por insuficiencia cardiaca.

La mayoría de los pacientes con **enfermedad pulmonar obstructiva crónica (EPOC)**, una condición caracterizada por la obstrucción del flujo de aire, padecen bronquitis crónica y enfisema. El asma también contribuye a la EPOC. Las personas con asma responden a los estímulos inhalados con constricción bronquial exagerada y las vías respiratorias suelen estar inflamadas.

Fumar cigarros es también la causa más importante de **cáncer de pulmón**. Más de 69 de los 4800 compuestos químicos en el humo de tabaco provocan cáncer en los animales, incluidos los humanos. Estas sustancias cancerígenas irritan las células que revisten los pasajes respiratorios y alteran su equilibrio metabólico. Las células normales son transformadas en células cancerígenas que pueden multiplicarse rápidamente e invadir tejidos circundantes.

Repaso

- ¿Qué mecanismos tiene el sistema respiratorio humano para deshacerse de partículas inhaladas?
- ¿Qué ocurre cuando se ha inhalado tanto aire sucio que estos mecanismos no pueden funcionar eficazmente?

RESUMEN: ENFOQUE EN LOS OBJETIVOS DE APRENDIZAJE

46.1 *(página 994)*

1 Comparar las ventajas y desventajas del aire y el agua como medios para el intercambio de gases, y describir las adaptaciones para el intercambio de gases en el aire.

- El aire contiene una mayor concentración de oxígeno molecular que el agua y el oxígeno se difunde más rápido en el aire que en el agua. El aire es menos denso y viscoso que el agua, de modo que se requiere menos energía para mover aire sobre una superficie de intercambio de gases.
- Los animales terrestres poseen adaptaciones que protegen sus superficies respiratorias contra la desecación.

46.2 *(página 994)*

2 Describir las siguientes adaptaciones para el intercambio de gases: superficie del cuerpo, tubos traqueales, branquias y pulmones.

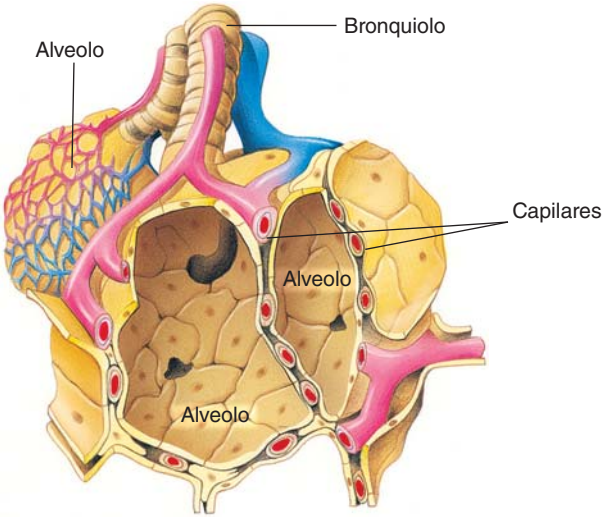
- Los animales acuáticos pequeños intercambian gases por difusión; no requieren ninguna estructura respiratoria especializada. Algunos invertebrados, incluyendo la mayoría de los anélidos, y pocos vertebrados (muchos anfibios) intercambian gases a través de la superficie del cuerpo.
- En insectos y algunos otros artrópodos, el aire entra en una red de **tubos traqueales**, o **tráqueas**, a través de aberturas, denominadas **espiráculos**, a lo largo de la superficie del cuerpo. Los tubos traqueales se bifurcan y extienden hacia todas las regiones del cuerpo.
- Las **branquias** son diminutas proyecciones húmedas de la superficie del cuerpo que se encuentran principalmente en animales acuáticos. En los cordados, las branquias suelen ser internas, ubicadas a lo largo de los lados de las hendiduras branquiales. En los peces óseos, un opérculo protege las branquias. Un **sistema de intercambio a contracorriente** maximiza la difusión del oxígeno hacia la sangre y la difusión de bióxido de carbono fuera de ella.
- Los animales llevan a cabo la **ventilación**, el proceso de mover aire o agua activamente sobre las superficies respiratorias. Los vertebrados terrestres tienen **pulmones** y algunos medios para ventilarlos.
- En las aves, los pulmones son extensiones, denominados sacos de aire, que actúan como fuelles, dirigiendo aire hacia el sistema. Dos ciclos de inhalación y exhalación mantienen un flujo de aire unidireccional a través de los pulmones. El aire del exterior fluye hacia los sacos de aire posteriores, al pulmón, a través de los sacos de aire anteriores y luego fuera del cuerpo. El intercambio de gases se lleva a cabo a través de las paredes de los **parabronquios**, pequeños tubos abiertos en los pulmones. Una disposición de corriente cruzada, en la cual la sangre fluye en ángulo recto con respecto a los parabronquios, incrementa la cantidad de oxígeno que entra en la sangre.

CENGAGENOW™ **Aprenda más sobre las adaptaciones para el intercambio de gases, incluyendo las branquias en peces óseos, los pulmones de los vertebrados y el sistema respiratorio de las aves al hacer clic en las figuras en CengageNOW.**

46.3 *(página 998)*

3 Seguir el paso del oxígeno a través del sistema respiratorio humano desde las fosas nasales hasta los alveolos.

- El sistema respiratorio humano incluye los pulmones y un sistema de vías respiratorias. Cada bocanada de aire pasa en secuencia por las **fosas nasales**, las **cavidades nasales**, la **faringe**, la **laringe**, la **tráquea**, los **bronquios**, los **bronquiolos** y los **alveolos**. Cada pulmón ocupa una cavidad pleural y está cubierto por una **membrana pleural**.



CENGAGENOW™ **Aprenda más sobre el sistema respiratorio humano al hacer clic en las figuras en CengageNOW.**

4 Resumir los mecanismos de la respiración en humanos, y describir el intercambio de gases en los pulmones y tejidos.

- Durante la respiración, el **diafragma** se contrae, expandiendo la cavidad torácica. Las paredes membranosas de los pulmones se mueven hacia fuera junto con las paredes del tórax, disminuyendo la presión dentro de los pulmones. El aire exterior al cuerpo penetra por las vías respiratorias y llena los pulmones hasta que la presión es igual a la presión atmosférica.
- El **volumen corriente** es la cantidad de aire movido hacia dentro y hacia fuera de los pulmones con cada respiración normal. El volumen de aire que permanece en los pulmones al final de la expiración máxima es el **volumen residual**. La **capacidad vital** es el volumen máximo de aire que puede exhalarse después de que los pulmones se llenan a su máxima extensión.
- El oxígeno y el bióxido de carbono se intercambian entre los alveolos y la sangre por difusión. La presión de un gas particular determina su dirección y tasa de difusión.
- La **ley de Dalton de las presiones parciales** explica que en una mezcla de gases la presión total de la mezcla es igual a la suma de las presiones de los gases individuales. Por tanto, cada gas en una mezcla ejerce una presión parcial, la misma que ejercería si sólo él estuviese presente. La presión parcial del oxígeno atmosférico, P_{O_2}, es 160 mm Hg a nivel del mar.
- Según la **ley de difusión de Fick**, mientras más grande sea la diferencia de presión en los dos lados de una membrana y más grande sea el área superficial, más pronto se difundirá el gas a través de la membrana.

CENGAGENOW™ **Vea los mecanismos de respiración en acción al hacer clic en las figuras en CengageNOW.**

5 Resumir los mecanismos por los cuales el oxígeno y el bióxido de carbono son transportados en la sangre e identificar los factores que determinan la curva de disociación de oxígeno-hemoglobina.

- La **hemoglobina** es el pigmento respiratorio en la sangre de los vertebrados. Casi 99% del oxígeno en el cuerpo humano es transportado como **oxihemoglobina (HbO_2)**.
- La máxima cantidad de oxígeno que puede transportar la hemoglobina es la **capacidad de carga de oxígeno**. La cantidad real de oxígeno unido a la hemoglobina es el **contenido de oxígeno**. El **porcentaje de saturación de O_2** es la razón de contenido de oxígeno a capacidad de carga de oxígeno, es máxima en las cavidades pulmonares, donde la concentración de oxígeno es mayor.
- La **curva de disociación de oxígeno-hemoglobina** muestra que cuando la concentración de oxígeno aumenta, hay un incremento progresivo en la cantidad de hemoglobina que se combina con el oxígeno. La curva es afectada por el pH, la temperatura y la concentración de CO_2.
- La oxihemoglobina se disocia más rápido a medida que aumenta la concentración de bióxido de carbono porque éste se combina con agua y produce ácido carbónico, que disminuye el pH. El desplazamiento de la curva de disociación de oxígeno-hemoglobina por un cambio en el pH se denomina **efecto Bohr**.
- Alrededor de 60% del bióxido de carbono en la sangre es transportado como iones de bicarbonato. Aproximadamente 30% se combina con la hemoglobina y otro 10% se disuelve en el plasma.
- La **anhidrasa carbónica** cataliza la producción de ácido carbónico a partir de bióxido de carbono y agua. El ácido carbónico se disocia, produciendo iones de bicarbonato (HCO_3^-) y iones de hidrógeno (H^+).
- La hemoglobina se combina con H^+, que amortigua el pH de la sangre. Muchos iones de bicarbonato se difunden de los glóbulos rojos al plasma; son remplazados por Cl^-. Este intercambio se denomina **desplazamiento de cloruro**.

6 Describir la regulación de la respiración en humanos y resumir los efectos fisiológicos de la hiperventilación y la descompresión repentina cuando un buzo asciende a la superficie demasiado rápido desde aguas profundas.

- Los **centros respiratorios** en la médula y el puente de Varolio regulan la respiración. Estos centros son estimulados por **quimiorreceptores** sensibles a un incremento de concentración del bióxido de carbono. También responden a un incremento en los iones de hidrógeno y a una muy baja concentración de oxígeno.
- La **hiperventilación** reduce la concentración de bióxido de carbono en el aire alveolar y en la sangre.
- A medida que aumenta la altitud, la presión barométrica baja y menos oxígeno entra en la sangre. Esta situación puede conducir a **hipoxia**, o deficiencia de oxígeno, que a su vez puede llevar a la pérdida de la conciencia y la muerte. Un rápido descenso en la presión barométrica también puede provocar **enfermedad por descompresión**, especialmente común entre buzos que ascienden demasiado rápido después de una inmersión.
- Los mamíferos que bucean tienen altas concentraciones de **mioglobina**, un pigmento que almacena oxígeno, en los músculos. El **reflejo de buceo**, un grupo de mecanismos fisiológicos, que incluye una disminución en la tasa metabólica, es activado cuando un mamífero bucea hasta su límite.

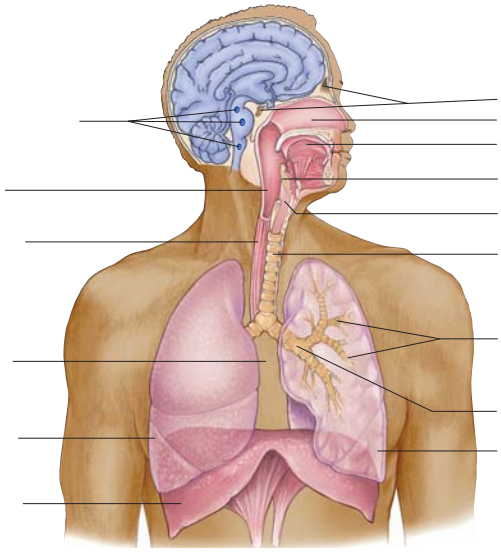
46.4 *(página 1007)*

7 Describir los mecanismos de defensa que protegen a los pulmones y explicar los efectos del aire contaminado y del hábito de fumar sobre el sistema respiratorio.

- La mucosa ciliada que reviste las vías respiratorias atrapa partículas inhaladas. Inhalar aire contaminado resulta en **constricción bronquial**, un incremento en la secreción de moco, daño en las células ciliadas y tos. Respirar aire contaminado o inhalar el humo del cigarro puede ocasionar muchas enfermedades, incluidos **bronquitis crónica**, **enfisema pulmonar** y **cáncer de pulmón**.

EVALÚE SU COMPRENSIÓN

1. ¿Cuál de los siguientes es un beneficio del intercambio de gases en aire comparado con el intercambio de gases en agua? (a) el aire tiene una mayor concentración de oxígeno molecular (b) el oxígeno se difunde más lentamente en el aire (c) no se requiere energía para la ventilación (d) no se requiere una superficie respiratoria húmeda (e) el aire es más denso que el agua
2. ¿Cuál de las siguientes parejas coincide precisamente? (a) pez óseo-opérculo (b) insecto-alveolo (c) ave-espiráculos (d) mamífero acuático-filamentos bronquiales (e) tiburón-branquias dérmicas
3. Los tubos traqueales (tráqueas) (a) están relacionados con el sistema circulatorio (b) son altamente vasculares (c) se ramifican y extienden a todas las células (d) son característicos de muchos vertebrados (e) a, b y c
4. El sistema respiratorio de los vertebrados más eficaz es el de: (a) los anfibios (b) las aves (c) los reptiles (d) los mamíferos (e) los humanos
5. En un ave, la secuencia correcta para la respiración de aire es 1. sacos de aire anteriores 2. sacos de aire posteriores 3. parabronquios 4. alveolos (a) 1, 2, 4 (b) 2, 1, 3 (c) 2, 3, 1 (d) 2, 4, 1 (e) 1, 3, 2
6. ¿Cuál serie describe con más precisión la secuencia del flujo de aire en el sistema respiratorio humano? 1. faringe 2. bronquio 3. tráquea 4. laringe 5. alveolo 6. bronquiolo (a) 4, 1, 3, 2, 5, 6 (b) 1, 4, 3, 2, 5, 6 (c) 4, 1, 3, 2, 6, 5 (d) 1, 4, 3, 2, 6, 5 (e) 1, 3, 4, 2, 6, 5
7. La cantidad de aire que se mueve hacia dentro y hacia fuera de los pulmones con cada respiración en reposo es (a) la capacidad vital (b) el volumen residual (c) el volumen vital (d) la presión parcial (e) el volumen corriente
8. Según la ley de difusión de Fick, un gas se difunde más rápido si (a) se reduce la superficie (b) se disminuye la diferencia en presión (c) se aumenta la diferencia en presión (d) se reduce el pH (e) a y c
9. ¿La concentración de cuál de las siguientes sustancias es más importante para regular la frecuencia respiratoria? (a) iones de cloruro (b) oxígeno (c) iones de bicarbonato (d) nitrógeno (e) bióxido de carbono
10. Cuando un buzo asciende demasiado rápido, (a) ocurre constricción branquial (b) se activa un reflejo de buceo (c) el nitrógeno sale rápidamente como burbujas de la disolución en los fluidos del cuerpo (d) ocurre hipoxia por nitrógeno (e) las burbujas de bióxido de carbono dañan los alveolos
11. ¿Cuál de las siguientes afirmaciones *no* es verdadera sobre el reflejo de buceo? (a) se detiene la respiración (b) el corazón aminora su ritmo (c) se distribuye menos sangre a los músculos (d) la tasa metabólica aumenta aproximadamente 20% (e) disminuye el consumo de energía
12. Rotule la figura. Use la figura 46-6 para comprobar sus respuestas.



PENSAMIENTO CRÍTICO

1. ¿Qué problemas enfrentaría un animal terrestre que tuviera branquias en vez de pulmones?
2. **VÍNCULO CON LA EVOLUCIÓN.** ¿En qué condiciones podría ser ventajoso para un pez tener pulmones y branquias? ¿Para qué sirven los "pulmones" de los peces modernos?
3. **VÍNCULO CON LA EVOLUCIÓN.** Los mamíferos marinos como las ballenas y los delfines usan pulmones en vez de branquias para el intercambio de gases. Proponga una hipótesis que explique este hecho.
4. **VÍNCULO CON LA EVOLUCIÓN.** ¿Cuáles son las ventajas de tener millones de alveolos en lugar de un simple par de pulmones en forma de globo?
5. **ANÁLISIS DE DATOS.** Observe la figura 46-10b. ¿Cómo podría una actividad intensa de los músculos afectar la curva de disociación de oxígeno-hemoglobina? (*Sugerencia*: ¿cómo afecta la actividad muscular el pH? Consulte el capítulo 40 si necesita revisar este concepto.) ¿Cuál sería la ventaja del desplazamiento en la curva?
6. **CIENCIA, TECNOLOGÍA Y SOCIEDAD.** ¿Cómo resolvería el problema de fumar tabaco, que es extremadamente oneroso para la sociedad en costos económicos y de salud, así como en sufrimiento humano?

CENGAGENOW™ **Preguntas adicionales están disponibles en CengageNOW en www.cengage.com/login.**

47 Procesamiento de alimentos y nutrición

© Laser 143 / Dreamstime

Un pez lobo del Atlántico (*Anarhichas lupus*). También conocido como lobo de mar y bagre del Atlántico, este pez vive en el fondo del mar, donde caza y devora presas de cubierta dura. El lobo de mar puede pesar hasta 18 kilogramos. Su población ha disminuido drásticamente como resultado de la pesca excesiva, el daño no intencional de pescadores (captura incidental) y el daño a su hábitat. Fotografiado en Maine.

CONCEPTOS CLAVE

47.1 Muchas adaptaciones animales están asociadas con el modo de nutrición; el procesamiento de alimentos incluye ingestión, digestión, absorción y eliminación.

47.2 Varias partes del sistema digestivo de los vertebrados están especializadas en realizar funciones específicas; glándulas accesorias (hígado, páncreas y glándulas salivales) secretan fluidos y enzimas que son importantes en la digestión.

47.3 La mayoría de los animales requiere los mismos nutrientes básicos: carbohidratos, lípidos, proteínas, vitaminas y minerales.

47.4 La tasa metabólica basal es el costo de la vida metabólica del cuerpo; el metabolismo energético es regulado por complicadas vías de señalización. Tanto la alimentación en exceso como la deficiente pueden resultar en desnutrición.

Las esponjas y las ballenas se alimentan de partículas de alimento suspendidas en el agua. Las jirafas comen hojas y los antílopes pastan. Las ranas, los leones y algunos insectos capturan a otros animales. Aunque sus opciones de comida y mecanismos de alimentación son diversos, todos los animales son **heterótrofos**, organismos que deben obtener su energía y alimento de las moléculas orgánicas manufacturadas por otros organismos. Qué comen, cómo obtienen su alimento y cómo lo procesan constituyen el tema de este capítulo.

Los **nutrientes** son sustancias en los alimentos que se utilizan como fuentes de energía para impulsar los sistemas del cuerpo, como ingredientes para formar compuestos necesarios para los procesos metabólicos, y como componentes básicos en el crecimiento y reparación de tejidos. Obtener nutrientes reviste tal importancia vital que tanto los organismos individuales como los ecosistemas están estructurados alrededor del tema central de la **nutrición**, el proceso de tomar y usar los alimentos.

El plano corporal de un animal y su estilo de vida están adaptados a su modo particular de obtener alimentos. Por ejemplo, el lobo de mar vive en el fondo marino a profundidades de hasta 120 m. Caza almejas, cangrejos, estrellas y erizos de mar. Sus dos mandíbulas, superior e inferior, tienen de 4 a 6 dientes similares a colmillos con los que hiere y desgarra a sus presas. Detrás de los colmillos hay tres hileras de dientes que aplastan

las duras conchas de su presa. También tiene dientes aserrados en la garganta.

La nutrición ha sido una fuerza importante en la evolución humana. A través de la selección natural, la dieta humana se volvió más variada que las de otros primates. Los humanos también se volvieron más eficaces para obtener alimentos. Su dieta de mayor calidad sustentó la evolución de un cerebro más grande y complejo.

Con sólo unas cuantas variaciones, todos los animales requieren los mismos nutrientes básicos: carbohidratos, lípidos, proteínas, vitaminas y minerales. Los tres primeros se usan como fuentes de energía. Comer demasiado de cualquiera de estos nutrientes puede resultar en aumento de peso, mientras que comer muy pocos nutrientes o seguir una dieta no balanceada puede resultar en desnutrición y muerte. La **desnutrición**, o estado nutricional deficiente, resulta de la ingesta alimentaria que está por abajo o por arriba de las necesidades requeridas. En poblaciones humanas, tanto la desnutrición (en particular la deficiencia de proteínas) como la obesidad (que resulta de la alimentación en exceso) son graves problemas de salud. El procesamiento de alimentos y la nutrición son áreas de investigación activas.

47.1 ESTILOS Y ADAPTACIONES NUTRICIONALES

OBJETIVO DE APRENDIZAJE

1 Describir el procesamiento de alimentos, que incluye la ingestión, digestión, absorción y egestión o eliminación, y comparar el sistema digestivo de un cnidario (como la hidra) con el de una lombriz de tierra y un vertebrado.

La **alimentación** es la selección, adquisición e ingestión de comida. Muchos animales tienen un sistema digestivo que procesa los alimentos que comen. La **ingestión** es el proceso de llevar alimentos a la cavidad digestiva. En muchos animales, entre ellos los vertebrados, la ingestión incluye introducir alimentos en la boca y tragarlos.

El proceso de descomponer los alimentos se denomina **digestión**. Puesto que los animales comen las macromoléculas elaboradas por y para otros organismos, deben descomponer estas moléculas y sintetizar nuevas macromoléculas para sus propias necesidades. Por ejemplo, los humanos no pueden incorporar las proteínas y otros compuestos orgánicos de una hamburguesa directamente en sus propias células. Deben *digerir mecánicamente* la carne y luego *digerirla químicamente* por hidrólisis enzimática (vea el capítulo 3). Durante la digestión, compuestos orgánicos complejos son degradados en componentes moleculares más pequeños. Por ejemplo, las proteínas se descomponen en los aminoácidos que las constituyen. Más tarde, estos aminoácidos son utilizados para sintetizar proteínas adaptadas a las necesidades de esa persona en ese momento particular.

Los aminoácidos y otros nutrientes pasan por el revestimiento del sistema digestivo y hacia la sangre por **absorción**. Luego, el sistema circulatorio transporta los nutrientes a todas las células del cuerpo, las cuales los usan para sintetizar proteínas y otros compuestos orgánicos, o como combustible para la respiración celular. Los alimentos que no son digeridos y absorbidos son desechados del cuerpo, un proceso denominado **egestión** o **eliminación**.

Los animales están adaptados a su modo de nutrición

Los animales se clasifican como herbívoros, carnívoros u omnívoros con base en el tipo de alimentos que suelen comer (**FIGURA 47-1**). Para cada tipo de alimentación han evolucionado muchas adaptaciones. Por ejemplo, los picos de las aves y los dientes de muchos vertebrados están especializados en cortar, rasgar, aplastar o masticar alimentos.

Los animales que se alimentan directamente de productores se denominan **herbívoros**, o consumidores primarios. La mayoría de lo que come un herbívoro no es digerido de manera eficaz y se elimina del cuerpo, casi sin ningún cambio, como desecho. Es por esto que los herbívoros deben comer grandes cantidades de alimento para obtener la nutrición que requieren. Muchos herbívoros, por ejemplo: saltamontes, langostas, elefantes y ganado, dedican una parte importante de su existencia a comer.

Los animales no pueden digerir la celulosa de las paredes de las células vegetales, y en ellos han evolucionado muchas adaptaciones para extraer nutrientes del material vegetal que comen. Muchos herbívoros, incluidas termitas, vacas y caballos, tienen una relación simbiótica con bacterias, hongos y otros microorganismos que habitan en sus tractos digestivos. Los rumiantes (ganado, ovejas, ciervos, jirafas) son animales con pezuñas cuyo estómago está dividido en cuatro cámaras. Las bacterias y los protistas simbióticos que viven en las dos primeras cámaras digieren celulosa, separando algo de la molécula en azúcares, que después son usados por el huésped y las bacterias mismas. Las bacterias producen ácidos grasos durante su metabolismo, parte de ellos es absorbida por el animal y sirve como fuente de energía importante.

Trozos sólidos de alimento se acumulan para formar un bolo, que es regurgitado hacia la boca del animal, donde se mezcla con saliva y es masticado otra vez. Cuando el bolo es vuelto a tragar, la comida parcialmente digerida es descompuesta aún más. La comida parcialmente digerida pasa hacia la tercera cámara, donde agua y minerales son absorbidos hacia la sangre. La digestión es completada en la cuarta cámara, que corresponde al estómago de los humanos y otros animales que tienen un solo estómago.

A veces los herbívoros son comidos por **carnívoros**, que también pueden comerse unos a otros. Muchos carnívoros (consumidores secundarios y de nivel superior en los ecosistemas) son depredadores, adaptados para capturar y matar presas. Algunos carnívoros aprovechan sus víctimas y las devoran vivas y completas (vea la figura 47-1d). Otros paralizan, aplastan o trituran a la presa antes de ingerirla. Algunas adaptaciones para este tipo de alimentación incluyen tentáculos, garras, colmillos, glándulas venenosas y dientes.

Los mamíferos carnívoros tienen dientes caninos bien desarrollados para herir a su presa durante el combate. Las hienas manchadas, que son excelentes depredadoras y carroñeras, tienen grandes mandíbulas que les permiten consumir todo el cadáver de un elefante, incluyendo huesos y piel. Se desperdician pocos nutrientes. La carne se digiere más fácilmente que la comida vegetal y los tractos digestivos de los carnívoros son más cortos que los de los herbívoros.

Los **omnívoros**, como cerdos, humanos, la mayoría de los osos y algunos peces, consumen plantas y animales. Las lombrices ingieren grandes cantidades de tierra que contiene material tanto animal como vegetal. Al nadar, la ballena azul, el animal más grande, filtra diminutas algas y animales presentes en el agua. Los omnívoros a menudo tienen adaptaciones que les ayudan a distinguir entre una amplia gama de olores y sabores, por lo tanto seleccionan una variedad de alimentos.

Darwin Dale/Photo Researchers, Inc.

(a) Adaptación poco común de un insecto que come bellotas. El "hocico" impresionantemente largo del gorgojo herbívoro que se alimenta de bellotas (*Curculio sp.*) está adaptado para alimentarse de la bellota y hacer un hoyo en ella, donde deposita un huevo. Cuando nace, la larva se alimenta del contenido de la semilla de la bellota.

Tom McHugh/Photo Researchers Inc.

(b) Un oso herbívoro. Los grandes dientes planos y las bien desarrolladas mandíbulas y músculos mandibulares del oso panda gigante (*Ailuropoda melanoleuca*) son adaptaciones para moler alimentos vegetales con alto contenido de fibras.

Carmela Leszczynski/Animals Animals/Earth Scenes

(c) Pez carnívoro. La boca (*a la izquierda*) del pez mariposa de nariz larga (*Forcipiger longirostris*) está adaptada para extraer pequeños gusanos y crustáceos de minúsculos puntos en arrecifes de coral.

Frans Lanting/Minden Pictures

(d) Las serpientes son carnívoras. Esta serpiente (*Dromicus sp.*) está estrangulando una lagartija de la lava (*Tropidurus sp.*). Una serpiente puede engullir presas bastante grandes debido a la estructura de sus mandíbulas. La muy flexible mandíbula inferior se expande durante la ingestión.

FIGURA 47-1 Adaptaciones para obtener y procesar alimentos

Los animales también pueden clasificarse según los mecanismos que usan para alimentarse. Muchos omnívoros son **filtradores** que eliminan partículas de alimento suspendidas en el agua donde habitan. Por ejemplo, las almejas y las ostras atrapan partículas de alimento suspendidas en la mucosidad secretada por sus branquias. Algunos equinodermos atrapan partículas de alimento a lo largo de sus tentáculos, que están recubiertos por mucosidad. Las ballenas barbadas usan filas de placas duras (barbas) suspendidas del techo de la boca para filtrar pequeños crustáceos.

Algunos animales se alimentan de fluidos por perforación y succión. Los mosquitos tienen estructuras altamente adaptadas para perforar la piel y succionar la sangre. Los murciélagos que se alimentan de néctar tienen una lengua larga y dentición reducida (número de dientes). Las aves que se alimentan de polen y néctar tienen picos y lenguas largas. La forma, el tamaño y la curva del pico pueden estar especializados para alimentarse o capturar un tipo de alimento particular (vea la figura 1-11).

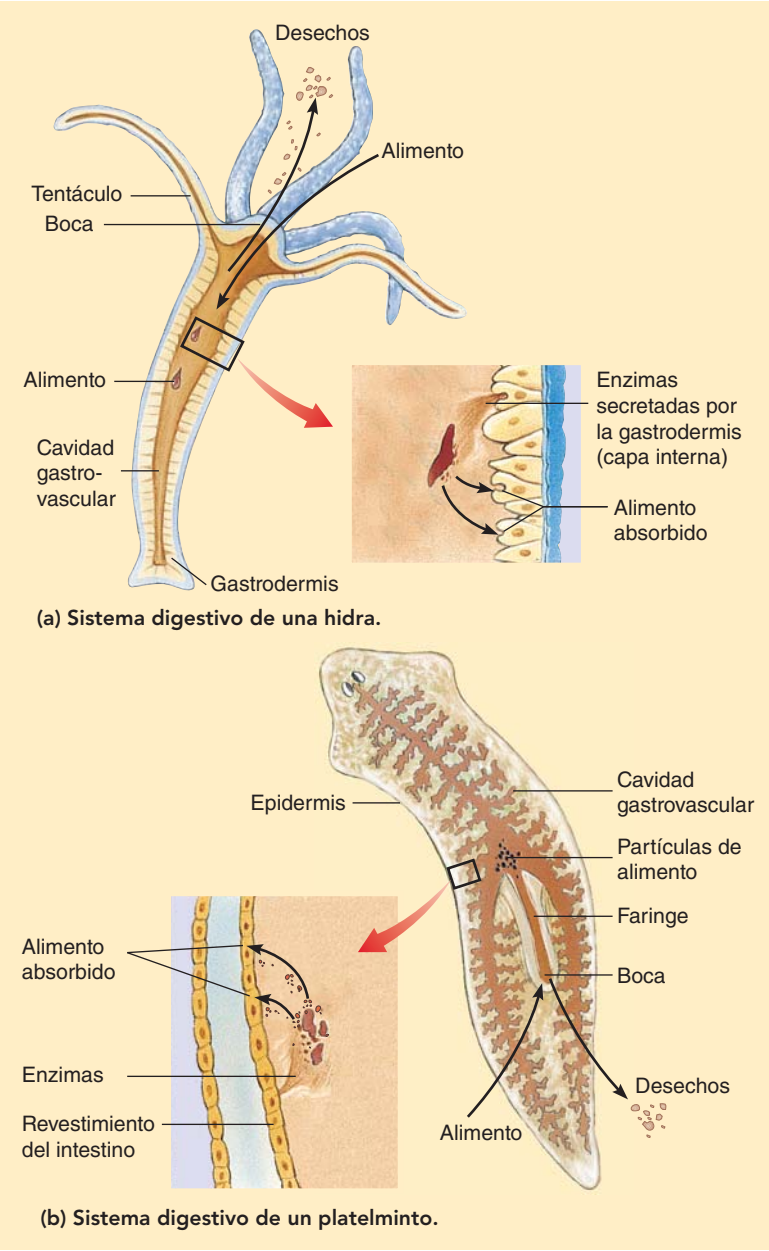


FIGURA 47-2 *Animada* **Sistemas digestivos de invertebrados simples**

Los **(a)** hidras y los **(b)** gusanos planos (planarios) tienen una cavidad gastrovascular, un tracto digestivo con una abertura simple que sirve como boca y como ano.

teínas. La digestión continúa intracelularmente dentro de las vacuolas digestivas y los nutrientes digeridos se difunden hacia otras células. Las contracciones del cuerpo promueven la expulsión de las partículas de alimento no digeridas a través de la boca.

Los platelmintos de vida libre comienzan a digerir a su presa incluso antes de ingerirla. Extienden la faringe a través de su boca y secretan enzimas digestivas sobre su presa (**FIGURA 47-2b**). Luego de ser ingerido, el alimento entra a la cavidad gastrovascular ramificada, donde las enzimas continúan digiriéndola. Las células que revisten la cavidad gastrovascular fagocitan fragmentos de alimento parcialmente digeridos, y la digestión se completa dentro de las vacuolas digestivas. Así como en los cnidarios, la cavidad digestiva de los platelmintos tiene una sola abertura, por lo que los desechos no digeridos son expulsados por la boca.

Los sistemas digestivos de la mayoría de los animales tienen dos aberturas

La mayoría de los invertebrados y todos los vertebrados poseen un plano corporal de "tubo dentro de un tubo". La pared del cuerpo forma el tubo exterior. El tubo interior es un sistema digestivo con dos aberturas, el cual algunas veces se conoce como sistema digestivo completo (**FIGURA 47-3**). El alimento entra por la boca y la comida no digerida es eliminada por el ano. Los movimientos de mezcla y propulsión del sistema digestivo se denominan **motilidad**. La actividad de propulsión característica de la mayoría de las regiones del sistema digestivo es la **peristalsis**, ondas de contracción muscular que empujan el alimento en una dirección. Es posible tomar más alimentos mientras los alimentos previamente ingeridos están en proceso de digestión y son absorbidos más abajo en el sistema digestivo. En un sistema

Algunos invertebrados tienen una cavidad digestiva con una sola abertura

Las esponjas, invertebrados muy simples, obtienen alimentos al filtrar organismos microscópicos del agua circundante. Las células individuales fagocitan las partículas de alimento y la digestión es *intracelular* dentro de las vacuolas digestivas. Los desechos son expulsados hacia el agua que circula continuamente por el cuerpo de la esponja.

La mayoría de los animales tiene una cavidad digestiva. La digestión dentro de una cavidad es más eficaz que la digestión intracelular porque las enzimas digestivas pueden liberarse en un espacio confinado. Se requiere menos área superficial. Los cnidarios (como las hidras y las medusas) y los platelmintos tienen una **cavidad gastrovascular**, una cavidad digestiva central con una sola abertura. Los cnidarios capturan pequeños peces acuáticos con ayuda de sus células y tentáculos urticantes (**FIGURA 47-2a**). La boca se abre hacia la cavidad gastrovascular. Las células que revisten esta cavidad digestiva secretan enzimas que descomponen las pro-

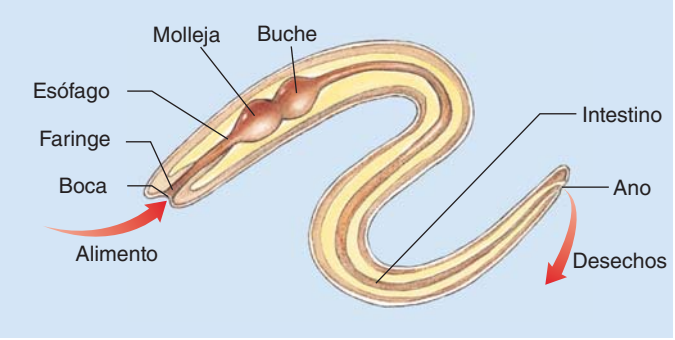


FIGURA 47-3 **Sistema digestivo con dos aberturas**

La lombriz de tierra, como la mayoría de los animales, tiene un sistema digestivo completo que va de la boca al ano. Varias regiones del sistema digestivo están especializadas en realizar diferentes funciones de procesamiento de alimento.

digestivo con dos aberturas, varias regiones del tubo están adaptadas para llevar a cabo funciones específicas.

Repaso

- ¿Cómo están adaptados los carnívoros a su modo de nutrición?
- ¿En qué difiere el procesamiento de alimentos entre lombrices y platelmintos?
- ¿Cuáles son las ventajas de un sistema digestivo con dos aberturas?

47.2 EL SISTEMA DIGESTIVO DE LOS VERTEBRADOS

OBJETIVOS DE APRENDIZAJE

2 Seguir la vía que una carne ingerida recorre a través del sistema digestivo humano y describir la estructura y función de cada órgano implicado.

3 Seguir paso a paso la digestión de los carbohidratos, proteínas y lípidos.

4 Describir las adaptaciones estructurales que incrementan el área superficial del sistema digestivo.

5 Comparar la absorción de lípidos con la absorción de otros nutrientes.

Varias regiones del sistema digestivo de los vertebrados están especializadas en realizar funciones específicas (**FIGURA 47-4**). El alimento pasa en secuencia por las siguientes regiones especializadas:

boca ⟶ faringe (garganta) ⟶ esófago ⟶ estómago ⟶ intestino delgado ⟶ intestino grueso ⟶ ano

El hígado, el páncreas y las glándulas salivales (en los vertebrados terrestres) son glándulas accesorias que secretan jugos gástricos en el sistema digestivo.

La pared del sistema digestivo consta de cuatro capas. Aunque varias regiones difieren de alguna manera en la estructura, las capas son básicamente semejantes en todo el tracto digestivo (**FIGURA 47-5**). La **mucosa**, que consta de una capa de tejido epitelial y tejido conectivo subyacente, reviste el *lumen* (espacio interior) del sistema digestivo. En el estómago y en el intestino, la mucosa está bastante plegada para incre-

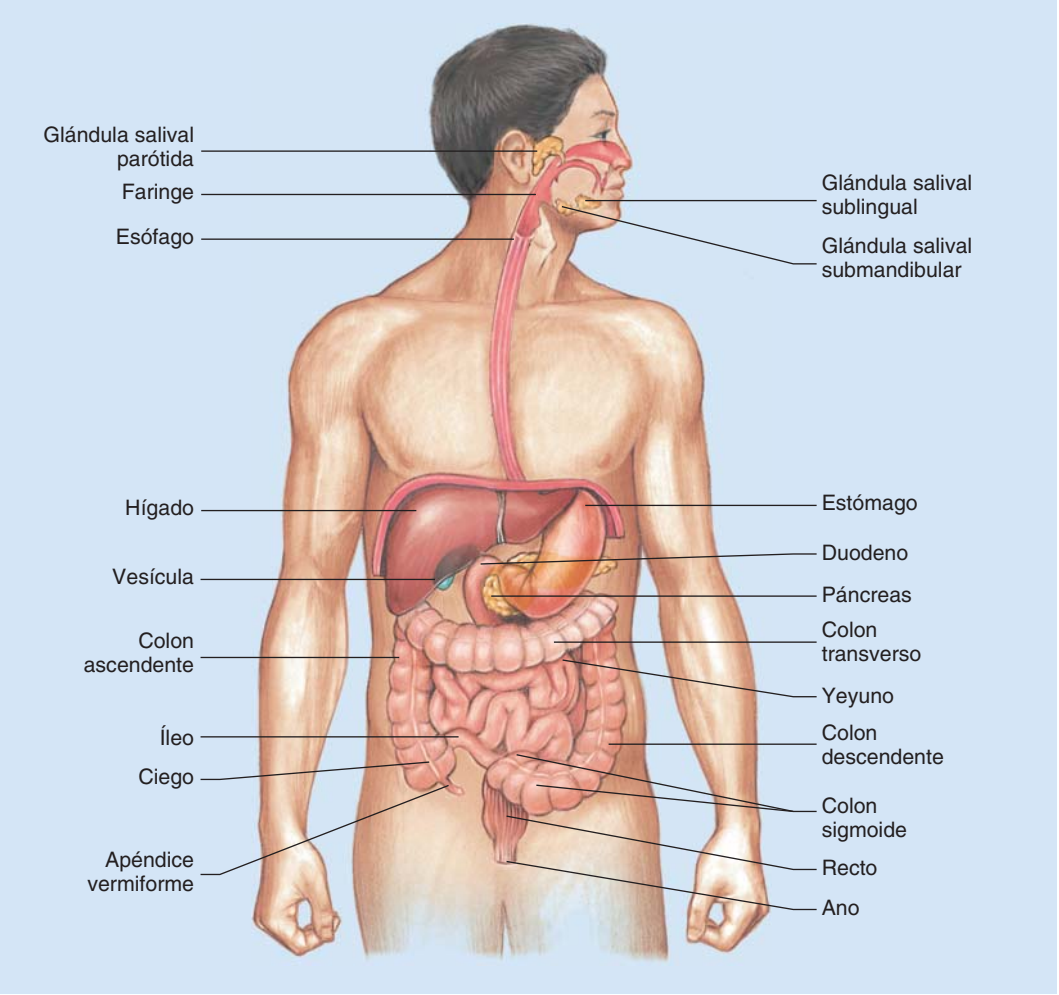


FIGURA 47-4 ***Animada*** **Sistema digestivo humano**
El sistema digestivo humano es un largo tubo enrollado que se extiende de la boca al ano. El intestino delgado consta del duodeno, el yeyuno y el íleo. El intestino grueso incluye el ciego, el colon, el recto y el ano. Ubique los tres tipos de glándulas accesorias: el hígado, el páncreas y las glándulas salivales.

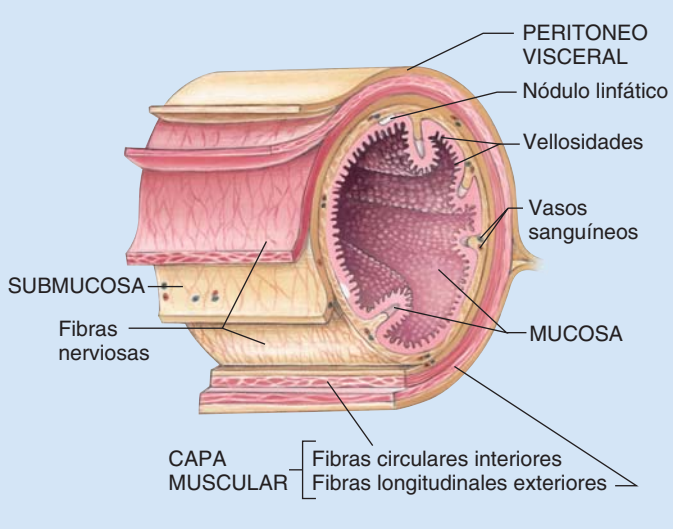


FIGURA 47-5 Pared del sistema digestivo

De adentro hacia afuera, las capas de la pared son: la mucosa, la submucosa, la capa muscular y el peritoneo visceral.

mentar la superficie de secreción y absorción. Alrededor de la mucosa se encuentra la **submucosa**, una capa de tejido conectivo rico en vasos sanguíneos, vasos linfáticos y nervios.

Una **capa muscular**, que consta de dos subcapas de músculo liso, rodea la submucosa. En la subcapa interior, las fibras musculares están dispuestas circularmente alrededor del tubo digestivo. En la capa exterior, las fibras musculares están dispuestas longitudinalmente. Por debajo del nivel del diafragma, el recubrimiento de tejido conectivo exterior del sistema digestivo se denomina **peritoneo visceral**, que está conectado a través de varios pliegues con el **peritoneo parietal**, una hoja de tejido conectivo que reviste las paredes de las cavidades abdominal y pélvica. Los peritoneos visceral y parietal encierran parte del celoma, la **cavidad peritoneal**. La inflamación del peritoneo, denominada **peritonitis**, puede ser muy grave porque la infección puede difundirse a lo largo del peritoneo hacia la mayoría de los órganos abdominales.

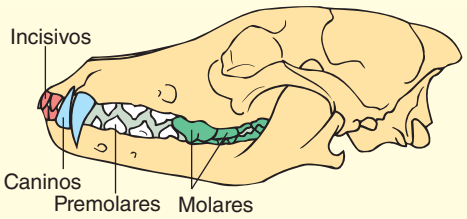
El procesamiento de alimentos empieza en la boca

Imagine que ha dado una gran mordida a una hamburguesa en un pan. La boca está especializada en la ingestión y en comenzar el proceso digestivo. La digestión mecánica empieza al morder, moler y masticar la carne y el pan con los dientes. A diferencia de los sencillos y agudos dientes de los peces, anfibios y reptiles, los dientes de los mamíferos varían en forma y tamaño y están especializados en realizar funciones específicas. Los **incisivos** en forma de cincel se usan para morder y cortar los alimentos, mientras que los largos y agudos **caninos** están adaptados para perforar a la presa y rasgar los alimentos (**FIGURA 47-6**). Las superficies planas de los **premolares** y los **molares** están especializadas en aplastar y moler.

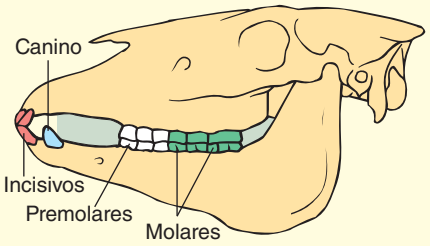
Cada diente está cubierto por **esmalte**, la sustancia más dura en el cuerpo (**FIGURA 47-7**). La mayor parte de los dientes consta de **dentina**, que es similar al hueso en composición y dureza. La **cavidad de la pulpa**, que está por debajo de la dentina, es un tejido conectivo suave que contiene vasos sanguíneos, vasos linfáticos y nervios.

Mientras los alimentos son desintegrados mecánicamente por los dientes, son humedecidos por la saliva. A medida que algunas de las moléculas de los alimentos se disuelven, es posible probar la comida.

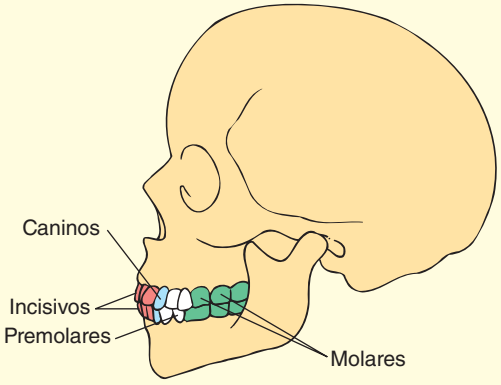
PUNTO CLAVE **Los dientes de un animal están adaptados para su modo de nutrición.**



(a) Carnívoro. El cráneo de un coyote muestra los incisivos y caninos agudos, adaptaciones para desgarrar carne.



(b) Herbívoro. Los caballos y otros herbívoros tienen incisivos (y algunas veces caninos) adaptados para cortar trozos de vegetación. Algunos herbívoros carecen de caninos. Las amplias superficies rugosas de los molares están adaptadas para moler material vegetal.



(c) Omnívoro. Los dientes de los humanos y otros omnívoros están adaptados para masticar una variedad de alimentos.

FIGURA 47-6 Los dientes y la dieta

(Recuerde del capítulo 43 que las papilas gustativas están localizadas sobre la lengua y otras superficies de la boca). Tres pares de **glándulas salivales** secretan cada día alrededor de un litro de saliva hacia la cavidad bucal. La saliva contiene una enzima, la **amilasa salival,** que empieza la digestión química de almidón en azúcar.

La faringe y el esófago conducen alimentos al estómago

Después de haber sido masticado y convertido en una masa denominada **bolo** alimenticio, el trozo de alimento es tragado; movido por la **faringe**

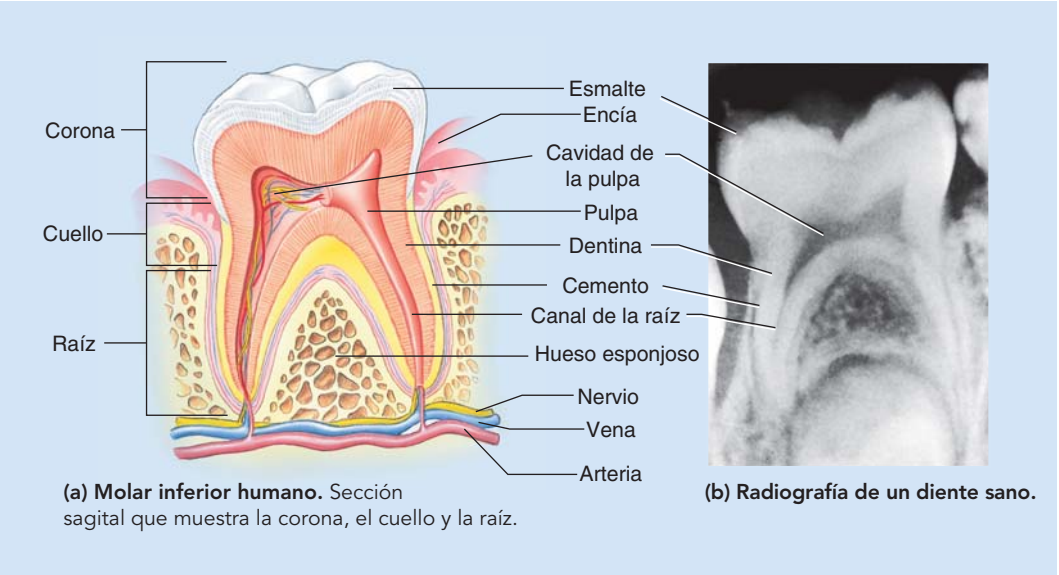


FIGURA 47-7 Estructura del diente

hacia el **esófago**. La faringe, o garganta, es un tubo muscular que funciona como el pasadizo entre el sistema respiratorio y el sistema digestivo. Al tragar, un pequeño apéndice de tejido, la **epiglotis**, cierra el paso hacia la vía respiratoria.

Ondas de peristalsis barren el bolo por la faringe y esófago hacia el estómago (**FIGURA 47-8**). Fibras musculares circulares en la pared del esófago se contraen alrededor de la parte superior del bolo y lo empujan hacia abajo. Casi al mismo tiempo, músculos longitudinales alrededor de la parte inferior del bolo y por abajo de él lo contraen, con lo cual el tubo se acorta.

Cuando el cuerpo está erguido, la fuerza de gravedad ayuda a mover el alimento por el esófago, aunque esta fuerza no es esencial. Los astronautas pueden comer en su ausencia, e inclusive si una persona está parada de cabeza, el alimento llega a su estómago.

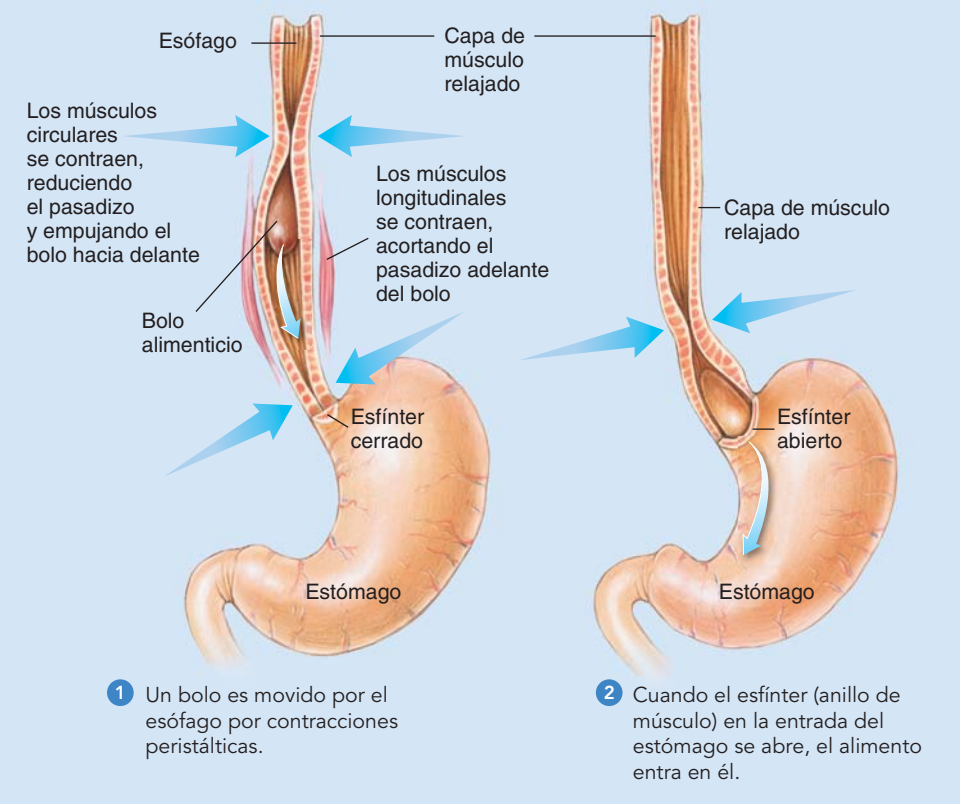


FIGURA 47-8 *Animada* Peristalsis

El alimento es digerido mecánica y enzimáticamente en el estómago

La entrada al gran **estómago** muscular suele estar cerrada por un anillo de músculo en el extremo inferior del esófago. Cuando una onda peristáltica pasa por el esófago, el músculo se relaja y el bolo entra al estómago (**FIGURA 47-9**). Cuando el estómago está vacío, se colapsa y asume una forma semejante a una salchicha. Los pliegues de la pared estomacal, denominados **pliegues**, otorgan al revestimiento interior un aspecto arrugado. A medida que entra el alimento, los pliegues se vuelven gradualmente lisos, lo que expande la capacidad del estómago a más de un litro.

El estómago está revestido por un simple epitelio columnar que secreta grandes cantidades de moco. Hoyos minúsculos indican las entradas hacia los millones de **glándulas gástricas**, que se extienden profundamente hacia el estómago. Las **células parietales** en las glándulas gástricas secretan ácido clorhídrico y *factor intrínseco*, una sustancia necesaria para la absorción adecuada de la vitamina B_{12}. Las **células principales** en las glándulas gástricas secretan **pepsinógeno**, un precursor de

PUNTO CLAVE La estructura del estómago está adaptada para su función de digerir alimentos; las glándulas gástricas en su mucosa secretan jugos digestivos y tres capas de músculo en la pared del estómago son importantes para digerir mecánicamente los alimentos.

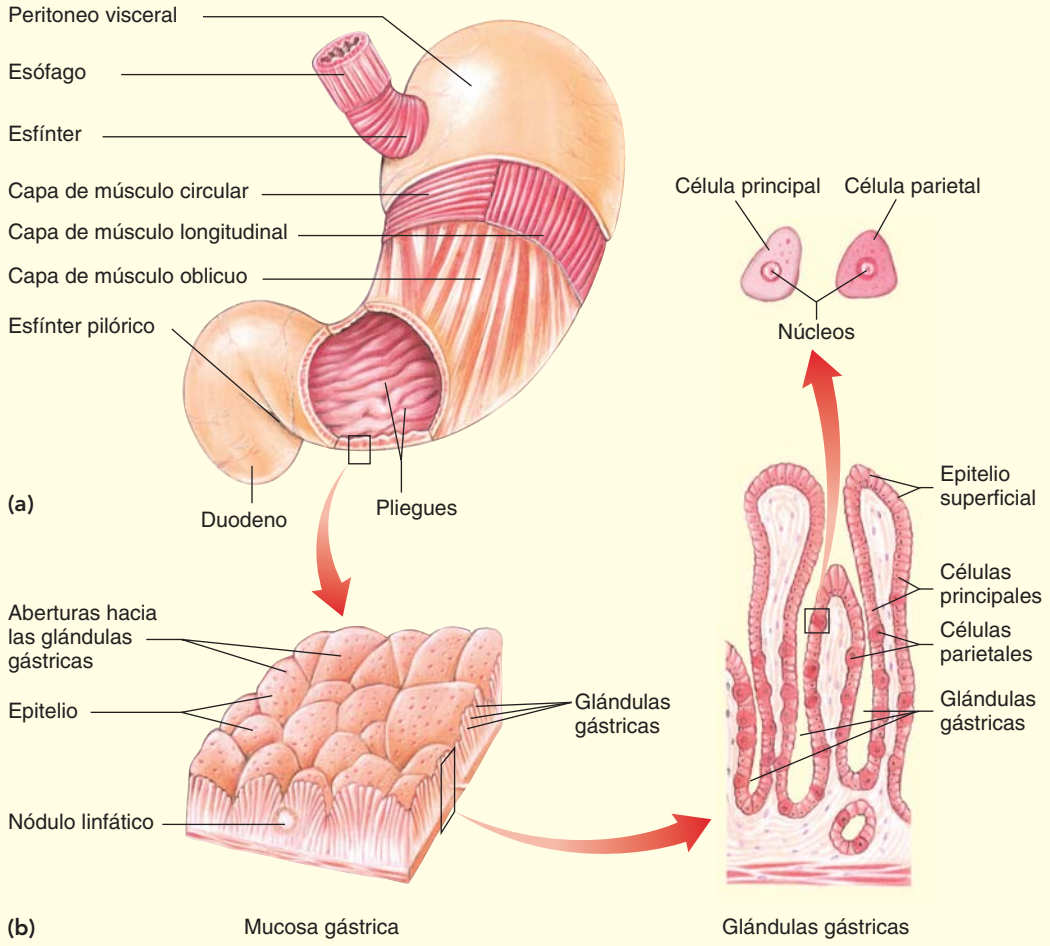


FIGURA 47-9 Estructura del estómago

El estómago está adaptado para digerir alimentos tanto mecánica como enzimáticamente. **(a)** La pared del estómago ha sido removida de manera progresiva para mostrar las capas de músculo y los pliegues. **(b)** Revestimiento del estómago y glándulas gástricas.

enzima inactivo. Cuando entra en contacto con el jugo gástrico ácido en el estómago, el pepsinógeno se convierte en pepsina, la enzima digestiva más activa del estómago. La **pepsina** hidroliza las proteínas, convirtiéndolas en polipéptidos cortos.

Varios mecanismos de protección impiden que el jugo gástrico digiera la pared del estómago. Las células de la mucosa gástrica secretan un moco alcalino que recubre la pared estomacal y neutraliza la acidez del jugo gástrico a lo largo del revestimiento. Además, las células epiteliales del revestimiento se ajustan estrechamente entre sí, evitando que el jugo gástrico se filtre entre ellas y hacia el tejido subyacente. Si algunas de las células epiteliales se dañan, son remplazadas rápidamente. De hecho, ¡alrededor de medio millón de estas células se pierde y es sustituido cada minuto!

Algunas veces estos mecanismos de protección funcionan mal y parte del revestimiento del estómago es digerido, dejando una herida abierta o **úlcera péptica**. Estas úlceras ocurren en el duodeno y algunas veces en la parte inferior del esófago. La bacteria *Helicobacter pylori* ha sido implicada como factor causante de úlceras (vea la figura 25-13). La *Helicobacter pylori* infecta las células secretoras de moco del revestimiento del estómago, disminuyendo el moco protector, lo cual puede conducir a úlceras pépticas o cáncer. Este tipo de infección responde a terapia con antibióticos.

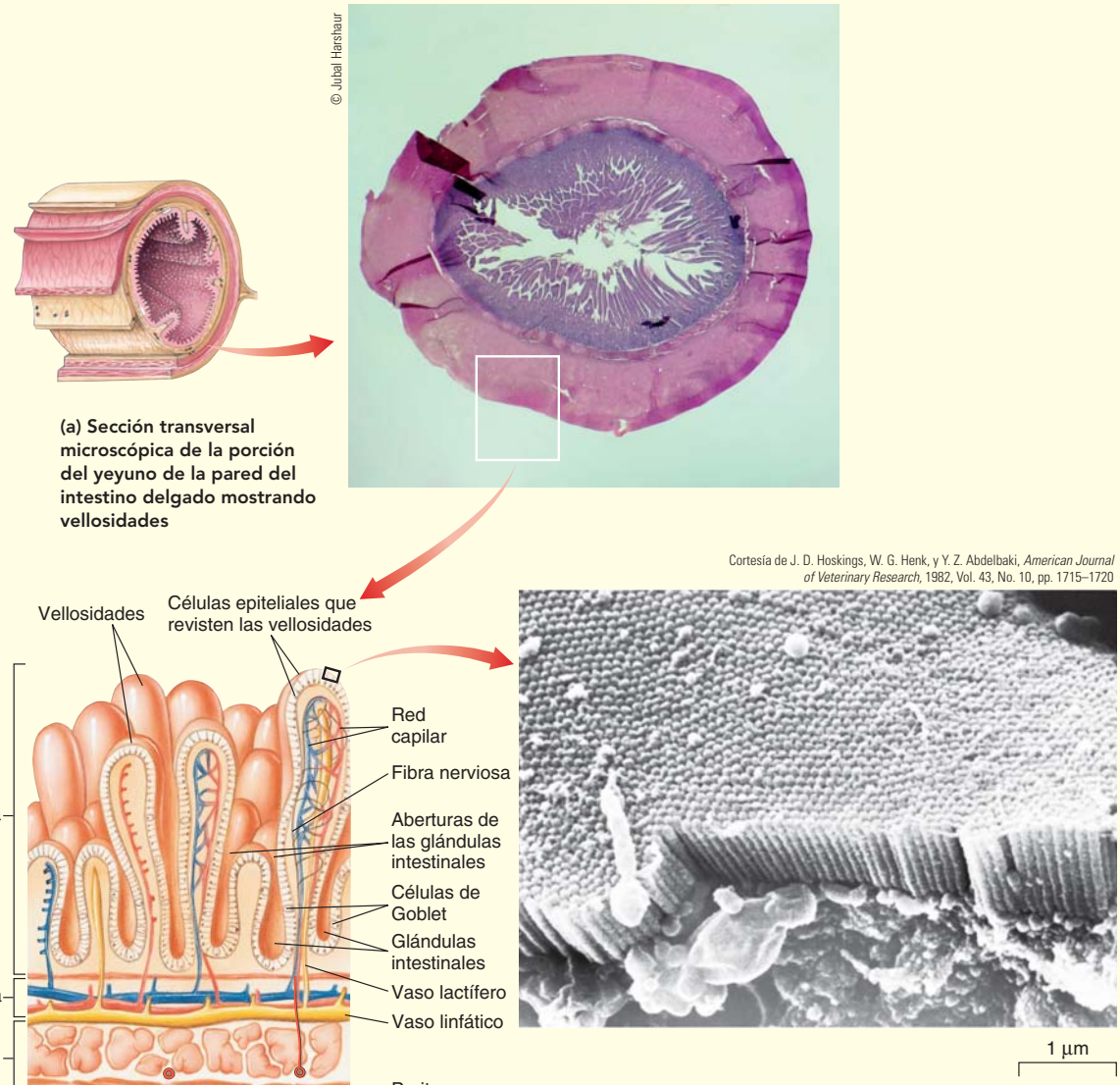
¿Qué cambios ocurren en una mordida de hamburguesa durante su permanencia de 3 a 4 horas en el estómago? El estómago se agita y degrada químicamente el alimento, por lo que éste asume la consistencia de una sopa espesa; el alimento parcialmente digerido se denomina **quimo.** La digestión de proteínas degrada a continuación la mayor parte de las proteínas de la hamburguesa a polipéptidos. La digestión del almidón en el pan en pequeños polisacáridos y maltosa continúa hasta que la amilasa salival es inactivada por el pH ácido del estómago. Durante un período de varias horas, las ondas peristálticas liberan el quimo en chorros hacia la salida del estómago, el **píloro**, y hacia el intestino delgado.

La mayor parte de la digestión enzimática se lleva a cabo en el intestino delgado

La digestión de alimentos es completada en el **intestino delgado** y los nutrientes son absorbidos a través de su pared. El intestino delgado, que mide entre 5 y 6 m de longitud, consta de tres regiones: el **duodeno**, el **yeyuno** y el **íleo**. La mayor parte de la digestión química se lleva a cabo en el duodeno, la primera porción del intestino delgado, y no en el estómago. Bilis del hígado y enzimas del páncreas se liberan hacia el duodeno, las cuales actúan sobre el quimo. Luego, enzimas producidas por las células epiteliales que revisten el duodeno catalizan los pasos finales en la digestión de los tipos de nutrientes más importantes.

El revestimiento del intestino delgado se ve aterciopelado debido a sus millones de diminutas proyecciones semejantes a dedos, las **vellosidades** intestinales (**FIGURA 47-10**). Éstas aumentan el área superficial del intestino delgado para la digestión y absorción de nutrientes. La superficie interna del intestino es incrementada aún más por **microvellosidades**, proyecciones de la membrana plasmática de las células epiteliales

PUNTO CLAVE **El área superficial digestiva y absorbente del intestino delgado aumenta bastante por los millones de vellosidades semejantes a dedos; el área superficial es incrementada aún más por microvellosidades sobre las células epiteliales de las vellosidades.**



(a) Sección transversal microscópica de la porción del yeyuno de la pared del intestino delgado mostrando vellosidades

(b) Vellosidades. Ampliación de una pequeña porción de la pared intestinal. Algunas de las vellosidades han sido abiertas para mostrar los vasos sanguíneos y linfáticos en su interior.

(c) Microvellosidades. Micrografía MEB de la superficie de una célula epitelial del revestimiento del intestino delgado que muestra las microvellosidades. El epitelio ha sido cortado verticalmente, permitiendo que las microvellosidades puedan ser vistas desde un lado y desde arriba.

FIGURA 47-10 Vellosidades y microvellosidades

columnares simples de las vellosidades. Alrededor de 600 microvellosidades sobresalen de la superficie expuesta de cada célula, otorgando al revestimiento epitelial una apariencia borrosa cuando se ven con un microscopio óptico.

Si el revestimiento intestinal fuese liso, como el interior de un tubo para agua, los alimentos se deslizarían por el intestino, por lo que muchos nutrientes valiosos no serían digeridos o absorbidos. Los pliegues en la pared del intestino, las vellosidades, junto con las microvellosidades incrementan el área superficial aproximadamente 600 veces. Si fuese posible desplegar y extender el revestimiento del intestino delgado de un adulto humano, su superficie sería casi igual a la de una cancha de tenis.

El hígado secreta bilis

El **hígado**, el órgano interno de mayor tamaño y también uno de los más complicados en el cuerpo, se encuentra en la parte superior derecha del abdomen, justo bajo el diafragma (**FIGURA 47-11**). El hígado secreta **bilis**, que digiere mecánicamente las grasas por medio de una acción semejante a la de un detergente (que se analiza en una sección posterior). La bilis consta de agua, sales biliares, pigmentos biliares, sales y lecitina (un fosfolípido). Puesto que no contiene enzimas digestivas, la bilis no digiere enzimáticamente los alimentos. La **vesícula biliar**, en forma de pera, almacena y concentra la bilis y la libera hacia el duodeno a medida que se necesita.

¡Una sola célula del hígado puede realizar más de 500 actividades metabólicas especializadas por separado! El hígado lleva a cabo estas funciones vitales:

1. Secreta bilis que digiere mecánicamente las grasas.
2. Ayuda a mantener la homeostasis al eliminar o añadir nutrientes a la sangre.
3. Transforma el exceso de glucosa en glucógeno y lo almacena.
4. Convierte el exceso de aminoácidos en ácidos grasos y urea.
5. Almacena hierro y ciertas vitaminas.
6. Desintoxica del alcohol y otras drogas y venenos.

El páncreas secreta enzimas digestivas

El **páncreas** es una glándula alargada que secreta tanto enzimas digestivas como hormonas que ayudan a regular el nivel de glucosa en la sangre. Las células que revisten los conductos pancreáticos secretan una solución alcalina rica en iones bicarbonato. Este jugo pancreático neutraliza la acidez estomacal en el duodeno y proporciona el pH óptimo para la acción de las enzimas pancreáticas. Las enzimas pancreáticas incluyen la **tripsina** y **quimiotripsina**, que digieren polipéptidos en dipéptidos; la **lipasa pancreática,** que degrada las grasas; la **amilasa pancreática,** que descompone casi todos los tipos de carbohidratos complejos, excepto la celulosa, en disacáridos; y la **ribonucleasa** y **desoxirribonucleasa**, que dividen el ácido ribonucleico (ARN) y el ácido desoxirribonucleico (ADN) en nucleótidos libres.

Los nutrientes son digeridos a medida que se mueven a lo largo del sistema digestivo

El quimo se mueve por el sistema digestivo por peristalsis, una mezcla de contracciones y movimientos de las vellosidades. A medida que los nutrientes en el quimo se mueven por el intestino delgado, entran en contacto con enzimas que los digieren (**TABLA 47-1**).

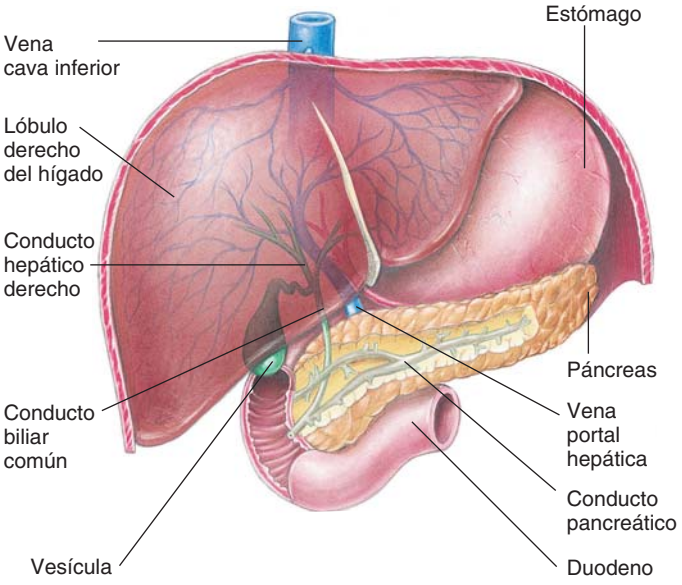


FIGURA 47-11 El hígado y el páncreas
La vesícula biliar almacena bilis del hígado. Observe los conductos que transportan bilis hacia la vesícula y el duodeno. El estómago ha sido desplazado para mostrar el páncreas, que secreta varias enzimas digestivas hacia el duodeno.

Los carbohidratos son digeridos en monosacáridos

Los polisacáridos, como almidón y glicógeno, son componentes importantes de los alimentos ingeridos por la mayoría de los animales. Las unidades de glucosa de estas grandes moléculas están conectadas por enlaces glicosídicos que unen el carbono 4 (o 6) de una molécula de glucosa con el carbono 1 de la molécula de glucosa adyacente. Estos enlaces son hidrolizados por **amilasas** que digieren los polisacáridos en la maltosa disacárida. Aunque la amilasa puede separar los enlaces α-glicosídicos presentes en el almidón y el glicógeno, no puede hacerlo con los enlaces β-glicosídicos presentes en la celulosa (vea las figuras 3-9 y 3-10).

La amilasa no puede romper el enlace entre las dos unidades de glucosa de la maltosa. Las enzimas producidas por las células que revisten el intestino delgado descomponen los disacáridos como la maltosa en monosacáridos. Por ejemplo, la **maltasa** divide la maltosa en dos moléculas de glucosa (vea la figura 3-8a). La hidrólisis ocurre mientras los disacáridos son absorbidos a través del epitelio del intestino delgado.

Las proteínas son digeridas en aminoácidos

Varias enzimas proteolíticas son secretadas hacia el sistema digestivo. Cada una rompe enlaces peptídicos en una o más ubicaciones específicas en una cadena de polipéptidos. La tripsina, secretada en una forma inactiva por el páncreas, es activada por una enzima denominada *enteroquinasa*. Luego, la tripsina activa la quimiotripsina y la carboxipeptidasa, así como tripsina adicional.

La pepsina, la tripsina y la quimiotripsina rompen ciertos enlaces peptídicos internos de las proteínas y los polipéptidos. La carboxipeptidasa elimina aminoácidos con grupos carboxilo libres y terminales del extremo de las cadenas polipeptídicas. Luego, las **dipeptidasas** liberadas por el duodeno separan los pequeños péptidos en aminoácidos.

TABLA 47-1 Resumen de la digestión

	Carbohidratos	Proteínas	Lípidos
Boca	Polisacáridos ↓ Amilasa salival Maltosa y polisacáridos pequeños		
Estómago	Su acción continúa hasta que el pH ácido inactiva la amilasa salival	Proteína ↓ Pepsina Polipéptidos cortos	
Intestino delgado	Polisacáridos no digeridos ↓ Amilasa pancreática Maltosa y otros disacáridos ↓ Maltasa, sacarasa, lactasa Monosacáridos	Polipéptidos ↓ Tripsina, quimiotripsina Polipéptidos y péptidos cortos ↓ Carboxipeptidasa, peptidasas, dipeptidasas Aminoácidos	Gotita de grasa ↓ Sales biliares Gotitas de grasa emulsionadas ↓ Lipasa pancreática Ácidos grasos y glicerol

Las grasas son digeridas en ácidos grasos y monoacilgliceroles

Los lípidos suelen ser ingeridos como grandes masas de triacilgliceroles (también conocidos como triglicéridos). Son digeridos principalmente dentro del duodeno por lipasa pancreática. Como muchas otras proteínas, la lipasa es soluble en agua, pero no así sus sustratos. Por tanto, la enzima puede atacar sólo las moléculas de grasa en la superficie de una masa de grasa. Las sales biliares actúan como detergentes, reduciendo la tensión superficial de las grasas. Su acción, denominada **emulsificación**, rompe grandes masas de grasa en gotas más pequeñas. La emulsificación incrementa bastante el área superficial de la grasa expuesta a la acción de la lipasa pancreática, aumentando así la velocidad de digestión de los lípidos.

Las condiciones en el intestino no suelen ser óptimas para la hidrólisis completa de lípidos en glicerol y ácidos grasos. En consecuencia, los productos de la digestión de lípidos incluyen monoacilgliceroles (monoglicéridos) y diacilgliceroles (diglicéridos), así como glicerol y ácidos grasos. Los triacilgliceroles no digeridos también permanecen, algunos de los cuales son absorbidos sin digestión.

Nervios y hormonas regulan la digestión

La mayoría de las enzimas digestivas son producidas sólo cuando hay comida en el sistema digestivo. La secreción de las glándulas salivales es totalmente controlada por el sistema nervioso, pero la secreción de otros jugos gástricos es regulada tanto por nervios como por hormonas. La pared del aparato digestivo contiene densas redes de neuronas. El llamado *sistema nervioso entérico* continúa regulando muchas actividades motoras y secretoras del sistema digestivo incluso si los nervios simpáticos y parasimpáticos hacia estos órganos están cortados. Muchos neuropéptidos presentes en el cerebro también son liberados por neuronas en el tracto digestivo y ayudan a regular la digestión. Por ejemplo, la *sustancia P* estimula la contracción de músculo liso del tracto digestivo y la encefalina lo inhibe (vea la tabla 41-2).

Varias hormonas, incluidas la **gastrina**, **secretina**, **colecistoquinina (CCK)** y el **péptido insulinotrópico dependiente de la glucosa (PIDG)**, ayudan a regular el sistema digestivo (**TABLA 47-2**). Estas hormonas son polipéptidos secretados por células endocrinas en la mucosa de ciertas regiones del tracto digestivo. Los investigadores están estu-

TABLA 47-2 Algunas hormonas que regulan la digestión

Hormona	Fuente	Tejido objetivo	Acciones	Factores que estimulan la liberación
Gastrina	Estómago (mucosa)	Estómago (glándulas gástricas)	Estimula las glándulas gástricas para secretar pepsinógeno y HCl; estimula la motilidad gástrica	Distensión del estómago por los alimentos; ciertas sustancias como proteínas parcialmente digeridas y cafeína
Secretina	Duodeno (mucosa)	Páncreas	Señala la secreción de bicarbonato de sodio	Quimo ácido que actúa sobre la mucosa del duodeno
		Hígado	Estimula la secreción de bilis	
		Estómago	Inhibe la secreción gástrica	
Colecistoquinina (CCK)	Duodeno (mucosa)	Páncreas	Estimula la liberación de enzimas digestivas	Presencia de ácidos grasos y proteínas parcialmente digeridas en el duodeno
		Vesícula biliar	Estimula el vaciado de bilis	
		Cerebro	Señala la saciedad	
Péptido insulinotrópico dependiente de la glucosa (PIDG)	Duodeno (mucosa)	Páncreas	Estimula la secreción de insulina	Presencia de glucosa en el duodeno

diando varios otros péptidos mensajeros que son importantes en la regulación de la actividad digestiva.

Como un ejemplo de la regulación del sistema digestivo, considere la secreción de jugo gástrico. Ver, oler, probar o inclusive pensar en comida provoca que el cerebro envíe señales neuronales a las glándulas gástricas en el estómago. Estas señales estimulan a esas glándulas para que secreten jugo gástrico. Además, cuando los alimentos distienden al estómago, receptores de dilatación envían señales neuronales a la médula. Luego, la médula envía mensajes a las células endocrinas en la pared del estómago que secretan gastrina. Esta hormona es absorbida hacia la sangre; estimula al estómago para liberar jugo gástrico y también estimula el vaciado gástrico y la motilidad intestinal.

La absorción se lleva a cabo principalmente por medio de las vellosidades del intestino delgado

Sólo pocas sustancias, agua, azúcares simples, alcohol y algunas drogas, son lo suficientemente pequeñas para ser absorbidas a través de la pared del estómago. La absorción de nutrientes es principalmente tarea de las vellosidades intestinales. Como se observa en la figura 47-10, la pared de una vellosidad es una sola capa de células epiteliales. Dentro de cada vellosidad hay una red de capilares y un vaso linfático central, denominado **vaso lactífero** o **vaso quilífero**.

Para llegar a la sangre (o linfa), una molécula nutriente debe pasar a través del revestimiento de una célula epitelial que reviste el intestino y a través de una célula que reviste un vaso sanguíneo o linfático. La absorción ocurre por una combinación de difusión simple, difusión facilitada y transporte activo. Debido a que la glucosa y los aminoácidos no pueden difundirse a través del revestimiento intestinal, deben ser absorbidos por transporte activo. La absorción de estos nutrientes está acoplada con el transporte activo de sodio (vea el capítulo 5). La fructosa es absorbida por difusión facilitada.

Los aminoácidos y la glucosa son transportados directamente hacia el hígado por la **vena portal hepática**. En el hígado, la vena se divide en una vasta red de diminutos senos sanguíneos, vasos semejantes a los capilares. A medida que la sangre rica en nutrientes se mueve lentamente por el hígado, los nutrientes y ciertas sustancias tóxicas son eliminados de la circulación.

Los productos de la digestión de lípidos son absorbidos por un proceso y ruta diferentes. Una vez que los ácidos grasos y los monoacilgliceroles entran en una célula epitelial en el revestimiento intestinal, vuelven a juntarse como triacilgliceroles en el retículo endoplasmático liso. Los triacilgliceroles, junto con el colesterol absorbido y los fosfolípidos, son empacados en gotitas de grasa cubiertas de proteína, denominadas **quilomicrones**.

Después de que son liberados en el fluido intersticial, los quilomicrones entran en el vaso quilífero (vaso linfático) de la vellosidad. Los quilomicrones son transportados en la linfa hacia las venas subclavias, donde la linfa y su contenido entran en la sangre. Alrededor de 90% de la grasa absorbida entra en la circulación de la sangre de esta forma indirecta. El resto, principalmente ácidos grasos de cadena corta como los que se encuentran en la mantequilla, es absorbido directamente hacia la sangre. Después de una dieta rica en grasa, la gran cantidad de quilomicrones en la sangre pueden otorgar al plasma un aspecto turbio, lechoso durante algunas horas. Los quilomicrones transportan grasas al hígado y otros tejidos.

La mayoría de los nutrientes en el quimo son absorbidos en el momento en que llegan al extremo del intestino delgado. Lo que queda (principalmente desechos) pasa a través del esfínter, la **válvula ileocecal**, hacia el intestino grueso.

El intestino grueso elimina los desechos

El material no digerido, como la celulosa de los alimentos vegetales, junto con el quimo no absorbido, pasa al **intestino grueso** (vea la figura 47-4). Aunque sólo mide alrededor de 1.3 m, esta parte del sistema digestivo se denomina "grueso" porque su diámetro es mayor que el del intestino delgado. El intestino delgado se une al intestino grueso en alrededor de 7 cm del extremo del intestino grueso, formando un saco cerrado: el **ciego**. El **apéndice vermiforme** se proyecta desde el extremo del ciego. (La apendicitis es una inflamación del apéndice). Herbívoros como los conejos poseen un gran ciego funcional que mantiene los alimentos mientras las bacterias digieren su celulosa. En los humanos, las funciones del ciego y del apéndice se ignoran, y estas estructuras suelen considerarse como órganos vestigiales.

Desde el ciego hasta el **recto** (la última porción del intestino grueso), el intestino grueso se conoce como **colon**. Las regiones del intestino grueso son: ciego, colon ascendente, colon transverso, colon descendente, colon sigmoide, recto y **ano**, la apertura para eliminar desechos.

En la medida en que el quimo pasa lentamente por el intestino grueso, de él se absorben agua y sodio, y gradualmente asume la consistencia de las heces normales. Las bacterias que habitan el intestino grueso son alimentadas por los últimos remanentes de los alimentos; a cambio, benefician a su huésped al producir vitamina K y ciertas vitaminas B que pueden ser absorbidas y usadas.

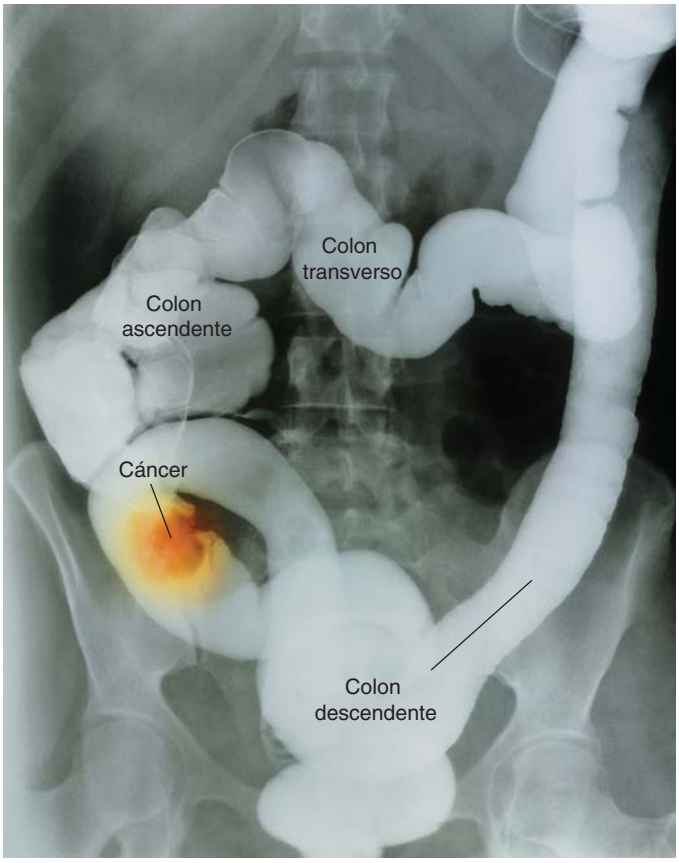
Es necesario hacer una distinción entre eliminación y excreción. La *eliminación* o *egestión* es el proceso de deshacerse de desechos digestivos: materia que no ha sido absorbida del sistema digestivo y no participó en las actividades metabólicas. En contraste, la *excreción* es el proceso de deshacerse de desechos metabólicos, lo cual en los mamíferos es principalmente la función de los riñones y pulmones. Sin embargo, el intestino grueso, *excreta* pigmentos biliares.

Cuando el quimo pasa por el intestino demasiado rápido, la **defecación** (expulsión de heces) se vuelve más frecuente y las heces son acuosas. Esta condición, denominada *diarrea*, puede ser ocasionada por la ansiedad, ciertos alimentos o patógenos que irritan el revestimiento intestinal. Una diarrea prolongada resulta en pérdida de agua y sales y conduce a la deshidratación; una condición grave, especialmente en infantes. El *estreñimiento* resulta cuando el quimo pasa por el intestino muy lentamente. Debido a que se elimina más agua del quimo, las heces pueden ser duras y secas. El estreñimiento es ocasionado a menudo por una dieta deficiente en fibra.

El cáncer colorrectal ocurre en el colon o recto (**FIGURA 47-12**). En los países occidentales, el cáncer colorrectal es el tercer tipo de cáncer más común y en Estados Unidos es la segunda causa más importante de fallecimiento por cáncer. Varios factores contribuyen al riesgo de desarrollar cáncer de colon, entre ellos se incluye la historia familiar, ciertos factores genéticos, fumar, inactividad física, abuso de alcohol y obesidad. Una dieta abundante en carne roja y procesada, y baja en fruta fresca, verduras, aves de corral y pescado parece incrementar el riesgo.

Repaso

- Suponga que está comiendo un sándwich de pollo. Enumere la secuencia de las estructuras por las que pasa un bocado en su camino por el sistema digestivo. ¿Qué ocurre en cada estructura?
- ¿Cuál es la función de las vellosidades? ¿Cómo funcionan?
- ¿Cuál es la función del páncreas?
- ¿Qué son los quilomicrones?



SPL/Photo Researchers, Inc.

FIGURA 47-12 **Cáncer de colon**
En esta radiografía del intestino grueso, el cáncer es evidente como una masa que se proyecta hacia el lumen del colon. El intestino grueso ha sido llenado con una suspensión de sulfato de bario, que hace visibles las irregularidades en la pared.

47.3 NUTRIENTES REQUERIDOS

OBJETIVOS DE APRENDIZAJE

6 Resumir los requerimientos nutricionales de carbohidratos dietéticos, lípidos y proteínas, y seguir el destino de la glucosa, los lípidos y los aminoácidos después de su absorción.

7 Describir las funciones nutricionales de las vitaminas, los minerales y los fitoquímicos.

Para los procesos metabólicos son necesarias cantidades adecuadas de nutrientes esenciales. Los animales requieren carbohidratos, lípidos, proteínas, vitaminas y minerales. Los nutriólogos están investigando actualmente compuestos vegetales denominados *fitoquímicos* que son importantes en la nutrición. Aunque el agua no se considera un nutriente en sentido estricto, es un componente dietético necesario. Es necesario ingerir bastante líquido para reemplazar los fluidos perdidos en la orina, el sudor, las heces y la respiración.

Los nutriólogos consideran nuevos datos y continuamente reexaminan las cantidades *relativas* de varios tipos de nutrientes recomendados para una dieta sana. Según la *Dietary Guidelines for Americans* del Departamento de Agricultura de Estados Unidos, entre 45% y 65% de las calorías deben provenir de carbohidratos, entre 20% y 35% de la grasa y de 10% a 35% de las proteínas.

Recuerde del capítulo 1 que el **metabolismo** incluye todos los procesos químicos que se llevan a cabo en el cuerpo. El metabolismo incluye procesos anabólicos y catabólicos. El **anabolismo** incluye los aspectos sintéticos del metabolismo, como la producción de proteínas y ácidos nucleicos. El **catabolismo** incluye procesos de descomposición, como la hidrólisis. Los nutriólogos miden el valor energético de los alimentos en kilocalorías, o simplemente Calorías. Una Caloría, escrita con C mayúscula, denota una **kilocaloría (kcal),** definida como la cantidad de calor necesaria para elevar la temperatura de un kilogramo de agua 1 grado Celsius.

Los carbohidratos proporcionan energía

Los azúcares y almidones son fuentes de energía importantes en la dieta humana. La mayoría de los carbohidratos son ingeridos en la forma de almidón y celulosa, ambos polisacáridos compuestos por largas cadenas de subunidades de glucosa. (Considere conveniente revisar el análisis de los carbohidratos en el capítulo 3). Los nutriólogos se refieren a los *polisacáridos* como "**carbohidratos complejos**". Los alimentos ricos en carbohidratos complejos incluyen arroz, papas, maíz y otros cereales gramíneos.

Cuando se come un exceso de alimentos ricos en carbohidratos, las células del hígado se llenan por completo con glicógeno y transforman el exceso de glucosa en ácidos grasos y glicerol. Las células del hígado convierten estos compuestos en triacilgliceroles y los envían a depósitos grasos del cuerpo para su almacenamiento.

Los carbohidratos refinados, como el pan y el arroz blancos, no son saludables porque el proceso de refinación elimina la fibra y muchas vitaminas y minerales. El proceso de refinación también produce una forma de almidón que el sistema digestivo descompone rápidamente en glucosa. El rápido incremento resultante en la concentración de glucosa en la sangre estimula al páncreas a liberar una gran cantidad de insulina. Esta hormona disminuye el nivel de glucosa en la sangre al señalar al hígado y los músculos la eliminación de glucosa de la sangre. Cuando los niveles de glucosa e insulina son altos, los niveles de triacilglicerol suben y la concentración de lipoproteína de alta densidad (LAD, el colesterol bueno) disminuye. Estos eventos metabólicos pueden conducir a enfermedad cardiovascular y a un aumento en el riesgo de padecer diabetes tipo 2 (que se analiza en al capítulo 49).

La *fibra* dietética disminuye la concentración de colesterol en la sangre y está asociada con un menor riesgo de enfermedad cardiovascular y diabetes. La **fibra** es principalmente una mezcla de celulosa y otros carbohidratos indigeribles. La fibra dietética se obtiene al comer frutas, verduras y granos enteros. La dieta en Estados Unidos es baja en fibra debido a la escasa ingesta de frutas y verduras y el uso de harina refinada. Incrementar la fibra en la dieta ofrece varios beneficios para la salud. La fibra estimula la sensación de estar satisfecho (saciedad) después de haber comido, por lo que es útil para tratar la obesidad.

Los lípidos proporcionan energía y se usan para elaborar moléculas biológicas

Las células usan lípidos ingeridos para suministrar energía y para hacer una variedad de compuestos lipídicos, como componentes de membranas celulares, hormonas esteroides y sales biliares. Las personas ingieren alrededor de 98% de los lípidos dietéticos en la forma de triacilgliceroles (triglicéridos). (Recuerde del capítulo 3 que un triacilglicerol es una molécula de glicerol combinada químicamente con tres ácidos grasos; vea la figura 3-12b). Los triacilgliceroles pueden estar saturados; es decir, cargados completamente con átomos de hidrógeno, o sus ácidos grasos

pueden estar monoinsaturados (con un solo enlace doble en su molécula) o poliinsaturados (con dos o más enlaces dobles en su molécula).

Tres ácidos grasos poliinsaturados (linoleico, linolénico y araquidónico) son ácidos grasos esenciales que los humanos deben tomar de los alimentos. Dados éstos y suficientes nutrientes no lipídicos, el cuerpo puede elaborar todos los compuestos lipídicos (incluidos grasas, colesterol, fosfolípidos y prostaglandinas) que requiere. La dieta media en Estados Unidos proporciona por mucho más colesterol que el máximo diario recomendado de 300 mg. Altas fuentes de colesterol incluyen la yema de los huevos, la mantequilla y la carne.

¿Cómo son transportados los lípidos? Recuerde que los quilomicrones transportan lípidos del intestino al hígado y otros tejidos. Cuando los quilomicrones circulan por la sangre, la enzima **lipasa lipoproteína** descompone los triacilgliceroles. Luego, los ácidos grasos y el glicerol pueden ser tomados por las células. Lo que queda del quilomicrón, un remanente integrado principalmente por colesterol y proteína, es tomado por el hígado.

Las células del hígado vuelven a reempacar el colesterol y los triacilgliceroles. Estos lípidos son unidos a proteínas y transportados como grandes complejos moleculares denominados **lipoproteínas**. Algo de colesterol en plasma es transportado por **lipoproteínas de alta densidad**, o LAD (el colesterol "bueno"), pero la mayoría es transportada por **lipoproteínas de baja densidad**, o LBD (el colesterol "malo"). Las LBD entregan el colesterol a las células. Para que éstas tomen a las lipoproteínas de baja densidad, una proteína (apoliproteína B) en la superficie de las LBD debe unirse con una proteína **receptora de LBD** sobre la membrana plasmática (vea la figura 5-23). Después de unirse, las LBD entran a la célula, y su colesterol y otros componentes son utilizados. Cuando los niveles de colesterol son altos, las lipoproteínas de alta densidad reúnen el exceso de colesterol y lo transportan al hígado. Las LAD disminuyen el riesgo de sufrir enfermedad cardiovascular.

Cuando son necesarias, las grasas almacenadas son hidrolizadas en ácidos grasos y liberados hacia la sangre. Antes de que las células pueden usar estos ácidos grasos como combustible, son desintegrados en compuestos más pequeños y combinados con la coenzima A para formar moléculas de acetil coenzima A (acetil CoA; **FIGURA 47-13**). La acetil CoA entra en el ciclo del ácido cítrico (vea el capítulo 8). La conversión de ácidos grasos en acetil CoA se lleva a cabo en el hígado mediante un proceso denominado *oxidación β*.

Para su transporte a las células, la acetil coenzima A es transformada en uno de tres tipos de *cuerpos cetónicos* (cetonas de cuatro carbonos). Normalmente el nivel de cuerpos cetónicos en la sangre es bajo, pero en ciertas condiciones anormales, como inanición y diabetes mellitus, el metabolismo de las grasas se incrementa tremendamente. Entonces los cuerpos cetónicos son producidos tan rápidamente que su nivel en la sangre se vuelve excesivo, lo cual puede hacer a la sangre demasiado ácida. Este equilibrio interrumpido del pH puede conducir a la muerte.

¿Cuál es la relación entre la grasa y la ingesta de colesterol y la enfermedad cardiovascular? Los lípidos desempeñan un papel crucial en el desarrollo de la aterosclerosis, una enfermedad progresiva en que las arterias son obstruidas por materia grasa (vea el capítulo 44). Las lipoproteínas de baja densidad son la principal fuente del colesterol que se acumula en las paredes de las arterias. El tipo de grasa consumida, así como otros factores dietéticos y de estilo de vida, son importantes. Una persona puede promover una proporción saludable entre lipoproteínas de alta densidad y lipoproteínas de baja densidad al hacer ejercicio regularmente, seguir una dieta sana, mantener un peso corporal idóneo (la obesidad aumenta los niveles de LBD y de triacilglicerol) y no fumar.

En general, los alimentos de origen animal son ricos tanto en grasas saturadas como en colesterol, mientras que la mayoría de los alimentos de origen vegetal contienen grasas no saturadas y están libres de colesterol. La mantequilla contiene muchas grasas saturadas. Los aceites vegetales poliinsaturados de uso común son de maíz, soya y cártamo. Las grasas monoinsaturadas aumentan los niveles de LAD, así como el ácido esteárico, la grasa saturada en el chocolate. Los aceites de oliva, canola y cacahuate contienen grandes cantidades de grasas monoinsaturadas. Los aceites de pocas plantas, incluyendo el aceite de palma y el de coco, son altos en grasas saturadas. Los ácidos grasos omega 3 (que se encuentran en el pescado y algunos aceites vegetales) disminuyen los niveles de LBD y desempeñan otros papeles de protección en la disminución del riesgo de enfermedad cardiaca coronaria.

Una dieta alta en grasas saturadas y colesterol aumenta los niveles de colesterol hasta en 25%. Debido a que las grasas poliinsaturadas disminuyen el nivel de colesterol, ahora muchas personas cocinan con aceites vegetales en vez de hacerlo con mantequilla y tocino, beben leche descremada en vez de leche entera, y comen helados bajos en grasa. Algunas personas usan margarina en lugar de mantequilla. Sin embargo, durante el proceso de producción de muchas margarinas, los aceites vegetales son parcialmente hidrogenados (algunos de los carbonos aceptan hidrógeno para volverse totalmente saturados). Durante la hidrogenación, algunos enlaces

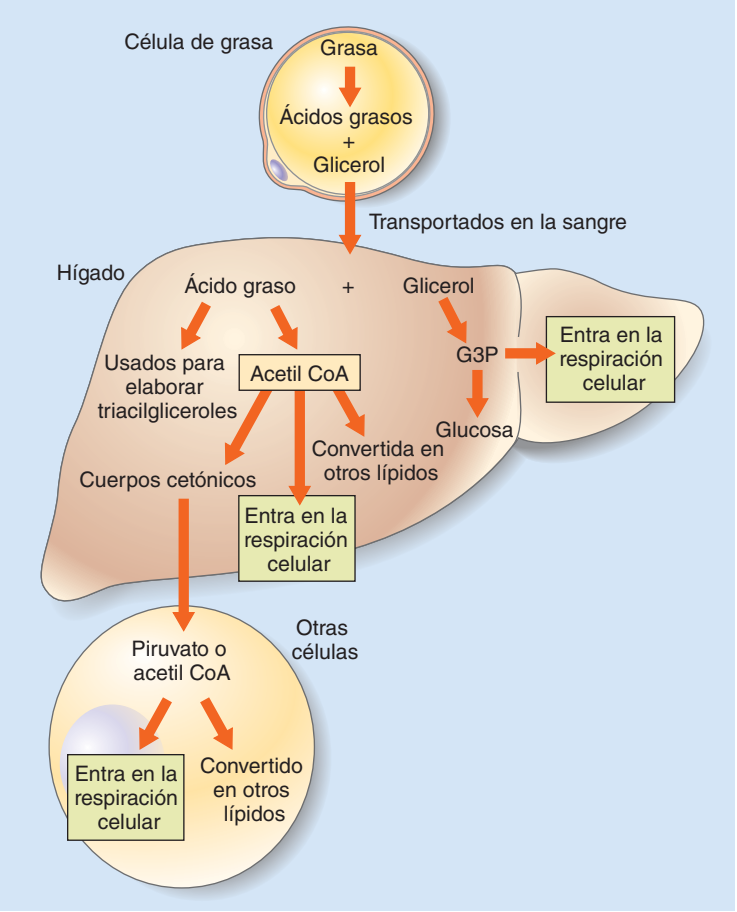


FIGURA 47-13 **Cómo usa la grasa el cuerpo**

El hígado convierte el glicerol y los ácidos grasos en compuestos que se usan como combustible en la respiración celular. Recuerde del capítulo 8 que el G3P es gliceraldehído-3-fosfato.

dobles son transformados de una disposición *cis* a una *trans* (vea la figura 3-3b), formando **ácidos grasos *trans***; cuanto más dura es la margarina, más alto es el contenido de ácido graso *trans*.

Las preocupaciones de salud se han incrementado porque los ácidos grasos *trans* aumentan el colesterol LBD en la sangre y disminuyen las LAD. Muchos alimentos procesados, incluidos pasteles, rosquillas, galletas dulces y saladas, así como papas fritas, contienen ácidos grasos *trans*.

Aunque algunas grasas, como los ácidos grasos *trans* y las grasas saturadas no son saludables; otros, como los ácidos grasos omega 3 y la grasa monoinsaturada, promueven la salud. Los inuits en Groenlandia tienen dietas extremadamente altas en grasa. No obstante, debido a que su grasa dietética es rica en ácidos grasos omega 3, tienen baja incidencia de enfermedades cardiacas.

Las proteínas sirven como enzimas y como componentes estructurales de las células

Las proteínas son bloques de construcción esenciales de las células, sirven como enzimas y se usan para elaborar compuestos esenciales como receptores, hemoglobina y miosina. El consumo de proteínas constituye un indicador de la condición económica de un país (o persona) porque la proteína de alta calidad tiende a ser el más costoso y menos disponible de los nutrientes. En muchas partes del mundo, la pobreza de proteínas es uno de los problemas de salud más apremiantes.

Las proteínas ingeridas son degradadas en el sistema digestivo en pequeños péptidos y aminoácidos. De los alrededor de 20 aminoácidos importantes en la nutrición, aproximadamente 9 (10 en los niños) no pueden ser sintetizados en absoluto por los humanos, o por lo menos no en cantidades suficientes para satisfacer las necesidades del cuerpo. La dieta debe suministrar estos **aminoácidos esenciales** (vea el capítulo 3).

Las *proteínas completas*, las que contienen la distribución más apropiada de aminoácidos para la nutrición humana, se encuentran en pescado, carne, nueces, huevos y leche. Algunos alimentos, como la gelatina y las legumbres (soya, frijoles, guisantes, cacahuates), contienen una elevada proporción de proteína. Sin embargo, no incluyen todos los aminoácidos esenciales o no los contienen en las proporciones nutricionales idóneas. La mayoría de las proteínas vegetales son deficientes en uno o más aminoácidos esenciales. Las fuentes más saludables de proteínas son: pescado, pollo, nueces y legumbres.

Los aminoácidos que circulan en la sangre son tomados por las células y usados para la síntesis de proteínas. El hígado elimina el exceso de aminoácidos de la circulación. Las células del hígado desaminan los aminoácidos; es decir, remueven el grupo amino (**FIGURA 47-14**). Durante la desaminación se produce amoniaco a partir del grupo amino. El amoniaco, que es tóxico a altas concentraciones, es convertido en urea y excretado del cuerpo. La cadena de carbono restante del aminoácido (denominada *cetoácido*) puede convertirse en carbohidrato o lípido y usarse como combustible o almacenarse. Es por esto que la gente que sigue dietas altas en proteínas puede ganar peso si come demasiado.

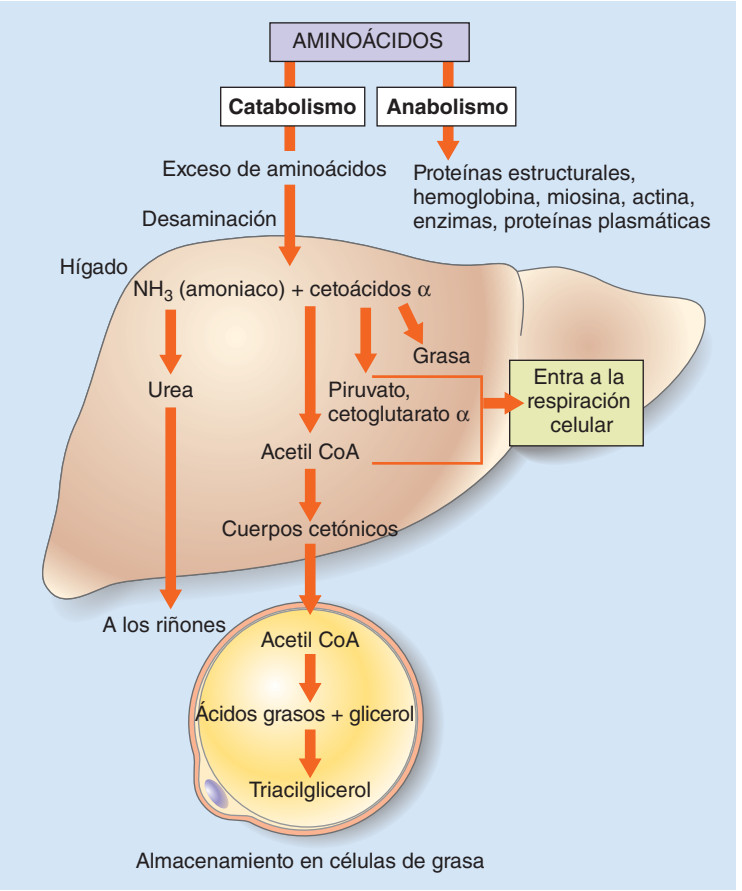


FIGURA 47-14 **Cómo usa las proteínas el cuerpo**
El hígado desempeña un papel central en el metabolismo de las proteínas. La desaminación de aminoácidos y la conversión de los grupos amino en urea se lleva a cabo ahí. Además, muchas proteínas son sintetizadas en el hígado. Observe que una persona puede ganar peso en una dieta alta en proteínas porque el exceso de aminoácidos puede transformarse en grasa.

Las vitaminas son compuestos orgánicos esenciales para el metabolismo normal

Las vitaminas son compuestos orgánicos necesarios en la dieta en cantidades relativamente bajas para el funcionamiento bioquímico normal (vea el capítulo 7). Los nutriólogos dividen las vitaminas en dos grupos principales. Las **vitaminas solubles en grasa** incluyen las vitaminas A, D, E y K. Las **vitaminas solubles en agua** son las vitaminas B y C. Las frutas y las legumbres son fuentes ricas en vitaminas. En la **TABLA 47-3** se presentan las fuentes, funciones y consecuencias en caso de deficiencia de la mayoría de las vitaminas.

Los profesionales de la salud debaten la conveniencia de tomar grandes cantidades de ciertas vitaminas específicas, como la vitamina C para prevenir los resfriados o la vitamina E como protección contra enfermedades vasculares. Algunos estudios sugieren que la vitamina A (presente en legumbres amarillas y verdes) y la vitamina C (que se encuentra en cítricos y tomates) ayuda a protegerse contra ciertas formas de cáncer. Todavía no se comprenden todos los papeles bioquímicos desempeñados por las vitaminas o las interacciones entre varias vitaminas y otros nutrientes. Se sabe que, como la deficiencia en vitaminas, grandes sobredosis de éstas pueden ser dañinas. Dosis moderadas de vitaminas B y C son excretadas en la orina, pero excedentes de las vitaminas solubles en grasa no son excretadas fácilmente y pueden acumularse hasta niveles dañinos.

Los minerales son nutrientes inorgánicos

Los **minerales** son nutrientes inorgánicos ingeridos en la forma de sales disueltas en alimentos y agua (**TABLA 47-4**). Las personas necesitan cier-

TABLA 47-3 Las vitaminas

Las vitaminas y la Ingesta Diaria Recomendada (*RDA) en Estados Unidos	Acciones	Efecto de la deficiencia	Fuentes
Soluble en grasa			
Vitamina A, retinol 5000 IU†	Se convierte en retinal, esencial para la visión normal y para el crecimiento y la diferenciación de células, reproducción, inmunidad	Retraso del crecimiento, ceguera nocturna, millones de niños en el mundo están en riesgo de padecer ceguera debido a deficiencia de vitamina A	Hígado, leche fortificada, vegetales anaranjados y verdes, como zanahorias y brócoli, frutas anaranjadas como el melón
Vitamina D, calciferol 400 IU	Promueve la absorción de calcio y fósforo del sistema digestivo, esencial para el crecimiento normal y el mantenimiento de los huesos.	Huesos débiles, deformaciones óseas, raquitismo en niños, osteomalacia en adultos	Aceites de pescado, yema de huevo, leche fortificada, mantequilla, margarina, salmón
Vitamina E, tocoferoles 30 UI	Antioxidante, protege los ácidos grasos no saturados y las membranas celulares	Aumento en el catabolismo de ácidos grasos no saturados, de modo que no se cuenta con los suficientes para el mantenimiento de las membranas celulares, prevención del crecimiento normal, daño en nervios	Aceites vegetales poliinsaturados, nueces, verduras de hoja verde, productos de grano entero
Vitamina K, alrededor de 80 mcg‡	Síntesis de proteínas de coagulación y de proteínas importantes en la producción de huesos	Tiempo de coagulación prolongado	Normalmente proporcionada por bacterias intestinales; verduras de hoja verde, legumbres
Soluble en agua			
Vitamina C, ácido ascórbico 60 mg	Síntesis de colágeno, antioxidante, necesario para la síntesis de algunas hormonas y neurotransmisores, importante en la función inmunológica	Escorbuto (las heridas sanan muy lentamente y las cicatrices se vuelven débiles y se abren, crecen o no sanan apropiadamente), supresión del sistema inmunológico	Cítricos, fresas, tomates, hortalizas de hoja, col
Vitaminas del complejo B			
Vitamina B_1, tiamina 1.5 mg	La forma activa es una coenzima en muchos sistemas enzimáticos, importante en el metabolismo de carbohidratos y aminoácidos	Beriberi (debilitamiento del músculo cardiaco, crecimiento del lado derecho del corazón, trastornos en los sistemas nervioso y digestivo); común en alcohólicos	Hígado, levadura, granos enteros o enriquecidos, carne, verduras de hoja verde
Vitamina B_2, riboflavina 1.7 mg	Usado para elaborar coenzimas (p. ej., FAD), esencial en la respiración celular	Dermatitis, inflamación y agrietamiento en las comisuras de los labios; confusión	Hígado, leche, huevos, verduras de hoja verde, granos enriquecidos
Niacin, 20 mg	Componentes de coenzimas importantes (NAD^+ y $NADP^+$), esencial para la respiración celular	Pelagra (dermatitis, diarrea, síntomas mentales, debilidad muscular, fatiga)	Hígado, pollo, atún, verduras de hoja verde, granos enriquecidos
Vitamina B_6, piridoxina 2 mg	Su derivado es coenzima en muchas reacciones en el metabolismo de aminoácidos	Dermatitis, disturbios en el sistema digestivo; convulsiones	Carne, granos enteros, legumbres, verduras de hoja verde
Ácido pantoténico, 10 mg	Constituyente de la coenzima A (importante en el metabolismo celular)	Deficiencia extremadamente rara	Carne, granos enteros, legumbres
Folato, 400 mcg	Coenzima necesaria para la síntesis del ácido nucleico y para la maduración de glóbulos rojos	Un tipo de anemia, ciertos defectos de nacimiento, incremento en el riesgo de enfermedad cardiovascular, deficiencia en alcohólicos, fumadores y embarazadas	Hígado, legumbres, verduras de hoja verde oscuro, jugo de naranja, granos
Biotina, 30 mcg	Coenzima importante en el metabolismo	Deficiencia rara, depresión, irritación de la piel, convulsiones	Producida por bacterias intestinales; hígado, chocolate, yema de huevo
Vitamina B_{12}, 2.4 mcg	Coenzima importante en el metabolismo, contiene cobalto	Un tipo de anemia	Hígado, carne, pescado, huevos, queso

*RDA (Ingesta Diaria Recomendada) es la tolerancia dietética recomendada, establecida por la Food and Nutrition Board of the National Research Council de Estados Unidos, para mantener una buena nutrición en adultos saludables.

†Unidad internacional: la cantidad que produce un efecto biológico específico y es internacionalmente aceptada como una medida de la actividad de la sustancia.

‡mcg = microgramos.

tos minerales, entre ellos sodio, cloro, potasio, calcio, fósforo, magnesio, manganeso y azufre, en cantidades de 100 mg o más diariamente. Éstos se denominan *minerales principales.* Varios otros, como hierro, cobre, yodo, flúor y selenio, son **elementos traza** o microelementos, minerales que se requieren en cantidades menores a 100 mg al día.

Los minerales son componentes necesarios de los tejidos y fluidos del cuerpo. El contenido de sal (alrededor de 0.9% en el plasma) es vital para mantener el equilibrio de fluidos del cuerpo y debido a que las sales se pierden del cuerpo diariamente en sudor, orina y heces, es necesario remplazarlas por ingesta dietética. El cloruro de sodio (sal de mesa común) es la sal que más se necesita en la sangre y otros fluidos del cuerpo. Su deficiencia resulta en deshidratación. El hierro es el mineral del que suele haber más deficiencia en la dieta. De hecho, la carencia de hierro es uno de los problemas nutricionales más extendidos en el mundo.

Los antioxidantes protegen contra los oxidantes

Los procesos celulares normales que requieren oxígeno producen **oxidantes**, moléculas altamente reactivas como radicales libres, peróxidos y superóxidos. Los **radicales libres**, moléculas o iones con uno o más pares de electrones no apareados, también son generados por radiación

TABLA 47-4 Algunos minerales importantes y sus funciones

Mineral	Funciones	Fuentes; comentarios
Calcio	El mineral principal en los huesos y dientes, esencial para la coagulación normal de la sangre, función muscular, función nerviosa, y regulación de actividades celulares	Leche y otros productos lácteos, pescado, verduras de hoja verde; los huesos sirven como depósito de calcio
Fósforo	Realiza más funciones que cualquier otro mineral; componente estructural del hueso; componente del ATP, ADN, ARN y fosfolípidos	Carne, productos lácteos, cereales
Azufre	Componente de muchas proteínas y vitaminas	Alimentos altos en proteínas como carne, pescado, legumbres, nueces
Potasio	Principal ion positivo dentro de las células, importante en la contracción muscular y función nerviosa	Carne, leche, frutas, verduras, granos
Sodio	Principal ion positivo en el fluido intersticial, importante en el equilibrio de fluidos, transmisión neuronal	Muchos alimentos, sal de mesa; se ingiere demasiado en la dieta promedio de los estadunidenses, las cantidades excesivas pueden contribuir a alta presión arterial
Cloro	Principal ion negativo en el fluido intersticial, importante en el equilibrio de fluidos y en el balance ácido-base	Muchos alimentos, sal de mesa
Magnesio	Necesario para función muscular y nerviosa normal	Nueces, granos enteros, verduras de hoja verde, mariscos, chocolate
Cobre	Componente de varias enzimas; esencial para la síntesis de hemoglobina	Hígado, huevos, harina de trigo integral, frijoles
Yodo	Componente de las hormonas tiroideas (hormonas que incrementan la tasa metabólica), su deficiencia resulta en bocio (agrandamiento anormal de la glándula tiroides)	Mariscos, sal yodada, verduras cultivadas en suelos ricos en yodo
Manganeso	Activa muchas enzimas	Cereales integrales, nueces, verduras de hoja verde; absorción deficiente de parte del intestino
Hierro	Componente de la hemoglobina y mioglobina, enzimas respiratorias importantes (citocromos), y otras enzimas esenciales para el transporte de oxígeno y la respiración celular; su deficiencia resulta en anemia y puede perjudicar la función cognitiva	El mineral que parece tener una alta probabilidad de ser deficiente en la dieta. Buenas fuentes: carne (especialmente hígado), pescado, nueces, yema de huevo, legumbres, fruta seca
Flúor	Componente de huesos y dientes, hace resistentes a los dientes contra el pudrimiento, su exceso ocasiona diente moteado	Pescado; en áreas donde no existe naturalmente, el flúor puede ser agregado a las redes municipales de abastecimiento de agua (fluoración)
Zinc	Cofactor para al menos 70 enzimas, ayuda a regular la síntesis de ciertas proteínas, necesario para el crecimiento y reparación de tejidos; su deficiencia está asociada con pérdida del apetito, función inmunológica deprimida, crecimiento retrasado en los niños	Carne, pescado, leche, yogur, granos, verduras
Selenio	Antioxidante (cofactor de una peroxidasa que descompone los peróxidos), parece que protege contra el cáncer de próstata.	Mariscos, huevos, carne, granos integrales

ionizante, fumar tabaco y otras formas de contaminación del aire. Los oxidantes dañan el ADN, las proteínas y los ácidos grasos insaturados al arrebatarles electrones. El daño al ADN provoca mutaciones que pueden producir cáncer, y daño a los ácidos grasos insaturados puede perjudicar las membranas celulares. Se considera que los radicales libres contribuyen a la aterosclerosis al provocar la oxidación del colesterol LBD. El daño oxidativo al cuerpo durante muchos años contribuye al proceso de envejecimiento.

Las células tienen **antioxidantes** que destruyen los radicales libres y otras moléculas reactivas. Los antioxidantes en los tejidos incluyen ciertas enzimas; por ejemplo, catalasa y peroxidasa. Su acción requiere minerales como selenio, zinc, manganeso y cobre. Ciertas vitaminas (vitamina C, vitamina E y vitamina A) tienen una fuerte actividad antioxidante. Las vitaminas A y E protegen las membranas celulares de los radicales libres. Además, una variedad de *fitoquímicos* son poderosos antioxidantes (se analizan en la siguiente sección).

Los nutriólogos recomiendan incrementar el consumo de antioxidantes en la dieta al comer frutas, legumbres y otros alimentos ricos en ellos. Aún se ignora si los suplementos antioxidantes son útiles.

Los fitoquímicos desempeñan papeles importantes en el mantenimiento de la salud

Una dieta que incluye todos los nutrientes esenciales no proporciona los mismos beneficios para la salud que una también rica en fruta y verduras. Los ingredientes faltantes son los **fitoquímicos**, compuestos vegetales que promueven la salud. Muchos fitoquímicos son antioxidantes. Por ejemplo, los *licopenos*, responsables del color rojo de los tomates, son poderosos antioxidantes. Los *flavonoides*, que se encuentran en el cacao, especialmente en el chocolate oscuro, son antioxidantes que también parecen disminuir la presión arterial, el colesterol y mejoran la salud cardiovascular en otras formas.

Los nutriólogos han comenzado a investigar intensamente los fitoquímicos. Algunas clases importantes de fitoquímicos son los carotenoides (que incluyen vitamina A y licopeno) en frutas y verduras bastante pigmentadas como las zanahorias y los tomates; los flavonoides en bayas, hierbas, verduras, cebada, soya, té negro y verde, y cacao; isotiocianatos e índoles en el brócoli y otras verduras crucíferas; y compuestos organosulfurados en ajo y cebolla. En países asiáticos donde las dietas son bajas en grasa y altas en soya y té verde, la incidencia de cáncer de mama, próstata y colorrectal es baja.

Las dietas ricas en frutas y verduras disminuyen la incidencia de enfermedad cardiaca y ciertos tipos de cáncer. Algunos estudios comparativos de dietas en varios países sugieren que la ingesta de frutas y verduras puede ser más importante que las diferencias en grasa dietética. Sin embargo, los nutriólogos estiman que en Estados Unidos sólo alrededor de 1 de cada 11 personas ingiere diariamente la dieta recomendada de entre 2 y 6.5 tazas de frutas y verduras al día (el equivalente de 4 a 13 porciones). En Estados Unidos, el National Fruit and Vegetable Program (una asociación de los sectores público y privado que incluye organismos gubernamentales, industriales y grupos sin fines de lucro) promueve una iniciativa de salud pública conocida como Fruit & Veggies-More Matters. Este grupo está comprometido en aumentar el número de porciones diarias de frutas y verduras con base en directrices dietéticas reales.

Repaso

- ¿Cómo afectan al cuerpo los carbohidratos complejos?
- ¿Cuál es la función de la glucosa? ¿Y de los aminoácidos esenciales?
- ¿Cuál es la función de las lipoproteínas de alta densidad (LAD)?
- ¿Qué medidas puede tomar el lector para disminuir su riesgo de padecer una enfermedad cardiaca?

47.4 METABOLISMO ENERGÉTICO

OBJETIVOS DE APRENDIZAJE

8 Contrastar la tasa metabólica basal con la tasa metabólica total; escribir las ecuaciones básicas de energía para mantener el peso del cuerpo y describir las consecuencias de alterarlas en cualquier dirección.

9 Identificar los componentes de las vías regulatorias que median la ingesta de alimentos y la homeostasis energética.

10 En términos generales, describir los efectos de la mala nutrición, incluyendo la sobrealimentación y la desnutrición.

La cantidad de energía liberada por el cuerpo por unidad de tiempo es una medida de su **tasa metabólica**. Mucha de la energía gastada por el cuerpo termina convirtiéndose en calor. La tasa metabólica puede expresarse en kilocalorías de energía calorífica gastada al día o como un porcentaje por arriba o por abajo de un nivel normal estándar.

La **tasa metabólica basal (TMB)** es el ritmo al que el cuerpo libera calor como resultado de descomponer moléculas de combustible. La TMB es el costo básico de vida del cuerpo; es decir, la tasa de uso de energía en condiciones de reposo. Esta energía se requiere para mantener las funciones del cuerpo, como la contracción del corazón, la respiración y el funcionamiento de los riñones. La **tasa metabólica total** de una persona es la suma de su TMB y la energía que usa para llevar a cabo actividades diarias. Un obrero tiene una mayor tasa metabólica total que un ejecutivo de cuentas que está inactivo la mayor parte del día y no hace ejercicio de manera regular.

Un hombre de talla mediana que no hace ejercicio y que permanece sentado frente a un escritorio gasta alrededor de 2100 kcal diarias (las mujeres gastan menos energía). Si los alimentos que come la persona diariamente también contienen más o menos la misma cantidad de kilocalorías, el cuerpo estará en un estado de balance energético; es decir, la entrada de energía es igual a la salida de ésta. Este concepto es en extremo importante porque el peso del cuerpo permanece constante cuando:

entrada de energía = salida de energía

Cuando la salida de energía es mayor que la entrada de energía, la grasa almacenada es quemada y el peso del cuerpo disminuye. Las personas ganan peso cuando la energía que toman en alimento es mayor que la que gastan en actividades diarias; en otras palabras, cuando:

entrada de energía > salida de energía

El metabolismo energético es regulado por señalización compleja

El hipotálamo regula el metabolismo energético y la ingesta de alimentos. Los biólogos han identificado varias moléculas de señalización que constituyen complejas vías de señalización que implican el hipotálamo y el sistema digestivo. Por ejemplo, varios reguladores del apetito indican comer o dejar de hacerlo. Cuando el estómago está vacío, secreta la hormona peptídica **grelina,** que estimula el apetito. La grelina activa neuronas en el hipotálamo que producen al neurotransmisor estimulante del apetito **neuropéptido Y (NPY)**.

El tracto gastrointestinal libera varios péptidos que señalan la saciedad y suprimen la ingesta de alimentos. El **péptido YY**, secretado por el intestino, señala al hipotálamo dejar de secretar NPY. La disminución de NPY reduce el vaciado gástrico. Otros compuestos que señalan la saciedad incluyen la hormona gastrointestinal *colecistoquinina* (CCK) y las *melanocortinas* liberadas por el hipotálamo.

La **leptina** y la **insulina** también son críticas en la regulación del metabolismo energético. La leptina, una hormona liberada por el tejido adiposo, es importante para regular el peso normal del cuerpo. La leptina envía señales a los centros en el cerebro sobre el estado de las reservas de energía en el tejido adiposo. Luego, el cerebro ajusta la conducta de alimentación y el metabolismo energético. La hormona pancreática insulina es secretada cuando la concentración de glucosa y otros nutrientes aumenta después de comer. La insulina estimula a las células, especialmente las del hígado, musculares y grasas, a tomar glucosa de la sangre y usarla o almacenarla. Las acciones de la insulina inhiben la secreción de NPY por parte del hipotálamo. Así, la insulina inhibe la ingesta adicional de alimentos.

El hipotálamo integra la entrada de estas moléculas de señalización con otra información, como la concentración de nutrientes que circulan en la sangre. Luego, el cerebro envía señales que ajustan el comportamiento alimenticio y el metabolismo de modo que la homeostasis de las grasas almacenadas y el metabolismo de combustible se mantengan. Cuando se dispone de alimento y las reservas de energía son idóneas, el uso de energía aumenta y las reservas de grasa se movilizan. La ingesta de energía y la producción de glucosa en el hígado son inhibidas. Por el contrario, cuando la ingesta de alimento es baja, como durante una dieta o hambruna, el hipotálamo incrementa la secreción de neuropéptido Y. El apetito aumenta y el metabolismo disminuye, acciones que ayudan a restaurar la homeóstasis energética.

La obesidad es un problema nutricional grave

La sobrealimentación puede ocasionar mala nutrición. La **obesidad**, la acumulación excesiva de grasa corporal, es una forma de desnutrición grave que se ha convertido en un problema de proporciones epidémicas en sociedades opulentas. La Organización Mundial de la Salud considera a la obesidad entre los problemas de salud más importantes en todo el mundo. La obesidad contribuye con alrededor de 300,000 muertes al año en Estados Unidos y es la segunda causa de muerte más importante que puede ser evitada (sólo después de fumar). Es un factor de riesgo importante de enfermedad cardiaca, diabetes mellitus, ciertos tipos de cáncer (incluyendo el de mama y colon), hipertensión, osteoartritis, y enfermedades del hígado y la vesícula biliar. En el bastante conocido estudio Framingham de más de 2000 hombres, quienes sufrían 20% de sobrepeso tenían una tasa de mortalidad significativamente más alta derivada de todas las causas.

El **índice de masa corporal** (**IMC**), se usa ahora en todo el mundo como una medida del tamaño del cuerpo, es un índice del peso en relación con la estatura. Se calcula al dividir el cuadrado del peso (kg^2) entre la altura (m). El equivalente en Estados Unidos es 4.89 veces el peso (lb) dividido entre el cuadrado del peso (ft^2). Un adulto cuyo IMC está entre 25 y 29.9 es considerado con sobrepeso. Un adulto que tiene un IMC de 30 o más es considerado obeso. En Estados Unidos aproximadamente 33% de los adultos tiene sobrepeso y alrededor de 34% son obesos. Se estima que 17% de los niños y adolescentes estadunidenses tienen sobrepeso.

Cada persona parece tener un **punto de equilibrio**, o estado estable, alrededor del cual se regula el peso corporal. Llevar una dieta puede ser difícil porque cuando el IMC disminuye por debajo de un punto de equilibrio, los mecanismos de conservación de energía se activan y el gasto de energía decrece.

Muchos factores afectan el peso

Además de una disposición de moléculas de señalización que afectan el metabolismo energético y el peso corporal, los investigadores han identificado varias mutaciones genéticas que afectan la ingesta de alimentos y la homeostasis energética. Por ejemplo, los ratones con un alelo mutado en el gen *ob* se vuelven gravemente obesos. El producto normal del gen *ob* es la leptina. Cuando los investigadores inyectan leptina en ratones gravemente obesos, el apetito de éstos disminuye y su uso de energía aumenta. Pierden peso, principalmente por pérdida de grasa corporal (**FIGURA 47-15**). Por desgracia, la mayoría de los humanos obesos son resistentes a la acción de la leptina.

El número de células de grasa en el adulto parece ser determinado principalmente por la cantidad de grasa almacenada durante la infancia y la juventud. Cuando una persona es alimentada en exceso al inicio de su vida, se forman cantidades anormalmente grandes de células de grasa. Más tarde en la vida, estas células de grasa pueden estar totalmente abastecidas con un exceso de lípidos o pueden reducir su tamaño, pero siempre están presentes. Se cree que las personas con tales cantidades incrementadas de células de grasa están en mayor riesgo de sufrir obesidad que aquellas cuyas cantidades son normales.

Comer activa el circuito de recompensa de dopamina en el cerebro. (Recuerde que este circuito también es activado en la adicción a las drogas). La cantidad de dopamina liberada corresponde a la intensidad del placer experimentado al comer. Una hipótesis sostiene que las personas obesas pueden tener un sistema de recompensa de dopamina deficiente. Comen en exceso para compensar lo anterior y pueden desarrollar adicción por los alimentos.

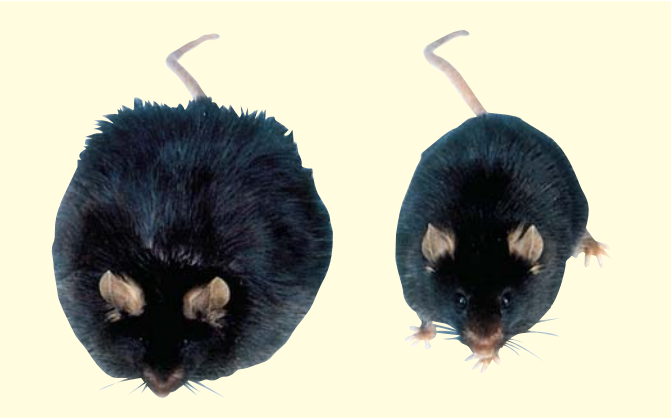
Aunque muchos factores presentes en la obesidad son hereditarios, el comportamiento es críticamente importante. Dietas altas en calorías y la falta de ejercicio conducen a la obesidad, y los factores psicológicos afectan estos comportamientos. Un estilo de vida sedentario combinado con la fácil disponibilidad de alimentos ricos en energía contribuye a agravar el problema. Un investigador describió de manera ingeniosa las raíces del problema de la obesidad como la combinación de "chips de computadora y papas fritas". Por cada 9.3 kcal de alimentos en exceso tomados en el cuerpo, se almacena alrededor de 1 g de grasa. (Un exceso de aproximadamente 140 kcal, menos de una pieza de caramelo común, por día durante un mes resulta en una ganancia de 454 g de peso).

Los investigadores han identificado objetivos para el tratamiento de la obesidad

A medida que los investigadores descubren los mecanismos genéticos y bioquímicos que regulan el metabolismo energético, proporcionan objetivos potenciales para el desarrollo de tratamientos farmacológicos para la obesidad. Los siguientes son algunos de los muchos objetivos para la acción de medicamentos que constituyen el foco de la investigación: (1) reducir el apetito de modo que la ingesta de alimentos disminuya, (2) bloquear la absorción de grasa, (3) desacoplar el metabolismo de la producción de energía de modo que la energía alimentaria se disipe como calor (consulte *Preguntas acerca de: Transporte de electrones y calor*, en el capítulo 8) y (4) bloquear los receptores de moléculas que envían señales que conducen a un incremento en el almacenamiento de energía.

La desnutrición puede provocar graves problemas de salud

Millones de personas no tienen suficientes alimentos o no tienen una dieta balanceada. Las personas que padecen *desnutrición* están mal alimentadas. Pueden sentirse débiles, se cansan fácilmente y son bastante sensibles a infecciones como resultado de una función inmunológica deprimida. Suele haber una deficiencia de hierro, calcio y vitamina A, pero los aminoácidos esenciales son los nutrientes con mayor déficit en la dieta. Millones de personas padecen una salud deficiente y resistencia disminuida a enfermedades debido a la falta de proteínas. El desarrollo físico y mental de los niños es retrasado cuando estos componentes básicos de las células no existen en la dieta. Debido a que los cuerpos de estos niños no pueden elaborar los anticuerpos (que son proteínas) y las células necesarias para combatir infecciones, las enfermedades comunes en los niños, como sarampión, tosferina y varicela, a menudo son fatales en menores que padecen desnutrición proteica.



© 1995 Amgen Inc.

FIGURA 47-15 Efecto de la leptina

Ratones con gen *ob* mutante antes (*izquierda*) y después (*derecha*) del tratamiento con leptina.

P. Pittet/United Nations Food and Agricultural Organization

FIGURA 47-16 Deficiencia proteica

Millones de niños padecen kwashiorkor, una enfermedad provocada por grave deficiencia proteica. Observe el vientre hinchado, que resulta de un desbalance de fluidos.

En niños pequeños, la desnutrición proteica grave resulta en una condición conocida como **kwashiorkor**. Esta palabra ashanti (de África occidental) significa "primero-segundo". Se refiere a la situación en que una madre desteta a un primer niño cuando nace un hermano más pequeño. Luego, al primer niño se le proporciona una dieta con cereal rico en almidón o yuca, que es deficiente en proteínas. El crecimiento se retrasa, los músculos se debilitan y se desarrolla edema (como se observa en el vientre inflamado); el niño se vuelve apático y anémico, con un deterioro del metabolismo (**FIGURA 47-16**). Sin aminoácidos esenciales, no es posible elaborar las enzimas digestivas, de modo que lo poco de proteína que se ingiere no puede digerirse. Las deficiencias en elementos traza y antioxidantes también se han relacionado con el desarrollo de kwashiorkor.

Repaso

- Escriba una ecuación que describa el balance energético y explique lo que ocurre cuando la ecuación es modificada en cualquier dirección.
- ¿Qué es el índice de masa corporal (IMC)?
- ¿Cuál es la función de la grelina? ¿Y de la leptina?

RESUMEN: ENFOQUE EN LOS OBJETIVOS DE APRENDIZAJE

47.1 *(página 1013)*

1 Describir el procesamiento de alimentos, que incluye la ingestión, digestión, absorción y egestión o eliminación, y comparar el sistema digestivo de un cnidario (como la hidra) con el de una lombriz de tierra y un vertebrado.

- La **nutrición** es el proceso de tomar y usar alimentos. La **alimentación** es la selección, adquisición e ingestión de alimentos; es decir, tomar alimento en el cuerpo. La **digestión** es el proceso de desintegración mecánica y química de los alimentos. Los nutrientes pasan por el revestimiento del sistema digestivo y hacia el cuerpo por **absorción**. Los alimentos que no son digeridos y absorbidos son descargados del cuerpo por **egestión** o **eliminación**.
- En cnidarios y platelmintos, los alimentos son digeridos en la cavidad gastrovascular. Ésta tiene una abertura que funciona como boca y ano. En invertebrados más complejos y en todos los vertebrados, el sistema digestivo es un tubo completo con una abertura en cada extremo. La digestión se lleva a cabo conforme los alimentos pasan por el tubo. Varias partes del sistema digestivo están especializadas en realizar funciones específicas.

CENGAGENOW™ **Aprenda más sobre los varios sistemas digestivos al hacer clic en la figura en CengageNOW.**

47.2 *(página 1016)*

2 Seguir la vía que una carne ingerida recorre a través del sistema digestivo humano y describir la estructura y función de cada órgano implicado.

- La digestión mecánica y enzimática de los carbohidratos comienza en la boca. Los dientes de los mamíferos incluyen **incisivos**, que están adaptados para morder y cortar alimentos; **caninos,** adaptados para desgarrar alimentos; **premolares** y **molares** adaptados para aplastar y moler. Tres pares de **glándulas salivales** secretan saliva, que contiene la enzima **amilasa salival** que digiere el almidón.
- Cuando el alimento es tragado, es impulsado a través de la **faringe** y el **esófago**. Un **bolo** alimenticio es desplazado a lo largo del sistema digestivo por **peristalsis**, ondas de contracción muscular que empujan a los alimentos.
- En el **estómago**, los alimentos son digeridos mecánicamente por agitación vigorosa, y las proteínas son digeridas enzimáticamente por la acción de pepsina en el jugo gástrico. Los **pliegues** son dobleces de la pared estomacal que se expanden en la medida que el estómago se llena de alimentos. Las **glándulas gástricas** secretan ácido clorhídrico y **pepsinógeno**, el precursor de la pepsina.
- Después de varias horas, una sopa de alimentos parcialmente digeridos, denominada **quimo**, sale del estómago a través del **píloro** y entra al **intestino delgado** en chorros. La mayor parte de la digestión enzimática se lleva a cabo en el **duodeno**, que produce varias enzimas digestivas y recibe secreciones del hígado y el páncreas.
- El **hígado** produce **bilis**, que emulsiona las grasas. El **páncreas** libera enzimas que digieren carbohidratos, lípidos y proteínas, así como ARN y ADN. La **amilasa pancreática** digiere carbohidratos complejos. La **lipasa pancreática** degrada las grasas, y la **tripsina** y la **quimiotripsina** digieren polipéptidos en dipéptidos.
- El **intestino grueso**, que consta del **ciego**, **colon**, **recto** y **ano**, es responsable de eliminar los desechos no digeridos. También incuba bacterias que producen vitamina K y ciertas vitaminas B.

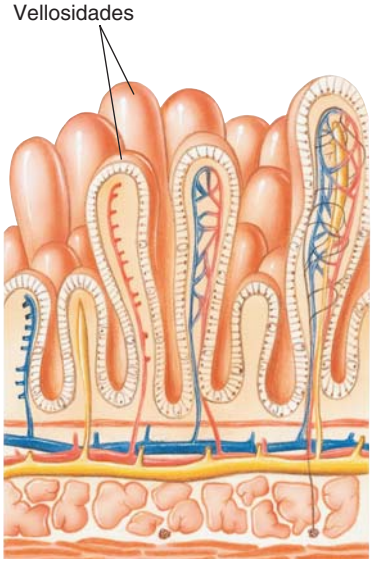
CENGAGENOW™ **Aprenda más sobre la digestión humana al hacer clic en la figura en CengageNOW.**

3 Seguir paso a paso la digestión de los carbohidratos, proteínas y lípidos.

- Los nutrientes en el quimo son digeridos enzimáticamente cuando se mueven por el tracto digestivo. Los polisacáridos son digeridos en el disacárido maltosa por la amilasa salival y pancreática. La **maltasa** en el intestino delgado divide la maltosa en glucosa, el producto más importante de la digestión de carbohidratos.
- Las proteínas son separadas por la pepsina en el estómago y por enzimas proteolíticas en el jugo pancreático. Las **dipeptidasas** dividen los péptidos pequeños en aminoácidos.
- Los lípidos son emulsionados por las sales biliares y luego hidrolizadas por la lipasa pancreática.

4 Describir las adaptaciones estructurales que incrementan el área superficial del sistema digestivo.

- El área superficial del intestino delgado se agranda bastante por los pliegues en su pared; por **vellosidades** intestinales, proyecciones alargadas de la mucosa; y por **microvellosidades**, proyecciones de la membrana plasmática de las células epiteliales de las vellosidades.



5 Comparar la absorción de lípidos con la absorción de otros nutrientes.

- Los nutrientes son absorbidos a través de las delgadas paredes de las vellosidades intestinales. La **vena portal hepática** transporta aminoácidos y glucosa al hígado.
- Los ácidos grasos y monoacilgliceroles entran en las células epiteliales del revestimiento intestinal, donde vuelven a juntarse para formar triacilgliceroles. Son empacados en **quilomicrones**, gotas pequeñas que también contienen colesterol y fosfolípidos que están cubiertos por una capa de proteínas. El sistema linfático transporta los quilomicrones a la circulación sanguínea.

47.3 *(página 1024)*

6 Resumir los requerimientos nutricionales de carbohidratos dietéticos, lípidos y proteínas, y seguir el destino de la glucosa, los lípidos y los aminoácidos después de su absorción.

- La mayoría de los carbohidratos son ingeridos en la forma de polisacáridos: almidón y celulosa. Los polisacáridos se conocen como **carbohidratos complejos**. La **fibra** es principalmente una mezcla de celulosa y otros carbohidratos no digeribles. Los carbohidratos se usan principalmente como fuente de energía. La concentración de glucosa en la sangre es cuidadosamente regulada. El exceso de glucosa se almacena como glicógeno y también puede ser transformada en grasa.
- Los lípidos se usan para proporcionar energía, formar componentes de membranas celulares y sintetizar hormonas esteroides y otras sustancias lipídicas. La mayoría de los lípidos son ingeridos en la forma de triacilgliceroles. Los ácidos grasos son convertidos en moléculas de acetil coenzima A, que entra en el ciclo del ácido cítrico. El exceso de ácidos grasos es convertido en triacilglicerol y almacenado como grasa.
- Los lípidos son transportados como grandes complejos moleculares denominados **lipoproteínas**. Las **lipoproteínas de baja densidad (LBD)** suministran colesterol a las células. Las **lipoproteínas de alta densidad (LAD)** reúnen el exceso de colesterol y lo transportan al hígado.
- Las proteínas sirven como enzimas y son componentes estructurales esenciales de las células. La mejor distribución de aminoácidos esenciales se encuentra en las proteínas completas de los alimentos de origen animal. El exceso de aminoácidos es desaminado por células en el hígado. Los grupos amino son convertidos en urea y excretados en la orina; los cetoácidos restantes son convertidos en carbohidratos y usados como combustible, o son transformados en lípidos y almacenados en células de grasa.

7 Describir las funciones nutricionales de las vitaminas, los minerales y los fitoquímicos.

- Las **vitaminas** son compuestos orgánicos requeridos en pequeñas cantidades para muchos procesos bioquímicos. Muchas sirven como componentes de coenzimas. Las **vitaminas solubles en grasa** incluyen las vitaminas A, D, E y K. Las **vitaminas solubles en agua** son las vitaminas B y C.
- Los **minerales** son nutrientes inorgánicos ingeridos como sales disueltas en alimentos y agua. Los **elementos traza** son minerales necesarios en cantidades menores a 100 mg al día.
- Los **fitoquímicos** son compuestos vegetales que promueven la salud. Muchos fitoquímicos son **antioxidantes** que destruyen a los **oxidantes**, que son moléculas reactivas, como los **radicales libres**. Estas moléculas dañan al ADN, las proteínas y los ácidos grasos insaturados al arrebatarles electrones.

47.4 *(página 1029)*

8 Contrastar la tasa metabólica basal con la tasa metabólica total; escribir las ecuaciones básicas de energía para mantener el peso del cuerpo y describir las consecuencias de alterarlas en cualquier dirección.

- La **tasa metabólica basal (TMB)** es el costo de la vida metabólica del cuerpo. La **tasa metabólica total** es la TMB más la energía usada para realizar las actividades diarias.
- Cuando la entrada de energía (kilocalorías) es igual a la salida de energía, el peso del cuerpo permanece constante. Cuando la salida de energía es mayor que la entrada de energía, el peso del cuerpo disminuye. Cuando la entrada de energía excede a la salida de energía, el peso del cuerpo aumenta.

9 Identificar los componentes de las vías regulatorias que median la ingesta de alimentos y la homeostasis energética.

- La ingesta de alimentos y el metabolismo energético son regulados por vías complejas de moléculas de señalización.
- La **grelina** y el **neuropéptido Y (NPY)** estimulan el apetito. El péptido YY, la colecistoquinina (CCK) y las melanocortinas señalan la saciedad.
- La hormona **leptina** señala al cerebro sobre el estado de las reservas de energía en el tejido adiposo. La leptina y la **insulina** inhiben la ingesta de alimentos.

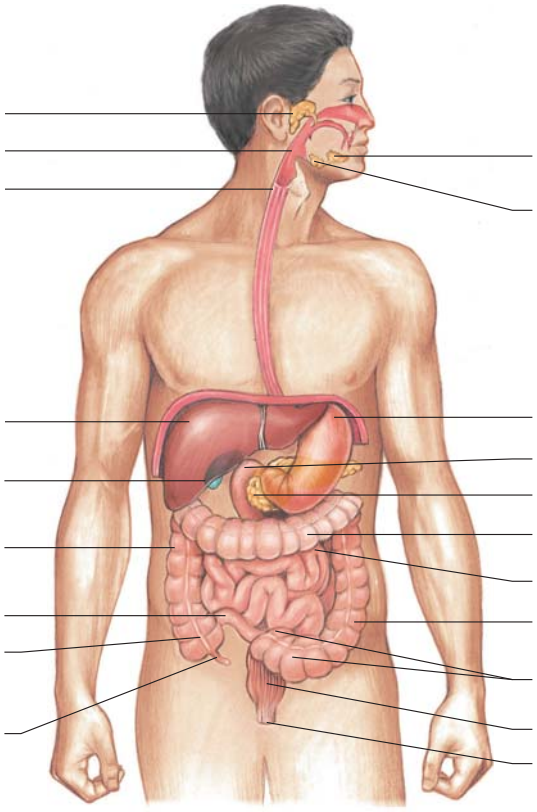
CENGAGENOW™ **Aprenda más sobre las leptinas y el peso corporal al hacer clic en la figura en CengageNOW.**

10 En términos generales, describir los efectos de la mala nutrición, incluyendo la sobrealimentación y la desnutrición.

- En la **obesidad**, un exceso de grasa se acumula en los tejidos adiposos. La obesidad es un factor importante en varios trastornos graves, incluyendo enfermedad cardiaca y diabetes mellitus. Una persona gana peso al tomar más energía, en la forma de kilocalorías, de la que gasta en actividad. Los genes, las moléculas de señalización que afectan el metabolismo energético y ciertos comportamientos contribuyen a la obesidad.
- Millones de personas padecen desnutrición, una forma de mala nutrición que provoca cansancio y función inmunológica deprimida. Los aminoácidos esenciales son los nutrientes que más a menudo son deficientes en la dieta.

EVALÚE SU COMPRENSIÓN

1. Los dientes adaptados para aplastar y moler son los (a) incisivos (b) caninos (c) premolares y molares (d) incisivos y premolares (e) caninos y molares
2. La capa de tejido que recubre el lumen del tracto digestivo es (a) la capa muscular (b) el peritoneo visceral (c) el peritoneo parietal (d) la mucosa (e) la submucosa
3. ¿Cuáles de las siguientes son glándulas digestivas accesorias? (a) glándulas salivales (b) páncreas (c) hígado (d) a, b y c (e) a y b
4. Ordene los siguientes en la secuencia correcta.
   1. estómago 2. esófago 3. faringe 4. intestino delgado 5. colon
   (a) 2, 3, 1, 4, 5 (b) 3, 2, 1, 5, 4 (c) 3, 2, 5, 1, 4 (d) 2, 3, 1, 5, 4 (e) 3, 2, 1, 4, 5
5. La amilasa es producida por (a) el páncreas y las glándulas salivales (b) el estómago y el páncreas (c) el colon y las glándulas salivales (d) el hígado y el páncreas (e) el duodeno y el páncreas
6. ¿Qué secuencia describe con más precisión la digestión de proteínas?
   1. dipéptido 2. aminoácido 3. proteína 4. polipéptido 5. glicerol
   (a) 4, 3, 1, 2 (b) 3, 4, 1, 2 (c) 3, 4, 1, 5 (d) 4, 3, 5, 1, 2 (e) 2, 1, 4, 5
7. El área superficial del intestino delgado es incrementada por (a) pliegues en su pared (b) vellosidades (c) microvellosidades (d) a, b y c (e) a y b
8. Los lípidos son transportados del intestino al hígado por (a) quilomicrones (b) LAD (c) LBD (d) transportadores de glicerol (e) leptina
9. La mayoría de las vitaminas son (a) compuestos inorgánicos (b) componentes de coenzimas (c) usadas como combustible (d) electrolitos (e) requeridas por herbívoros y carnívoros pero no por omnívoros
10. Cuando la entrada de energía es mayor que la salida de energía, (a) ocurre pérdida de peso (b) el peso permanece estable (c) ocurre ganancia de peso (d) se inhibe la secreción de leptina (e) se desactiva el gen *ob*
11. Una hormona que estimula a las glándulas gástricas para secretar pepsinógeno es la (a) secretina (b) GIP (c) gastrina (d) colecistoquinina (CCK) (e) sustancia P
12. Rotule la figura. Use la figura 47-4 para comprobar sus respuestas.



PENSAMIENTO CRÍTICO

1. Diseñe un experimento para probar la hipótesis de que la vitamina B piridoxina es un nutriente esencial para los ratones.
2. Las enzimas proteolíticas son producidas en una forma inactiva. ¿Qué beneficio, de haber alguno, podría tener este hecho?
3. **VÍNCULO CON LA EVOLUCIÓN.** Si usted encontrase un animal desconocido y se le pidiera determinar su estilo de vida nutricional, ¿qué haría? (*Sugerencia*: considere las adaptaciones).
4. **CIENCIA, TECNOLOGÍA Y SOCIEDAD**. Los investigadores están desentrañando las vías bioquímicas que ayudan a regular el peso corporal. ¿Cómo podría llevar su trabajo a una cura para la obesidad? ¿De qué manera podría afectar a la sociedad una cura para la obesidad?

CENGAGENOW™ **Preguntas adicionales están disponibles en CengageNOW en www.cengage.com/login.**

48 Osmorregulación y desecho de residuos metabólicos

McMurray Photography

La mayoría de los animales terrestres habitan cerca de fuentes de agua. La cebra, el ñu y varios tipos de aves beben en un lago en el cráter Ngorongoro en Tanzania.

CONCEPTOS CLAVE

48.1 La osmorregulación es el proceso por el cual los organismos controlan la concentración de agua y sal en el cuerpo de modo que sus líquidos corporales se mantengan dentro de límites homeostáticos.

48.2 Durante el metabolismo, la mayoría de los animales produce agua, bióxido de carbono y desechos nitrogenados, que incluyen amoniaco, ácido úrico y urea.

48.3 Muchos invertebrados tienen órganos nefridios que llevan a cabo la osmorregulación y la excreción; los insectos y los arácnidos tienen túbulos de Malpighi que excretan residuos metabólicos y conservan el agua.

48.4 Los animales de agua dulce, marinos y terrestres poseen adaptaciones diferentes para la osmorregulación que afrontan los desafíos de estos ambientes diversos.

48.5 El riñón de los vertebrados mantiene el agua y el balance de electrolitos, y excreta desechos metabólicos; la nefrona es la unidad funcional del riñón de los vertebrados. Varias hormonas interactúan para regular la función renal.

El agua, la molécula más abundante en las células y en la superficie de la Tierra, da forma a la vida y es un factor fundamental en la distribución de los organismos en el planeta. Así como los animales en la fotografía, la mayoría de los organismos vivos necesitan una fuente de agua confiable con la cual volver a reponer sus líquidos corporales. Es por esto que los animales suelen habitar en zonas próximas al agua.

Los iones se disuelven en agua, el medio en que se lleva a cabo la mayoría de las reacciones metabólicas. El volumen y la composición de los fluidos de un animal deben mantenerse dentro de límites homeostáticos. Por medio de la selección natural han evolucionado varios mecanismos homeostáticos que regulan el volumen y la composición de los fluidos en el ambiente interno.

Muchos animales pequeños viven en el océano y obtienen su alimento y oxígeno directamente del agua de mar que los rodea, y liberan sus desechos residuales en el agua. En animales más grandes y en la mayoría de los animales terrestres, las células están irrigadas por fluido que sirve como un mar interno. Los animales terrestres tienen una necesidad constante de conservar el agua. La pérdida de agua del cuerpo debe ser regulada con sumo cuidado y el líquido perdido debe ser reemplazado. El agua se ingiere con los alimentos y la bebida y también es producida en reacciones metabólicas.

Dos procesos que ayudan a mantener la homeóstasis de fluidos y electrolitos (sal) en los animales son la *osmorregulación* y la *excreción*, la eliminación de residuos metabólicos. En este capítulo se analizan esos procesos tanto en vertebrados como en invertebrados que habitan en varios entornos. Luego la atención se centra en la estructura y las funciones del riñón de los mamíferos. El capítulo termina con una descripción de las hormonas que regulan la función renal.

48.1 MANTENIMIENTO DEL BALANCE DE LÍQUIDOS Y ELECTROLITOS

OBJETIVO DE APRENDIZAJE

1 Describir cómo los procesos de *osmorregulación* y *excreción* contribuyen a la homeóstasis de electrolitos.

El **fluido intracelular**, el fluido dentro de las células, constituye casi todo el líquido del cuerpo. El **fluido extracelular**, que está fuera de las células, incluye el fluido intersticial (que se encuentra entre las células), la linfa y el plasma sanguíneo (o hemolinfa). En los vertebrados, el plasma sanguíneo, que es agua en su mayor parte, transporta principalmente nutrientes, gases, productos residuales y otros materiales en todo el cuerpo. El **fluido intersticial** se forma a partir del plasma sanguíneo e irriga todas las células. El exceso de agua se evapora de la superficie del cuerpo o es excretado por estructuras especializadas.

Los **electrolitos** son compuestos como sales inorgánicas, ácidos y bases que forman iones en disolución. Los electrolitos son solutos muy importantes en los fluidos corporales. Muchos mecanismos homeostáticos regulan el balance de líquidos y electrolitos.

Recuerde del capítulo 5 que la ósmosis es la difusión de agua a través de una membrana selectivamente permeable. El flujo neto de agua es de una disolución más diluida (que tiene menor concentración de soluto) a una disolución menos diluida (que tiene mayor concentración de soluto). Si las concentraciones de soluto de dos disoluciones son iguales, son *isotónicas* entre sí. Si la disolución A tiene una mayor concentración de soluto que la disolución B, entonces la disolución A es *hipertónica* con respecto a la disolución B. La disolución B, con una menor concentración de soluto que la disolución A, es *hipotónica* comparada con la disolución A. Recuerde que la concentración total de soluto de una disolución es responsable de la dirección del movimiento del agua. La *presión osmótica* de una disolución es la presión que debe ejercerse en el lado hipertónico de una membrana selectivamente permeable para impedir el movimiento neto de agua desde el lado hipotónico.

Un **osmol** está relacionado con un mol (vea el capítulo 2), pero toma en consideración el número de partículas producidas cuando se disuelve un soluto. Por ejemplo, la glucosa se disuelve para proporcionar sólo un tipo de partícula, de modo que un mol de glucosa en disolución es un osmol. Un mol de NaCl en disolución produce dos tipos de partículas (Na^+ y Cl^-), así que un mol de NaCl es dos osmoles. Ambos tipos de iones afectan la presión osmótica de la disolución. Un *miliosmol* es 1/1000 de un osmol.

La **osmolaridad** es una medida del número de osmoles de soluto por litro de disolución. Las soluciones con la misma osmolaridad se describen como *isoosmóticas*. Si la disolución X tiene una osmolaridad mayor que la disolución Y, se describe como *hiperosmótica*. La disolución Y debe describirse como *hipoosmótica* con respecto a la disolución X.

La **osmorregulación** es el proceso por el cual los organismos controlan la concentración de agua y sal de modo que sus líquidos corporales no se vuelvan demasiado diluidos o concentrados en exceso. La **excreción** es el proceso de deshacerse de los residuos metabólicos del cuerpo. Han evolucionado **sistemas excretores** que funcionan tanto en la osmorregulación como en la eliminación de desechos metabólicos. Los sistemas excretores liberan al cuerpo del exceso de agua y iones, desechos metabólicos y sustancias dañinas. Como se analizará, las hormonas son moléculas de señalización importantes en estos procesos regulatorios.

Repaso

- ¿Qué es la osmorregulación?
- ¿Qué es la excreción?

48.2 PRODUCTOS DE DESECHO METABÓLICOS

OBJETIVO DE APRENDIZAJE

2 Contrastar los costos y beneficios de excretar amoniaco, ácido úrico o urea.

Los desechos metabólicos deben ser excretados a fin de que no se acumulen y alcancen concentraciones que puedan interrumpir la homeóstasis. Los productos de desecho metabólicos más importantes producidos por la mayoría de los animales son agua, bióxido de carbono y **desechos nitrogenados**, los cuales contienen nitrógeno. El bióxido de carbono es excretado principalmente por estructuras respiratorias (vea el capítulo 46). En los animales terrestres, algo de agua también se pierde en las superficies respiratorias. Sin embargo, órganos excretores especializados, como los riñones, eliminan y excretan la mayor parte del agua y los desechos nitrogenados.

Los desechos nitrogenados incluyen amoniaco, ácido úrico y urea. Recuerde que los aminoácidos y los ácidos nucleicos contienen nitrógeno. Durante el metabolismo de los aminoácidos, el grupo amino que contiene nitrógeno es eliminado (en un proceso conocido como desaminación) y es convertido en **amoniaco** (**FIGURA 48-1**). Sin embargo, el amoniaco es bastante tóxico. Algunos animales acuáticos lo excretan hacia el agua circundante antes de que se acumule en concentraciones tóxicas en sus tejidos. Algunos animales terrestres, incluidos algunos caracoles y cochinillas, lo ventilan directamente en el aire. Pero muchos animales, incluidos los humanos, convierten el amoniaco en algún desecho nitrogenado menos tóxico como ácido úrico o urea.

El **ácido úrico** se produce a partir tanto del amoniaco como de la descomposición de nucleótidos de ácidos nucleicos. El ácido úrico es insoluble en agua y forma cristales que son excretados como una pasta cristalina, de modo que hay poca pérdida de líquido. Ésta es una adaptación importante para conservar el agua en muchos animales terrestres, incluidos insectos, algunos reptiles y aves. Asimismo, debido a que el ácido úrico no es tóxico y puede almacenarse con seguridad, su excreción es una ventaja adaptativa para especies cuyas crías comienzan su desarrollo encerradas en huevos.

La **urea**, el desecho nitrogenado más importante de los anfibios y mamíferos, es sintetizada en el hígado a partir de amoniaco y bióxido de carbono por una secuencia de reacciones conocida como ciclo de la urea. Así como en la formación de ácido úrico, estas reacciones requieren enzimas específicas y la entrada de energía por parte de las células.

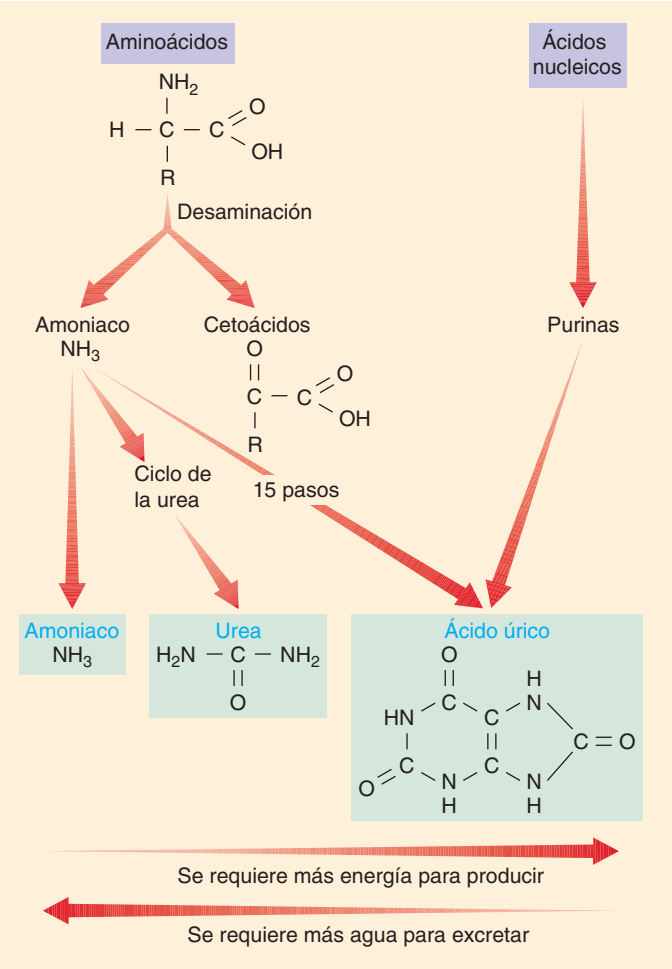


FIGURA 48-1 Formación de desechos nitrogenados
La desaminación de los aminoácidos y el metabolismo de ácidos nucleicos producen desechos nitrogenados. El amoniaco es el primer producto metabólico de la desaminación. Muchos animales acuáticos excretan amoniaco, pero los animales terrestres lo convierten en urea y ácido úrico, que son menos tóxicos. La mayoría de los anfibios y los mamíferos convierten el amoniaco en urea por medio del ciclo de la urea. Los insectos, muchos reptiles y aves convierten el amoniaco en ácido úrico. Se requiere energía para convertir el amoniaco en urea y ácido úrico, aunque para excretar estos desechos se necesita menos agua.

En comparación con el costo energético de producir amoniaco, el costo de producción de la urea y el ácido úrico es alto.

La urea tiene la ventaja de ser mucho menos tóxica que el amoniaco y puede acumularse en concentraciones más altas sin ocasionar daño al tejido; así, puede ser excretada en forma más concentrada. Sin embargo, debido a que la urea es altamente soluble, se disuelve en agua y para excretarla se requiere más agua que para excretar el ácido úrico.

Repaso

- ¿Cuáles son los tipos principales de desechos nitrogenados? Proporcione ejemplos de animales que excreten cada tipo.
- ¿Cuáles son los beneficios de excretar desechos nitrogenados en forma de ácido úrico? ¿Y en forma de urea?

48.3 OSMORREGULACIÓN Y EXCRECIÓN EN INVERTEBRADOS

OBJETIVOS DE APRENDIZAJE

3 Comparar los osmoconformadores y los osmorreguladores.

4 Describir los túbulos protonefridios, metanefridios y de Malpighi, y comparar sus funciones.

El océano es un entorno estable y su concentración de sal no varía mucho. La concentración de electrolitos en las células y líquidos corporales de las esponjas marinas y los cnidarios es muy semejante al agua de mar, de modo que estos animales no requieren estructuras excretoras especializadas. No gastan energía o invierten muy poca en la excreción de residuos porque éstos simplemente se difunden hacia el exterior y son lavados por las corrientes de agua. Cuando el agua se estanca y las corrientes no lavan los residuos, los ambientes acuáticos, como los arrecifes de coral, resultan dañados por la acumulación de desechos.

Los líquidos corporales de la mayoría de los invertebrados marinos están en equilibrio osmótico con el agua de mar circundante. Estos animales se conocen como **osmoconformadores** porque la concentración de sus líquidos corporales varía con los cambios en el agua de mar. Sin embargo, muchos animales marinos osmoconformadores continúan regulando algunos iones en sus líquidos corporales.

Los hábitats costeros, como los estuarios que contienen agua salobre, son entornos mucho menos estables que el mar abierto. Las concentraciones de sal varían a menudo con las mareas cambiantes. Muchos vertebrados e invertebrados que habitan en estos entornos son **osmorreguladores**. Estos animales tienen mecanismos homeostáticos que mantienen una combinación salina óptima en sus tejidos sin importar los cambios en la concentración de sal en su entorno.

En el ambiente de la costa, donde el agua dulce entra al océano, el agua puede tener una menor concentración de sal que la existente en los líquidos corporales de un animal. El agua se mueve osmóticamente hacia el cuerpo del animal, provocando la difusión de la sal. Un animal adaptado a este medio posee estructuras excretoras que eliminan el exceso de agua. Ciertos gusanos poliquetos y los cangrejos azules están entre los animales que pueden ser osmoconformadores u osmorreguladores, dependiendo de las condiciones del medio.

La deshidratación es una amenaza constante para los animales terrestres. Debido a que la concentración de sus fluidos es mayor que la del aire que los rodea, tienden a perder agua por evaporación tanto de las superficies corporales como respiratorias. Los animales terrestres también pueden perder agua cuando excretan desechos. A medida que los animales se desplazaban hacia tierra firme, la selección natural favoreció la evolución de estructuras y procesos que conservan agua.

Los sistemas excretores ayudan a mantener la homeóstasis de líquidos y electrolitos al ajustar de manera selectiva las concentraciones de sales y otras sustancias en la sangre, y otros líquidos del cuerpo. Normalmente, un sistema excretor recolecta los líquidos, por lo regular, de la sangre o del fluido intersticial. Luego ajusta la composición de este líquido al regresar en forma selectiva sustancias a los líquidos del cuerpo. Por último, el cuerpo libera el producto excretorio ajustado que contiene sustancias en exceso o potencialmente tóxicas.

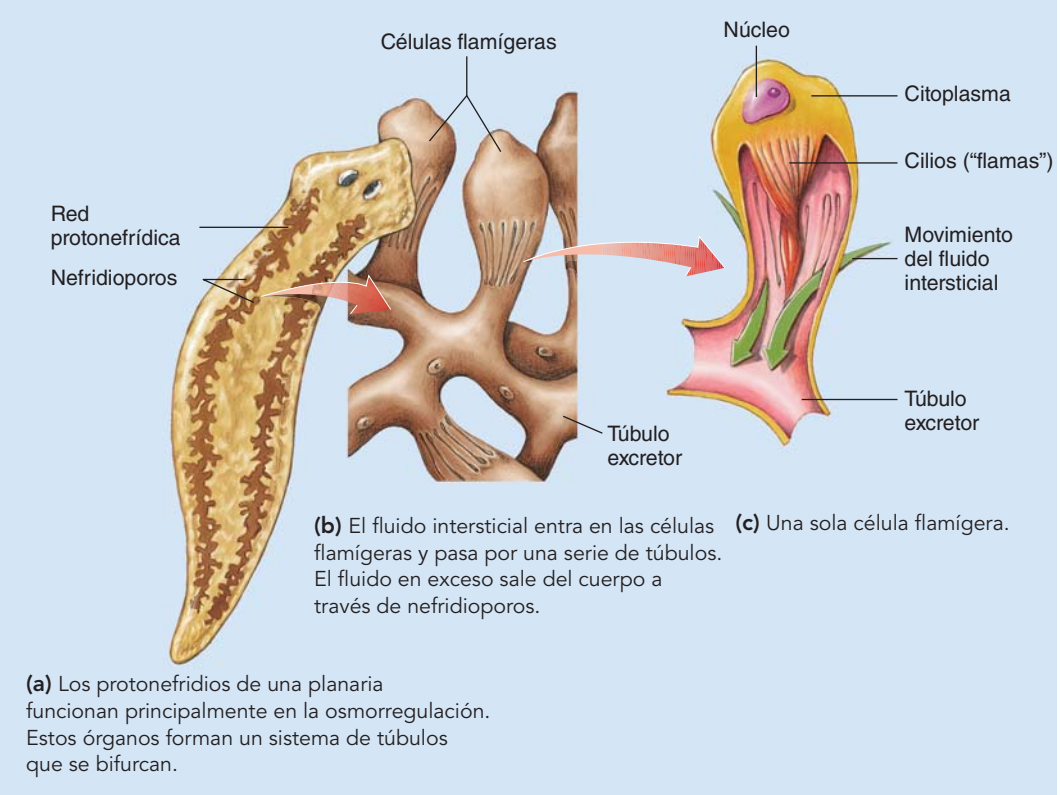


FIGURA 48-2 **Protonefridios de un platelminto**

Los órganos nefridiales están especializados en la osmorregulación y/o excreción

Los **órganos nefridiales**, o nefridios, son estructuras que funcionan en la osmorregulación y excreción en muchos invertebrados, incluidos platelmintos, nemertinos, rotíferos, anélidos, moluscos y lanceolados. Cada órgano nefridio consta de tubos simples o bifurcados que suelen abrirse hacia el exterior del cuerpo a través de poros, denominados *nefridioporos*. Dos tipos de órganos nefridios son los protonefridios y los metanefridios.

En platelmintos y nemertinos, los desechos metabólicos pasan a través de la superficie del cuerpo por difusión, aunque estos animales poseen **protonefridios** (**FIGURA 48-2**). Los protonefridios están compuestos por túbulos sin aberturas internas. Sus alargados extremos ciegos constan de **células flamígeras** con cepillos de cilios, así denominados porque su movimiento constante hizo pensar a los primeros biólogos en llamas vacilantes. Estas células están en el fluido intersticial que irriga las células del cuerpo. El fluido entra en las células flamígeras y la agitación de los cilios impulsa el fluido a través de los túbulos. El exceso de fluido sale del cuerpo a través de nefridioporos.

La mayoría de los anélidos y moluscos poseen órganos nefridios más complicados denominados **metanefridios** (**FIGURA 48-3**). Cada segmento de una lombriz de tierra tiene un par de metanefridios. Un metanefridio es un túbulo abierto en sus dos extremos. El extremo interior se abre hacia el celoma como un embudo ciliado y el extremo exterior se abre hacia afuera a través de un nefridioporo. Cada túbulo está rodeado por una red de capilares. El fluido del celoma

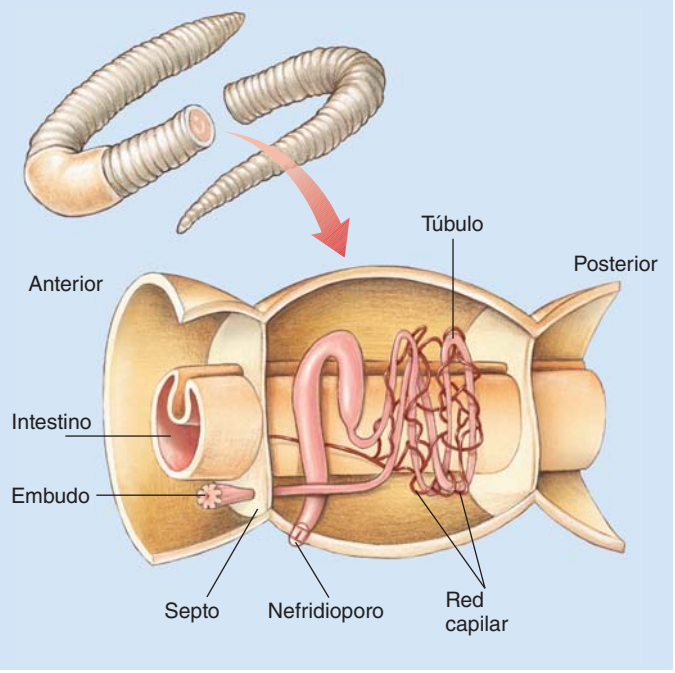


FIGURA 48-3 **Metanefridio de una lombriz de tierra**
Cada metanefridio consta de una abertura en embudo ciliada hacia el celoma, un túbulo en espiral, y una abertura de nefridioporo que se abre hacia el exterior. Esta vista interna en tres dimensiones muestra partes de tres segmentos del cuerpo de la lombriz.

pasa hacia el túbulo, llevando consigo lo que contenga: glucosa, sales o desechos.

A medida que el fluido se mueve por el túbulo, materiales necesarios (como agua y glucosa) son eliminados del fluido por el túbulo y son reabsorbidos por los capilares, dejando atrás los desechos. Es así como se produce la orina que contiene desechos concentrados.

Los túbulos de Malpighi conservan agua

El sistema excretor de los insectos y los arácnidos consta de varios cientos de **túbulos de Malpighi** (**FIGURA 48-4**). Éstos son extensiones delgadas de la pared intestinal. Sus extremos ciegos están en el hemocelo (cavidad sanguínea) y son irrigados por hemolinfa. Las células de la pared del túbulo transportan activamente ácido úrico, iones de potasio y otras sustancias de la hemolinfa hacia el lumen del túbulo. Otros solutos y agua siguen por difusión. Los túbulos de Malpighi se vacían en el intestino. Agua, algunas sales y otros solutos son reabsorbidos hacia la hemolinfa por un epitelio especializado en el recto.

El ácido úrico, el principal producto de desecho, es excretado como una pasta semiseca con un mínimo de pérdida de agua. Debido a que los túbulos de Malpighi conservan de manera eficaz los líquidos del cuerpo, han contribuido al éxito de los insectos en entornos terrestres.

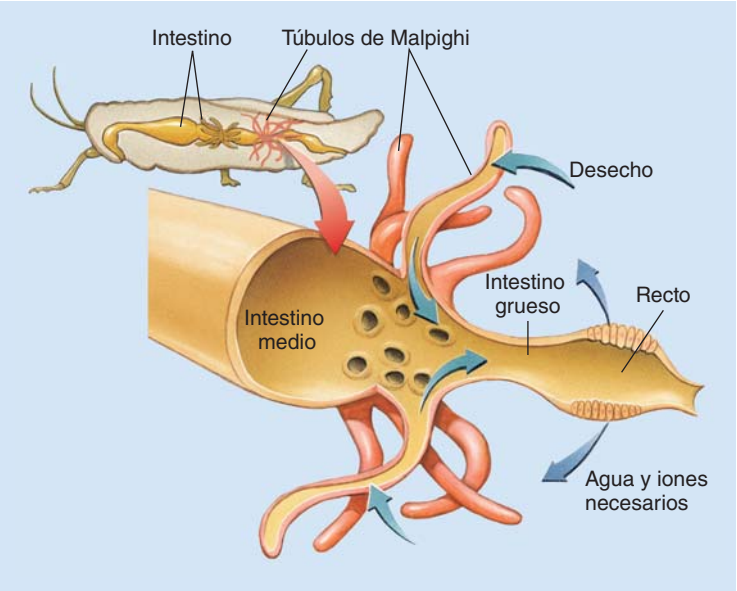


FIGURA 48-4 **Túbulos de Malpighi de un insecto**
Los delgados túbulos de Malpighi tienen extremos ciegos que se extienden hacia el hemocelo. Sus células transfieren ácido úrico y algunos iones de la hemolinfa a la cavidad del túbulo. El agua sigue por difusión. Los desechos se descargan en el intestino. El epitelio que recubre el recto (parte del intestino grueso) reabsorbe de manera activa la mayor parte del agua y iones necesarios.

Repaso

- ¿En qué se parecen los órganos nefridiales y los túbulos de Malpighi? ¿En qué difieren?

48.4 OSMORREGULACIÓN Y EXCRECIÓN EN LOS VERTEBRADOS

OBJETIVOS DE APRENDIZAJE

5 Relacionar la función del riñón de los vertebrados con el éxito de éstos en una amplia gama de hábitats.

6 Comparar las adaptaciones para la osmorregulación en peces de agua dulce, peces óseos marinos, mamíferos marinos y vertebrados terrestres.

Los vertebrados viven exitosamente en una amplia gama de hábitats: agua dulce, el océano, regiones con mareas y en la tierra, incluso en entornos extremos como los desiertos. En respuesta a los requerimientos de estos entornos diversos, han evolucionado adaptaciones para regular el contenido de sal y agua, y para excretar desechos. El órgano osmorregulador y excretor más importante en la mayoría de los vertebrados es el **riñón**. El riñón excreta la mayoría de los desechos nitrogenados y ayuda a mantener el equilibrio de líquidos ajustando el contenido de sal y agua en la orina. La piel, los pulmones o las branquias y el sistema digestivo también ayudan a mantener el equilibrio de líquidos y a eliminar los desechos metabólicos.

Los vertebrados de agua dulce deben deshacerse por sí mismos del exceso de agua

Cuando los peces empezaron a moverse a los hábitats de agua dulce hace alrededor de 470 millones de años, debió haber una intensa selección de adaptaciones que promovieran una osmorregulación eficaz. La evolución de líquidos corporales más diluidos que el agua de mar constituyó una adaptación fundamental. Sin embargo, la concentración de sal en los líquidos corporales de estos peces sigue siendo mayor que la del agua dulce que los rodea. Son hipertónicos con respecto al entorno acuoso. Como resultado, el agua se mueve hacia el cuerpo y están en peligro constante de saturarse de agua.

Los peces de agua dulce están cubiertos de escamas y una secreción mucosa que retrasa el paso de agua hacia el cuerpo. No obstante, el agua entra constantemente por las branquias y la boca (con el alimento). ¿Cómo afrontan estos animales un reto así? Algo de agua sale del cuerpo por las branquias. Además, los riñones de los peces de agua dulce están adaptados para excretar grandes cantidades de orina diluida (**FIGURA 48-5a**). Los riñones tienen *glomérulos*, grupos de capilares que filtran la sangre y producen orina.

La entrada de agua es sólo una parte del reto de la osmorregulación en los peces de agua dulce. Estos animales también tienden a perder sales por difusión a través de las branquias hacia el agua circundante. Para compensar, han evolucionado células especiales en las branquias que transportan activamente sales (principalmente cloruro de sodio) del agua hacia el cuerpo.

Las branquias excretan la mayoría de los desechos nitrogenados de los peces de agua dulce, aunque los riñones también son órganos excretores importantes. El desecho nitrogenado más importante es el amoniaco; alrededor de 10% de los desechos nitrogenados son excretados como urea.

La mayoría de los anfibios son por lo menos semiacuáticos y sus mecanismos de osmorregulación son semejantes a los de los peces de agua dulce. Ellos también producen grandes cantidades de orina diluida. En ésta y a través de su piel, una rana puede perder una cantidad de agua equivalente a un tercio de su propio peso en un día. El transporte activo

de sal hacia el cuerpo por medio de células especiales en la piel compensa la pérdida de sal a través de la orina y la piel.

Los vertebrados marinos deben reemplazar el líquido perdido

Los peces de agua dulce se adaptaron con bastante éxito a sus hábitats acuáticos. Así, cuando algunos de estos peces regresaron al mar hace aproximadamente 200 millones de años, sus cuerpos y líquidos corporales eran menos salados que sus alrededores; es decir, eran hipotónicos con su entorno. Estos peces pierden agua osmóticamente y toman sal. Para compensar la pérdida de líquidos, muchos peces marinos óseos beben agua de mar (**FIGURA 48-5b**). Retienen el agua y excretan sal por la acción de células especializadas en sus branquias. Las branquias son responsables de la excreción de amoniaco. Muy poca orina es excretada por los riñones, que sólo tienen glomérulos pequeños (en caso de tenerlos).

Los peces marinos cartilaginosos (tiburones y rayas) poseen adaptaciones osmorregulatorias diferentes que les permiten tolerar las concentraciones de sal de su entorno. Estos animales acumulan y toleran urea (**FIGURA 48-5c**). Sus tejidos están adaptados para funcionar a concentraciones de urea que serían tóxicas para la mayoría de otros animales. La alta concentración de urea hace que los líquidos corporales sean ligeramente hipertónicos con el agua de mar, resultando en una afluencia neta de agua. Los peces marinos cartilaginosos poseen riñones bien desarrollados que excretan un gran volumen de orina. El exceso de sal es excretado por los riñones y, en muchas especies, por una glándula rectal.

Ciertos reptiles y aves marinas ingieren agua de mar y toman bastante sal en su alimento. Las glándulas en su cabeza excretan sal. Estas glándulas de sal suelen estar inactivas; funcionan sólo en respuesta a estrés osmótico.

Las ballenas, los delfines y otros mamíferos marinos ingieren agua de mar junto con su alimento. Sus riñones producen orina concentrada, mucho más salada que el agua de mar. Ésta es una adaptación fisiológica importante, especialmente para carnívoros marinos. La dieta alta en proteínas de estos animales resulta en la producción de grandes cantidades de urea, que debe ser excretada en la orina sin perder mucha agua.

Los vertebrados terrestres deben conservar agua

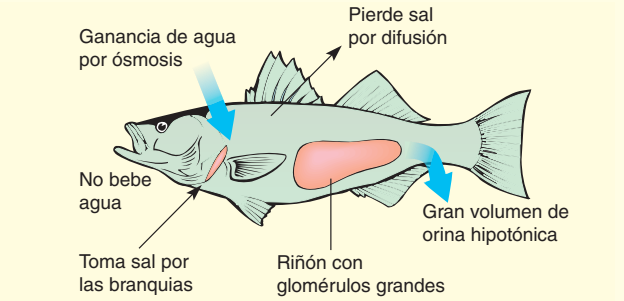
Los anfibios adultos suelen habitar en medios húmedos. Excretan urea y reabsorben algo de agua de la vejiga urinaria. Los amniotas (reptiles, aves y mamíferos) cuentan con adaptaciones más eficaces para la vida sobre la tierra. Su piel minimiza la pérdida de agua por evaporación y muchos amniotas excretan ácido úrico, lo cual requiere muy poca agua.

Debido a que las aves y los mamíferos son endotérmicos (mantienen una temperatura corporal constante) y tienen una alta tasa de metabolismo, producen un volumen relativamente grande de desechos nitrogenados. Tienen numerosas adaptaciones, incluidos riñones muy eficaces, para conservar agua. Un ejemplo extremo es la rata canguro del desierto, que obtiene la mayor parte de su agua de su propio metabolismo. (Recuerde del capítulo 8 que la respiración aeróbica produce agua. Los riñones de la rata canguro son tan eficientes que pierden poco líquido como orina).

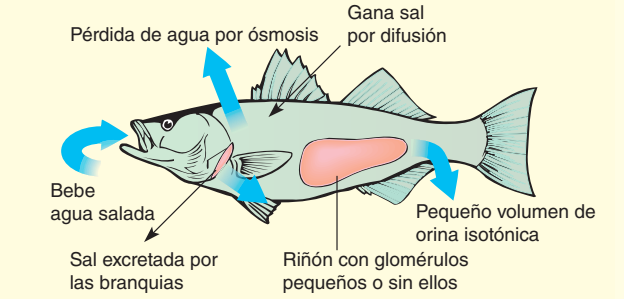
Las aves conservan agua al excretar nitrógeno como ácido úrico y por la reabsorción efectiva de agua de la cloaca y el intestino. Los mamíferos excretan urea. Sus riñones producen orina muy concentrada (hipertónica).

En los vertebrados terrestres, los pulmones, la piel y el sistema digestivo son importantes en la osmorregulación y en la eliminación de desechos (**FIGURA 48-6**). La mayor parte del bióxido de carbono es excretada por los pulmones. En aves y mamíferos, algo de agua se pierde del cuerpo como vapor de agua en el aire exhalado. Aunque las glándulas sudoríparas de los humanos y algunos otros mamíferos están relacionadas principalmente con la regulación de la temperatura del cuerpo, excretan de 5% a 10% de todos los desechos metabólicos.

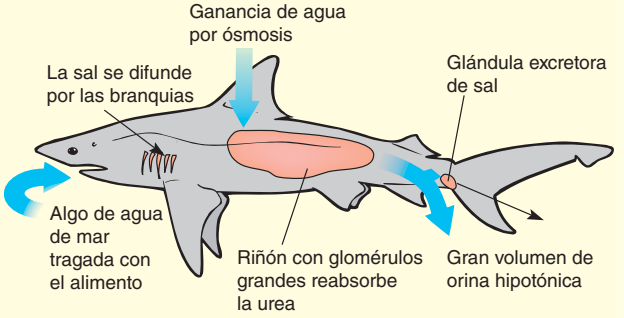
PUNTO CLAVE **Los peces tienen una variedad de adaptaciones para regular la concentración de sal y agua.**



(a) Los peces de agua dulce viven en un medio hipotónico. El agua entra continuamente en el cuerpo y las sales se difunden. Estos peces excretan grandes cantidades de orina diluida y transportan activamente sales por las branquias.

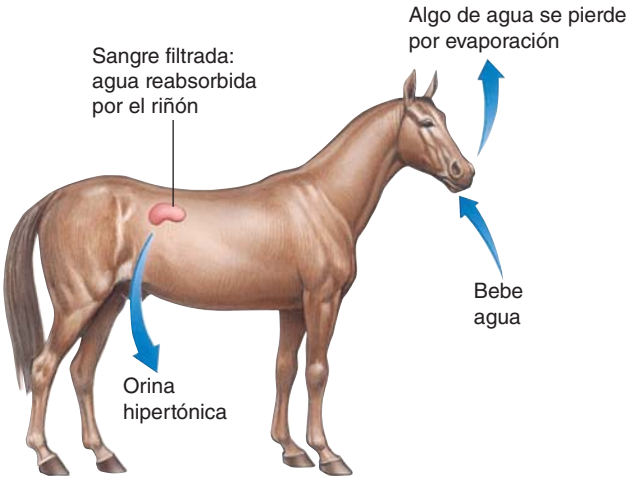


(b) Los peces marinos viven en un medio hipertónico. Pierden agua por ósmosis. Ganan sales del agua de mar que beben y por difusión. Para compensar, el pez bebe agua, excreta la sal y produce un pequeño volumen de orina.

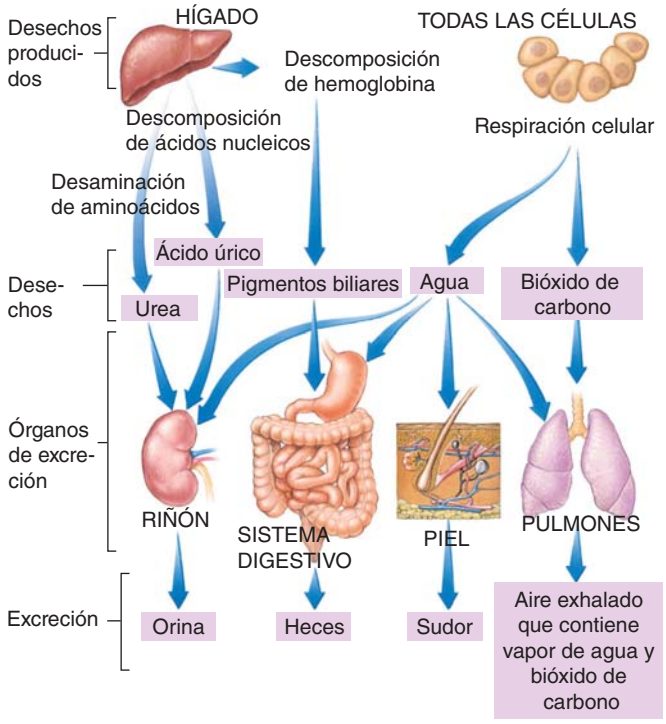


(c) Los peces cartilaginosos (tiburones y rayas). El riñón del tiburón reabsorbe urea en una concentración alta suficiente para que sus tejidos se vuelvan hipertónicos con el medio circundante. Como resultado, al agua entra al tiburón por ósmosis. El tiburón excreta una gran cantidad de orina diluida.

FIGURA 48-5 Osmorregulación en peces



(a) El riñón de los vertebrados terrestres conserva el agua al reabsorberla. Las aves y los mamíferos pueden producir orina concentrada.



(b) Eliminación de desechos metabólicos en humanos y otros mamíferos terrestres. Para conservar agua, los mamíferos producen una pequeña cantidad de orina hipertónica. Los desechos nitrogenados son producidos por el hígado y transportados a los riñones. Todas las células producen bióxido de carbono y algo de agua durante la respiración celular. Estos productos residuales son excretados por los pulmones.

FIGURA 48-6 Órganos excretores en vertebrados terrestres

El hígado produce urea y ácido úrico, que son transportados por la sangre a los riñones. La mayor parte de los pigmentos biliares producidos por la descomposición de los glóbulos rojos es excretada por el hígado hacia el intestino. Del intestino pasan fuera del cuerpo con las heces.

Repaso

- ¿Qué tipo de cambio osmorregulatorio es afrontado por los peces marinos? ¿Y por los peces de agua dulce? ¿Qué mecanismos han evolucionado para afrontar estos cambios?
- ¿Qué adaptaciones en las aves acuáticas y mamíferos ayudan a afrontar los retos de la osmorregulación y la eliminación de desechos metabólicos? ¿Y en las aves y mamíferos terrestres?

48.5 EL SISTEMA URINARIO

OBJETIVOS DE APRENDIZAJE

7 Describir (o rotular en un diagrama) los órganos del sistema urinario de los mamíferos y proporcionar las funciones de cada uno.

8 Describir (o rotular en un diagrama) las estructuras de una nefrona (incluir los vasos sanguíneos asociados) y proporcionar las funciones de cada estructura.

9 Seguir una gota de filtrado desde la cápsula de Bowman hasta su liberación del cuerpo como orina.

10 Describir la regulación hormonal del balance de líquidos y electrolitos por la hormona antidiurética (HAD), el sistema renina-angiotensina-aldosterona y el péptido natriurético auricular (PNA).

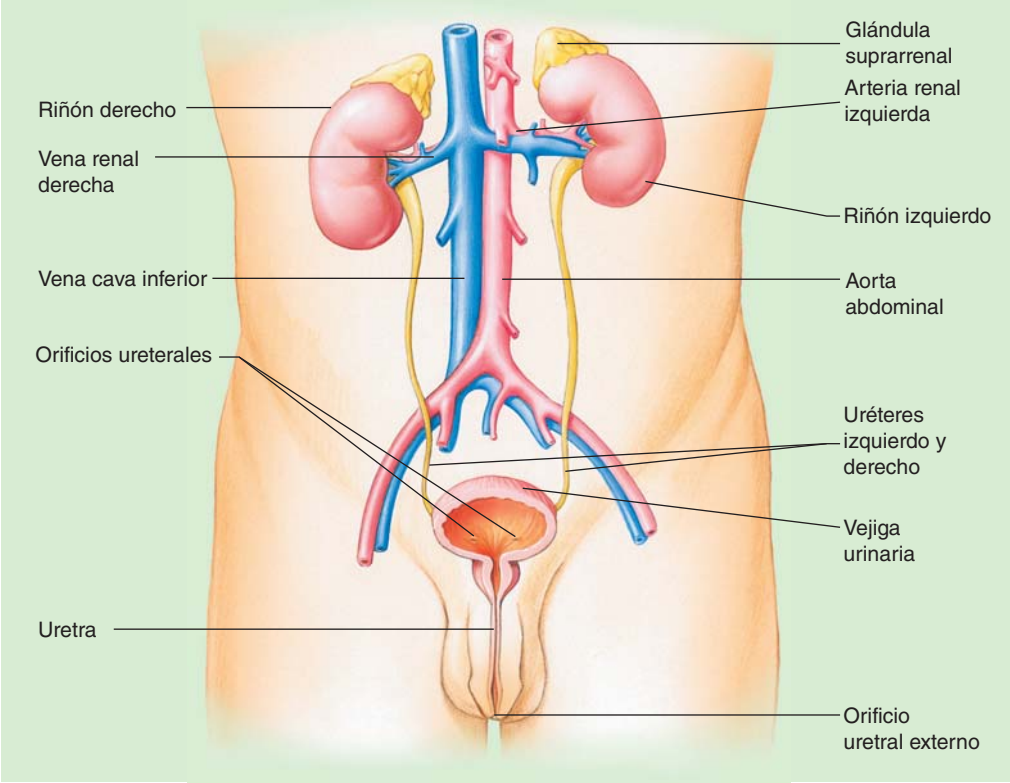
El **sistema urinario** de los mamíferos consta de los riñones, la vejiga urinaria y conductos asociados. La estructura global del sistema urinario humano se muestra en la **FIGURA 48-7**. Justo abajo del diafragma en la "parte baja de la espalda", los riñones se ven como un par de habas gigantes de color rojo oscuro, cada una del tamaño de un puño. Cada riñón está cubierto por una cápsula de tejido conectivo (**FIGURA 48-8**). La porción externa del riñón es la **corteza renal**; la parte interna es la **médula renal**. La médula renal contiene de ocho a diez estructuras cónicas denominadas **pirámides renales**. La punta de cada pirámide es una **papila renal**. Cada papila tiene varios poros, las aberturas de los **conductos colectores**.

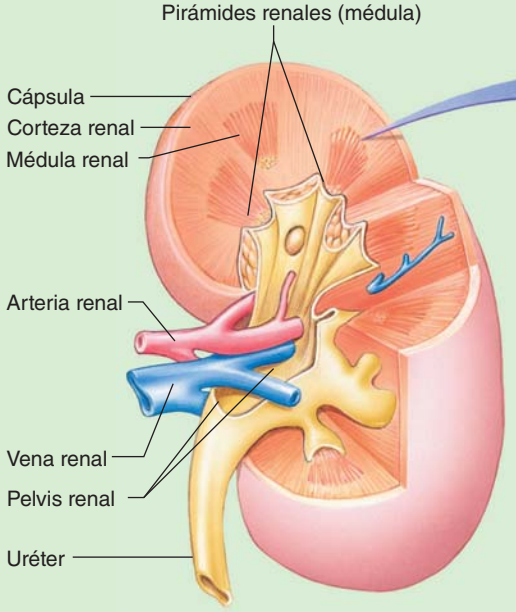
Cuando se produce orina, ésta fluye desde los conductos colectores por una papila renal hacia la **pelvis renal**, una cámara en forma de embudo. Luego, la orina circula hacia uno de los **uréteres** apareados, conductos que conectan cada riñón con la **vejiga urinaria**. Ésta es un órgano extraordinario capaz de retener (con práctica) hasta 800 mL de orina. El vaciado de la vejiga la cambia del tamaño de un melón pequeño al de una nuez. Esta hazaña es posible por el músculo liso y el epitelio especializado de la pared de la vejiga, que es capaz de contraerse y expandirse de manera excepcional.

Durante la **micción**, la orina es liberada de la vejiga y fluye por la **uretra,** un conducto que lleva al exterior del cuerpo. En los machos, la uretra es larga y pasa por el pene. El semen, así como la orina pasan por la uretra masculina. En las hembras, la uretra es corta y transporta sólo orina. Su abertura hacia el exterior está justo arriba de la abertura de la vagina. La longitud de la uretra masculina desanima invasiones bacterianas de la vejiga. Esta diferencia en longitud ayuda a explicar por qué las infecciones de la vejiga son más comunes en hembras que en machos. En resumen, la orina fluye a través de las siguientes estructuras:

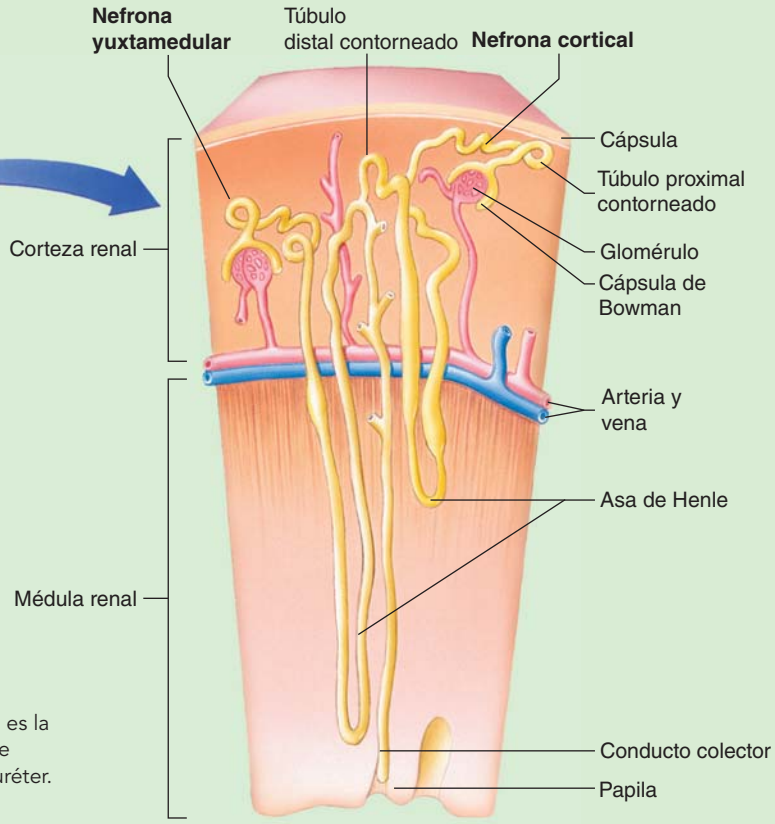
riñón (a través de la pelvis renal) ⟶ uréter ⟶ vejiga urinaria ⟶ uretra

FIGURA 48-7 *Animada*
El sistema urinario humano ▶
Los riñones producen orina, que pasa por los uréteres hacia la vejiga urinaria para almacenamiento temporal. Durante la micción, la uretra conduce la orina de la vejiga al exterior del cuerpo a través de una abertura, el orificio uretral externo.





(a) Estructura interna del riñón. La región exterior del riñón es la corteza; la región interior es la médula. Conforme se produce orina, fluye hacia la pelvis renal y sale del riñón a través del uréter.



(b) Nefronas yuxtamedular y cortical. Sección longitudinal que muestra la ubicación y estructura de los dos tipos principales de nefronas.

FIGURA 48-8 *Animada* **Estructura del riñón**

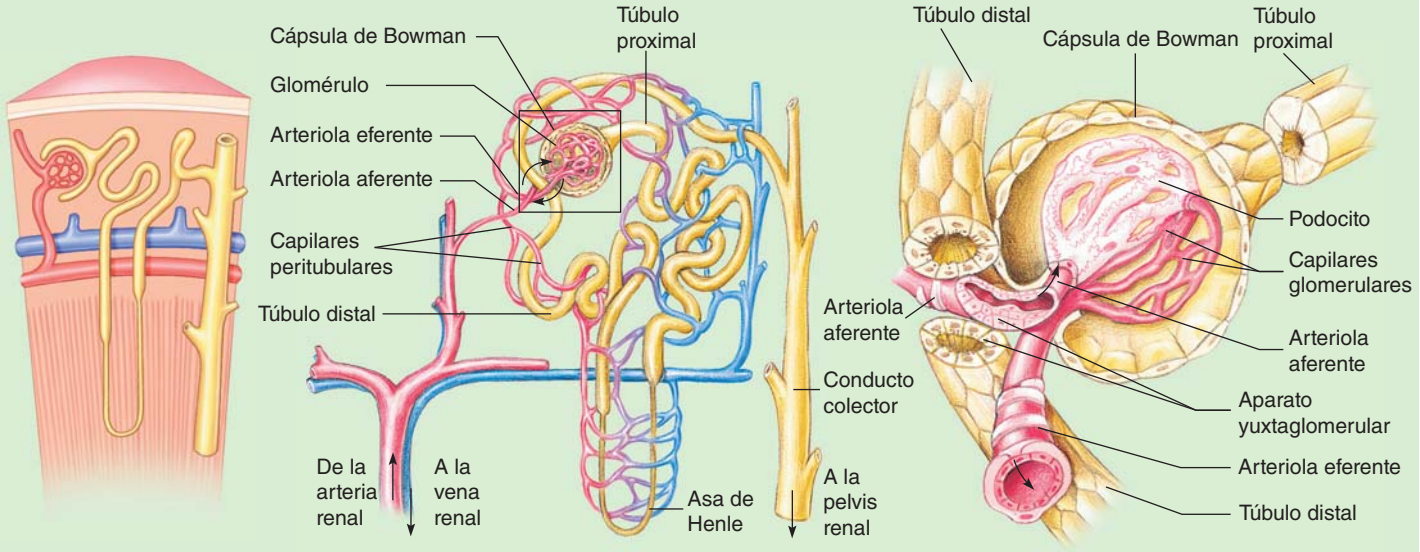
La nefrona es la unidad funcional del riñón

La función más importante de los riñones es ayudar a mantener la homeóstasis al regular el equilibrio de líquidos y excretar desechos metabólicos. No obstante, los riñones también tienen otras funciones. Producen la enzima *renina*, que ayuda a regular el equilibrio de líquidos y la presión arterial (que se aborda después en el capítulo). También producen por lo menos dos hormonas: *eritropoyetina*, que estimula la producción de glóbulos rojos, y *1,25-dihidroxivitamina* D_3, que estimula la absorción de calcio por el intestino.

Cada riñón tiene hasta un millón de unidades funcionales denominadas **nefronas**. Una nefrona consta de una **cápsula de Bowman** en forma de taza conectada a un largo **túbulo renal** parcialmente enrollado (**FIGURA 48-9**). Ubicado dentro de la cápsula de Bowman hay un grupo de capilares denominado **glomérulo**. Tres regiones principales del túbulo renal son (1) el **túbulo proximal contorneado** (o simplemente *túbulo proximal*), que conduce el *filtrado* (el líquido filtrado de la sangre) desde la cápsula de Bowman; (2) el **asa de Henle**, una porción en forma de horquilla; y (3) el **túbulo distal contorneado** (o *túbulo distal*), que conduce el filtrado hacia el tubo colector. Así, el filtrado pasa por las siguientes estructuras:

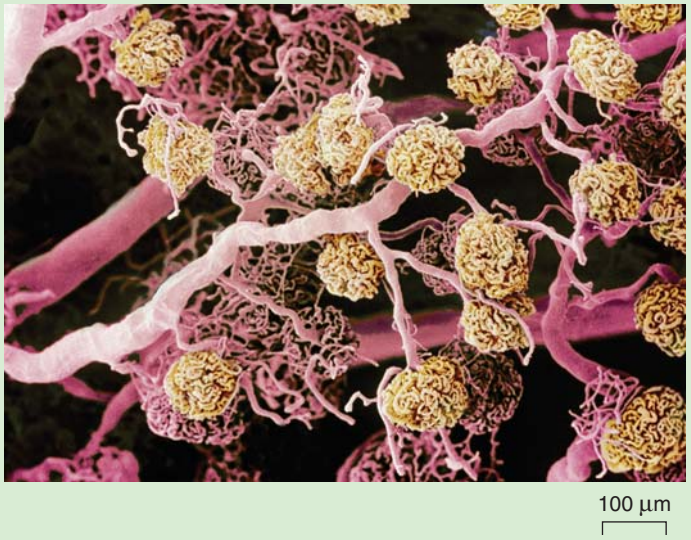
cápsula de Bowman ⟶ túbulo proximal contorneado ⟶ asa de Henle ⟶ túbulo distal contorneado ⟶ conducto colector

El riñón humano tiene dos tipos de nefronas: las nefronas corticales más numerosas (85%) y las nefronas yuxtamedulares más internas (vea la figura 48-8b). Las **nefronas corticales** tienen relativamente po-



(a) Ubicación y estructura básica de una nefrona. La orina se forma por la filtración de la sangre en el glomérulo y por ajuste del filtrado a medida que pasa por la serie de túbulos que drenan la cápsula de Bowman.

(b) Vista en corte de la cápsula de Bowman. Observe que el túbulo distal es adyacente a las arteriolas aferente y eferente. El aparato yuxtaglomerular (que se analiza después en el capítulo) es un pequeño grupo de células ubicadas en las paredes del túbulo y las arteriolas.



Steve Gschmeissner/Photo Researchers, Inc.

(c) Micrografía de una porción de la corteza del riñón. El tejido se trató para remover algunas estructuras y para mostrar los glomérulos y los vasos sanguíneos asociados.

FIGURA 48-9 Estructura de la nefrona

cos glomérulos y están ubicadas casi por completo dentro de la médula cortical o externa. Las **nefronas yuxtamedulares** tienen glomérulos grandes y sus muy pequeñas asas de Henle se extienden muy profundamente en la médula. El asa de Henle consta de un *miembro descendente* que recibe el filtrado del túbulo proximal enrollado y un *miembro ascendente*, a través del cual pasa el filtrado en su camino al túbulo distal enrollado. Las nefronas yuxtamedulares contribuyen a la habilidad del riñón de los mamíferos para concentrar orina. La excreción de la orina que es hipertónica con respecto a los líquidos del cuerpo es un mecanismo importante para conservar agua.

La sangre es entregada al hígado por la **arteria renal**. Pequeñas ramas de esta última dan origen a las **arteriolas aferentes** (*aferente* significa "llevar hacia"). Una arteriola aferente conduce sangre hacia los capilares que constituyen cada glomérulo. Conforme la sangre fluye por el glomérulo, algo del plasma es forzado hacia la cápsula de Bowman.

Tal vez el lector recuerde que en una ruta circulatoria típica los capilares entregan sangre a las venas. La circulación en los riñones es una excepción porque la sangre que fluye de los capilares glomerulares pasa enseguida a una **arteriola eferente**. Cada arteriola eferente conduce sangre hacia afuera de un glomérulo. La arteriola eferente entrega sangre a una segunda red de capilares, los **capilares peritubulares** que rodean el túbulo renal.

La sangre es filtrada a medida que fluye por el primer conjunto de capilares, los del glomérulo. Los capilares peritubulares reciben materiales devueltos a la sangre por el túbulo renal. La sangre de los capilares peritubulares entra en pequeñas venas que al final conducen a la **vena renal**. En resumen, la sangre circula a través del riñón en la siguiente secuencia:

arteria renal ⟶ una arteriola aferente ⟶ capilares de un glomérulo ⟶ una arteriola eferente ⟶ capilares peritubulares ⟶ venas pequeñas ⟶ vena renal

La orina es producida por filtración, reabsorción y secreción

La **orina**, la descarga acuosa del sistema urinario, es producida por una combinación de tres procesos: filtración, reabsorción y secreción tubular (**FIGURA 48-10**).

La filtración no es selectiva con respecto a iones y moléculas pequeñas

La sangre fluye por los capilares glomerulares a gran presión, obligando a salir más de 10% del plasma de los capilares hacia la cápsula de Bowman. La **filtración** es semejante al mecanismo por el cual se forma fluido intersticial a medida que la sangre fluye por otras redes de capilares en el cuerpo. Sin embargo, la sangre que fluye por los capilares glomerulares

PUNTO CLAVE **El glomérulo filtra sangre. A medida que el filtrado se mueve por el túbulo renal su composición es ajustada por reabsorción y secreción selectivas. El filtrado ajustado es orina.**

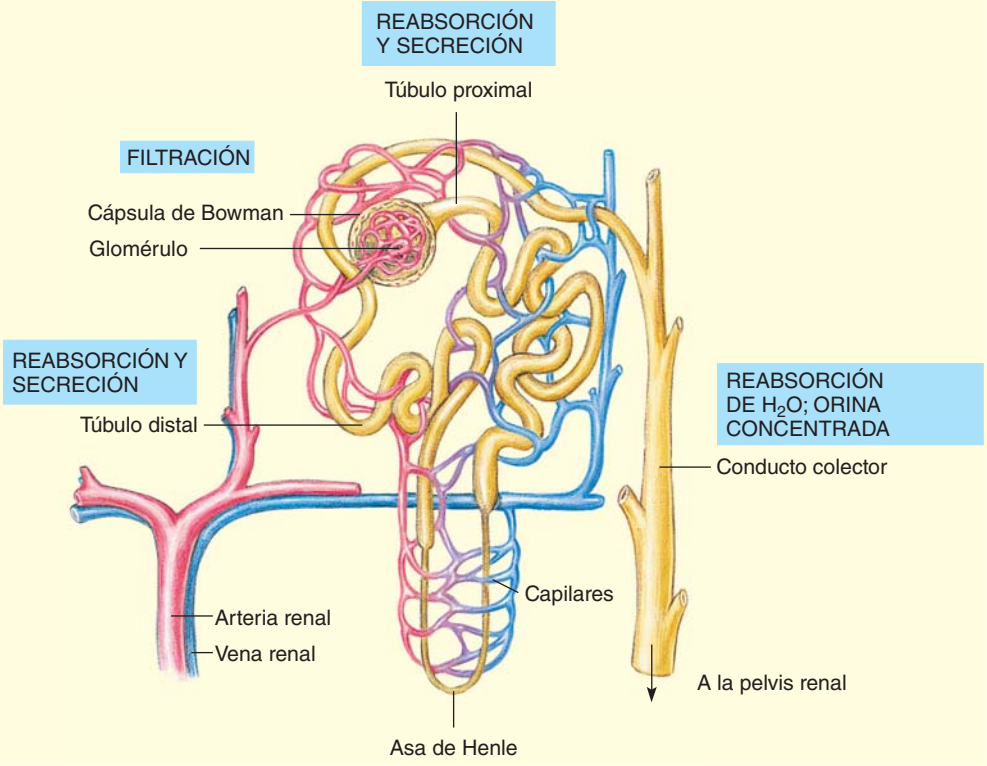


FIGURA 48-10 ***Animada*** **Regiones generales de filtración, reabsorción y secreción**

lo hace a una presión mucho más alta, de modo que más plasma se filtra en el riñón.

Varios factores contribuyen a la filtración. Primero, la presión hidrostática de la sangre en los capilares glomerulares es más alta que en otros capilares. Esta alta presión se debe principalmente a la gran resistencia al flujo de salida presentada por la arteriola eferente, cuyo diámetro es menor que el de la arteriola aferente (vea la figura 48-9b). Un segundo factor que contribuye a la gran cantidad de **filtrado glomerular** es la enorme área superficial para la filtración proporcionada por los capilares glomerulares bastante enroscados. Un tercer factor es la alta permeabilidad de los capilares glomerulares. Numerosos poros pequeños entre las células endoteliales que forman sus paredes hacen más permeables a los capilares glomerulares que a los capilares normales.

La pared de la cápsula de Bowman en contacto con los capilares consta de células epiteliales especializadas denominadas **podocitos**. Éstos tienen numerosas extensiones citoplasmáticas denominadas *pedicelios* que cubren la mayor parte de la superficie de los capilares glomerulares (**FIGURA 48-11**). Los pedicelios de podocitos adyacentes están separados por brechas angostas denominadas **hendiduras de filtración**. Las paredes porosas de los capilares glomerulares y las hendiduras de filtración de los podocitos forman una **membrana de filtración** que permite el paso de líquido y pequeños solutos disueltos en el plasma (incluidos glucosa, aminoácidos, sodio, potasio, cloro, bicarbonato y otras sales, y urea) y que se vuelvan parte del filtrado. Esta membrana de filtración retiene glóbulos, plaquetas y la mayoría de las proteínas plasmáticas.

El volumen total de sangre que pasa por los riñones es de alrededor de 1200 mL por minuto, o aproximadamente la cuarta parte de todo el gasto cardiaco. A medida que el plasma pasa por el glomérulo, pierde más de 10% de su volumen hacia el filtrado glomerular. La tasa de filtración glomerular normal llega a alrededor de 180 L cada 24 horas. ¡Esto es 4.5 veces la cantidad de líquido en todo el cuerpo! El sentido común indica que la orina no puede ser excretada a ese ritmo. En pocos momentos, la deshidratación se volvería una amenaza para la vida.

La reabsorción es altamente selectiva

La amenaza a la homeóstasis planteada por las vastas cantidades de líquido filtrado por los riñones es evitada por la **reabsorción**. Los túbulos renales absorben alrededor de 99% del filtrado hacia la sangre, dejando sólo aproximadamente 1.5 L para su excreción como orina durante un período de 24 horas. La reabsorción permite una regulación precisa de la química de la sangre por parte de los riñones. Desechos, sales en exceso y otros materiales permanecen en el filtrado y son excretados en la orina, mientras que las sustancias necesarias como la glucosa y los aminoácidos son devueltas a la sangre. Cada día, los túbulos reabsorben más de 178 L de agua, 1200 g de sal y alrededor de 250 g de glucosa. La mayor parte de esto, por supuesto, es reabsorbido muchas veces.

Las simples células epiteliales que revisten el túbulo renal están bien adaptadas para reabsorber materiales. Sus abundantes microvellosidades incrementan el área superficial para la reabsorción. Estas células epiteliales contienen numerosas mitocondrias que proporcionan la energía para activar las bombas celulares que transportan materiales de manera activa.

La mayoría (alrededor de 65%) del filtrado es reabsorbido cuando pasa por el túbulo proximal contorneado. La glucosa, los aminoácidos, las vitaminas y otras sustancias de valor nutricional son totalmente reabsorbidos ahí. Muchos iones, incluyendo los de sodio, cloro, bicarbonato y potasio, son reabsorbidos parcialmente. Algunos de estos iones son transportados de manera activa; otros son reabsorbidos por difusión. La reabsorción continúa a medida que el filtrado pasa por el asa de Henle y el túbulo distal contorneado. Luego, el filtrado es concentrado aún más cuando pasa por el conducto colector que lleva a la pelvis renal.

Las sustancias que son útiles para el cuerpo, como la glu-

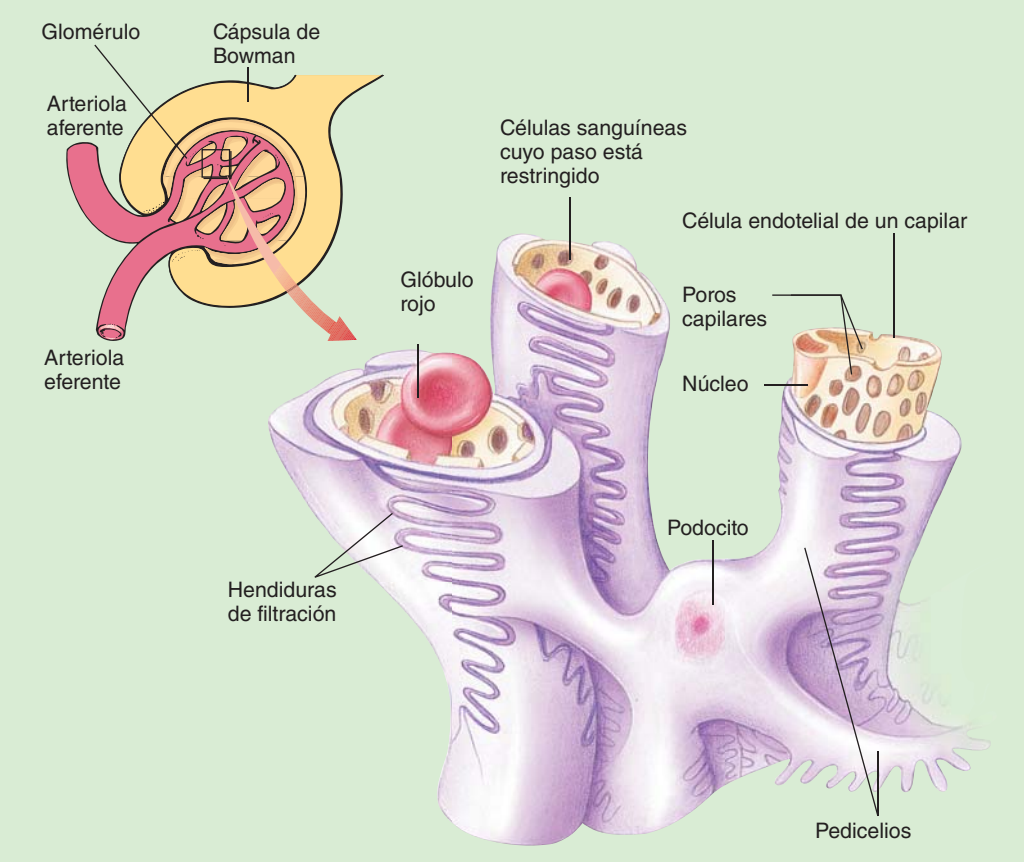


FIGURA 48-11 **Membrana de filtración del riñón**

Las paredes porosas de los capilares glomerulares y las hendiduras de filtración entre los podocitos forman una membrana de filtración que es altamente permeable al agua y las moléculas pequeñas pero restringe el paso de las células sanguíneas y las moléculas grandes.

cosa o los aminoácidos, normalmente son reabsorbidos de los túbulos renales. Sin embargo, si la concentración de una sustancia particular en la sangre es alta, los túbulos pueden no ser capaces de reabsorberla toda. La tasa máxima a la que una sustancia puede ser reabsorbida es el **máximo transporte tubular (MTT)**. Cuando se alcanza esta tasa, los sitios de enlace están saturados en las proteínas de la membrana que transportan la sustancia. Por ejemplo, la carga tubular de glucosa es de aproximadamente 125 mg por minuto, y normalmente casi toda es reabsorbida. Sin embargo, en una persona con diabetes mellitus sin controlar, la concentración de glucosa en la sangre excede su MTT (la concentración de glucosa sobrepasa los 320 mg por minuto). El exceso de glucosa no puede ser reabsorbido y es excretado en la orina (glucosuria), un síntoma de la diabetes (que se analiza en el capítulo 49).

Algunas sustancias son secretadas activamente de la sangre hacia el filtrado

La **secreción** tubular es el traspaso selectivo de sustancias de la sangre en los capilares peritubulares hacia el túbulo renal. Observe que en la secreción tubular los iones y otras sustancias son movidos a través del epitelio del túbulo en dirección opuesta a la de la reabsorción. Potasio, iones de hidrógeno y iones de amonio, así como algunos iones orgánicos como creatinina (un desecho metabólico), son secretados hacia el filtrado. Ciertos medicamentos, como la penicilina, también son eliminados de la sangre por secreción. Esta última ocurre principalmente en la región del túbulo distal contorneado.

La secreción de iones de hidrógeno por los conductos colectores es un mecanismo homeostático importante para regular el pH de la sangre. El bióxido de carbono, que se difunde de la sangre hacia las células de los túbulos distales y los conductos colectores, se combina con agua para producir ácido carbónico. Luego, este ácido se disocia para formar iones de hidrógeno y iones de bicarbonato. Cuando la sangre se vuelve demasiado ácida, los conductos colectores secretan más iones de hidrógeno hacia la orina.

$$CO_2 + H_2O \rightleftharpoons H_2CO_3 \rightleftharpoons H^+ + HCO_3^-$$

La secreción de iones de potasio constituye otro mecanismo homeostático importante. Cuando la concentración de K^+ es demasiado elevada, los pulsos nerviosos no son transmitidos efectivamente y la intensidad de la contracción muscular disminuye. El ritmo cardiaco se vuelve irregular y puede ocurrir paro cardiaco. Cuando la concentración de K^+ excede su nivel homeostático, los iones K^+ son excretados de la sangre hacia los túbulos renales y luego son excretados en la orina. La secreción resulta parcialmente de un efecto directo del K^+ sobre los túbulos. Además, la corteza suprarrenal (una región de la glándula suprarrenal) incrementa su producción de la hormona aldosterona, lo cual estimula aún más la secreción de K^+.

La orina se vuelve concentrada a medida que pasa por el túbulo renal

Es posible sobrevivir con una ingesta limitada de líquidos porque los riñones son capaces de producir orina altamente concentrada –más de cuatro veces la concentración de la sangre—. La osmolaridad de la sangre humana es de alrededor de 300 miliosmoles por litro (mOsm/L). Los riñones pueden producir orina con una osmolaridad aproximada de 1200 mOsm/L.

Conforme el filtrado pasa por varias regiones del túbulo renal, la sal (NaCl) es reabsorbida hacia el fluido intersticial y se establece un gradiente de concentración de sal (**FIGURAS 48-12** y **48-13**). El gradiente se usa para producir orina concentrada.

Cuando el filtrado fluye de la cápsula de Bowman al tubo proximal, su osmolaridad es la misma que la de la sangre (alrededor de 300 mOsm/L). El agua y la sal son reabsorbidas desde el túbulo proximal. Los iones de sodio son transportados activamente fuera del túbulo proximal y el cloro continúa pasivamente. A medida que la sal pasa hacia el fluido intersticial, el agua sigue osmóticamente.

Las paredes del miembro descendente del asa de Henle son relativamente permeables al agua, pero relativamente impermeables al sodio y la urea. El fluido intersticial tiene una alta concentración de Na^+, de modo que cuando el filtrado pasa por el asa de Henle, el agua sale por ósmosis. Este proceso concentra el filtrado dentro del asa de Henle.

El asa de Henle está especializada en concentrar en alto grado el cloruro de sodio en el fluido intersticial de la médula. Mantiene un fluido intersticial muy hipertónico en la médula cerca de la base del asa, lo que a su vez permite que los riñones produzcan orina concentrada. En la vuelta del asa de Henle, las paredes se vuelven más permeables a la sal y menos permeables al agua. Cuando el filtrado concentrado empieza a moverse por el miembro ascendente (la región delgada), la sal se difunde hacia el fluido intersticial. Esto contribuye a la alta concentración de sal del fluido intersticial en la médula que rodea el asa de Henle. Más allá a lo largo del miembro ascendente (la región gruesa), el sodio es transportado activamente fuera del túbulo.

Debido a que el agua sale del miembro descendente del asa de Henle, el filtrado en la parte inferior del asa tiene una alta concentración de sal. Sin embargo, ya que la sal (pero no el agua) es eliminada en el miembro ascendente, para el momento en que el filtrado se mueve hacia el túbulo distal, su osmolaridad puede ser igual e inclusive menor que la de la sangre.

A medida que el filtrado pasa por el túbulo distal, puede volverse aún más diluido. El túbulo distal es relativamente impermeable al agua pero transporta sal de manera activa hacia el fluido intersticial. El filtrado pasa del túbulo renal hacia un conducto colector más grande que termina por vaciarse hacia la pelvis renal.

Observe el *contraflujo* del líquido a través de los dos miembros del asa de Henle. El filtrado que pasa hacia abajo por el miembro descendente fluye en dirección opuesta a la del filtrado que se mueve hacia arriba por el miembro ascendente. El filtrado se vuelve concentrado conforme se mueve por el miembro descendente y diluido cuando sube por el miembro ascendente. Este mecanismo de contracorriente ayuda a mantener una alta concentración de sal en el fluido intersticial de la médula. El fluido intersticial hipertónico extrae el agua osmóticamente del filtrado hacia los conductos colectores.

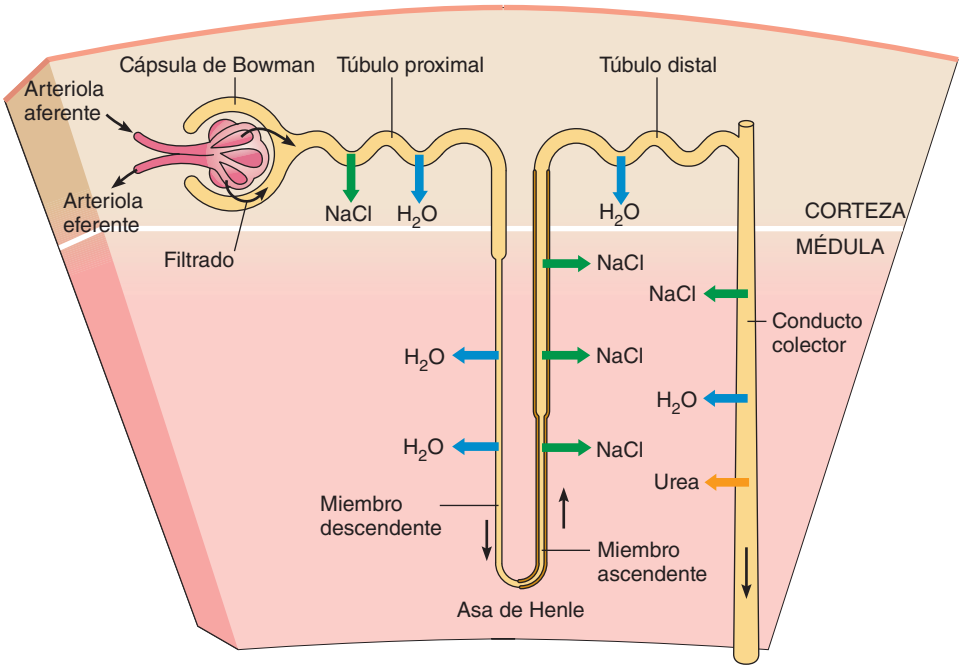
Los conductos colectores medulares interiores son permeables a la urea, por lo que algo de la urea concentrada en el filtrado puede salir y difundirse hacia el fluido intersticial. La urea contribuye a la alta concentración de soluto de la médula interior. Este proceso ayuda a concentrar la orina.

Los conductos colectores pasan por la zona de fluido intersticial muy salado. A medida que el filtrado se mueve por el conducto colector, el agua pasa osmóticamente hacia el fluido intersticial. El exceso de fluido intersticial entra continuamente en los capilares y se vuelve parte de la sangre. Suficiente agua puede salir de los conductos colectores para producir una orina altamente concentrada. La orina hipertónica conserva el agua.

Parte del agua que se difunde del filtrado hacia el fluido intersticial es eliminada por los **vasos rectos**, que son largos capilares rectos que se extienden de las arteriolas eferentes a las nefronas yuxtamedulares. Los vasos rectos se extienden profundamente en la médula, sólo para

FIGURA 48-12 ***Animada*** **Movimiento de agua, iones y urea a través del túbulo renal y el conducto colector ▶**

El agua sale del miembro descendente del asa de Henle dejando dentro un filtrado más concentrado. El contorno grueso a lo largo del miembro ascendente indica que esta región es relativamente impermeable al agua. El NaCl se difunde hacia afuera desde la parte inferior (*delgada*) del miembro ascendente. En la parte superior (*más ancha*) del miembro ascendente, el NaCl es transportado activamente hacia el fluido intersticial. Cuanto más salado se vuelva el fluido intersticial, más agua sale del miembro descendente. Este proceso deja dentro un filtrado concentrado, por lo que sale más sal. Observe que éste es un sistema de retroalimentación positiva. Algo de urea sale hacia el fluido intersticial a través de los conductos colectores. El agua de estos últimos sale osmóticamente hacia el fluido intersticial hipertónico y es llevado lejos por los capilares.



pasar una curva en forma de horquilla y regresar al drenaje venoso cortical del riñón. Estos capilares son semejantes a los túbulos renales.

La sangre fluye en direcciones opuestas en las regiones ascendente y descendente de los vasos rectos, así como el filtrado circula en direcciones opuestas en los miembros ascendente y descendente del asa de Henle. Como consecuencia de este flujo a contracorriente, mucho de la sal y la urea que entran en la sangre a través de la región descendente de los vasos rectos sale otra vez por la región ascendente. Como resultado, la concentración de soluto de la sangre que sale de los vasos rectos es sólo ligeramente superior a la de la sangre que entra. Este mecanismo ayuda a mantener la alta concentración de soluto del fluido intersticial en la médula renal.

La orina consta de agua, desechos nitrogenados y sales

Para cuando el filtrado llega a la pelvis renal, su composición ha sido ajustada con precisión. El filtrado ajustado, denominado *orina*, consiste aproximadamente de 96% de agua, 2.5% de desechos nitrogenados (principalmente urea), 1.5% de sales y trazas de otras sustancias, como pigmentos biliares, que pueden contribuir al color y olor característicos. La orina sana es estéril y ha sido usada para lavar heridas en el campo de batalla cuando no hay agua limpia. Sin embargo, cuando la orina es expuesta a la acción bacteriana, se descompone rápidamente para formar amoniaco y otros productos. El amoniaco produce el sarpullido por el uso del pañal en los infantes.

La composición de la orina proporciona muchas pistas sobre el buen o mal funcionamiento del cuerpo. El **análisis de orina**, el examen físico, químico y microscópico de la orina, es una importante herramienta de diagnóstico que ha sido utilizada para supervisar la diabetes mellitus y muchos otros trastornos. El análisis de orina también se usa bastante en pruebas de medicamentos porque los productos de su descomposición pueden ser identificados en la orina durante varios días o semanas después de haberlos tomado.

Las hormonas regulan la función del riñón

Los riñones mantienen el volumen del líquido y la concentración de electrolitos del cuerpo. Así mismo ayudan a mantener la concentración de Na^+ y K^+ en la sangre dentro de límites estrechos y también regulan el pH de la sangre. El sistema endocrino regula estas funciones homeostáticas de los riñones. Entre las hormonas involucradas se incluyen: hormona antidiurética (HAD), aldosterona, angiotensina II y péptido natriurético auricular (PNA) (**TABLA 48-1**).

La HAD incrementa la absorción de agua

La cantidad de orina producida depende de la necesidad corporal de retener el agua o deshacerse de ella. Cuando la ingesta de líquido es baja, el cuerpo empieza a deshidratarse y el volumen sanguíneo decrece. A medida que esto ocurre, la concentración de sales disueltas en la sangre se vuelve más grande, provocando un incremento en la presión osmótica. Ciertos receptores en el hipotálamo son sensibles a este cambio osmótico. Envían señales al lóbulo posterior de la glándula pituitaria para que libere **hormona antidiurética (HAD)**. Esta hormona es producida en realidad en el hipotálamo, pero es almacenada en la pituitaria posterior y liberada según se necesita. Un centro de la sed en el hipotálamo también responde a la deshidratación, estimulando un incremento en la ingesta de fluidos.

La HAD hace que los conductos colectores sean más permeables al agua, de modo que se reabsorbe más agua. Como resultado, se produce un pequeño volumen de orina concentrada (**FIGURA 48-14**). La HAD actúa sobre la acuaporina-2, una proteína de membrana que forma canales de agua cerrados en la pared de los conductos colectores (vea el capítulo 5). Estos canales permiten que el agua pase rápidamente a través de la membrana plasmática.

Cuando se toma un gran volumen de agua, la sangre se vuelve diluida y su presión osmótica desciende. La liberación de HAD por la glándula pituitaria decrece, disminuyendo la cantidad de agua reabsorbida de los conductos colectores. Los riñones producen un gran volumen de orina diluida.

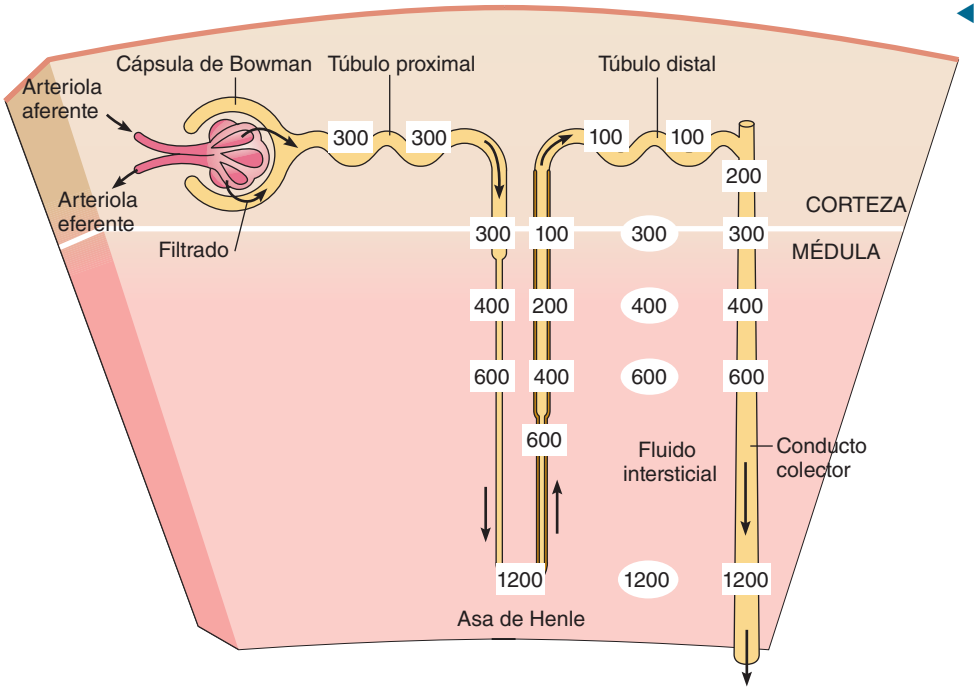


FIGURA 48-13 Concentración del filtrado a medida que se mueve a través de la nefrona

La figura muestra la concentración relativa de iones, principalmente Na^+ y Cl^-, durante la formación de una orina muy concentrada. Los números indican la concentración de sal en el filtrado y el fluido intersticial expresados en miliosmoles por litro. Mientras más hipertónica es una disolución, más alta es la presión osmótica. El fluido intersticial muy hipertónico cerca de la pelvis renal extrae agua osmóticamente del filtrado en los conductos colectores. El contorno grueso a lo largo del miembro ascendente indica que esta región es relativamente impermeable al agua.

En el trastorno *diabetes insípida* (no confundir con el trastorno más común diabetes mellitus) la glándula pituitaria funciona mal y no libera suficiente HAD. La diabetes insípida también puede desarrollarse a partir del desarrollo de una insensibilidad del riñón a la HAD. En la diabetes insípida el agua no es reabsorbida de manera eficiente de los conductos, de modo que el cuerpo produce un gran volumen de orina. Una persona con diabetes insípida grave puede excretar hasta 24 litros de orina cada día, lo cual es una pérdida importante de agua. La persona afectada se deshidrata y debe beber casi de manera continua para compensar la pérdida de líquido. Para tratar la diabetes insípida se usa una hormona sintética (desmopresina).

La vía renina-angiotensina-aldosterona incrementa la reabsorción de sodio

El sodio es el ion extracelular más abundante, representa alrededor de 90% de todos los iones positivos en el fluido extracelular. Varias hormonas trabajan juntas para regular la concentración de sodio. La **aldosterona**, que es secretada por la corteza de las glándulas suprarrenales, estimula los túbulos distales y conductos colectores para incrementar la reabsorción del sodio. Cuando los investigadores eliminan las glándulas suprarrenales de animales experimentales, excretan demasiado sodio, conduciendo a un agotamiento grave del fluido extracelular.

TABLA 48-1 Regulación endocrina de la función de los riñones

Hormona	Fuente	Tejido objetivo	Acciones	Factores que estimulan la liberación
Hormona antidiurética (HAD)	Producida por el hipotálamo, liberada por la glándula pituitaria posterior	Conductos colectores	Incrementa la permeabilidad de los conductos colectores, lo cual aumenta la reabsorción y disminuye la excreción de agua	La baja ingesta de líquidos disminuye el volumen sanguíneo e incrementa la presión osmótica de la sangre, receptores en el hipotálamo estimulan la pituitaria posterior
Aldosterona	Glándulas suprarrenales (corteza)	Túbulos distales y conductos colectores	Incrementa la reabsorción del sodio, lo cual aumenta la presión arterial	Angiotensina II, disminución de la presión arterial
Angiotensina II	Producida a partir de angiotensina I	Vasos sanguíneos y glándulas suprarrenales	Constriñe los vasos sanguíneos, lo cual aumenta la presión arterial; estimula la secreción de aldosterona, estimula la sed	El decremento en la presión arterial provoca la secreción de renina, la renina cataliza la conversión de angiotensina en angiotensina I, la cual luego es transformada en angiotensina II por ECA
Péptido natriurético auricular	Aurícula del corazón	Arteriolas aferentes, conductos colectores	Dilata las arteriolas aferentes, inhibe la reabsorción de sodio por los conductos colectores, inhibe la secreción de aldosterona, disminuye la presión arterial	El estiramiento de la aurícula debido a un aumento en el volumen de la sangre

PUNTO CLAVE La hormona HAD incrementa la reabsorción de agua, lo cual disminuye el volumen de orina.

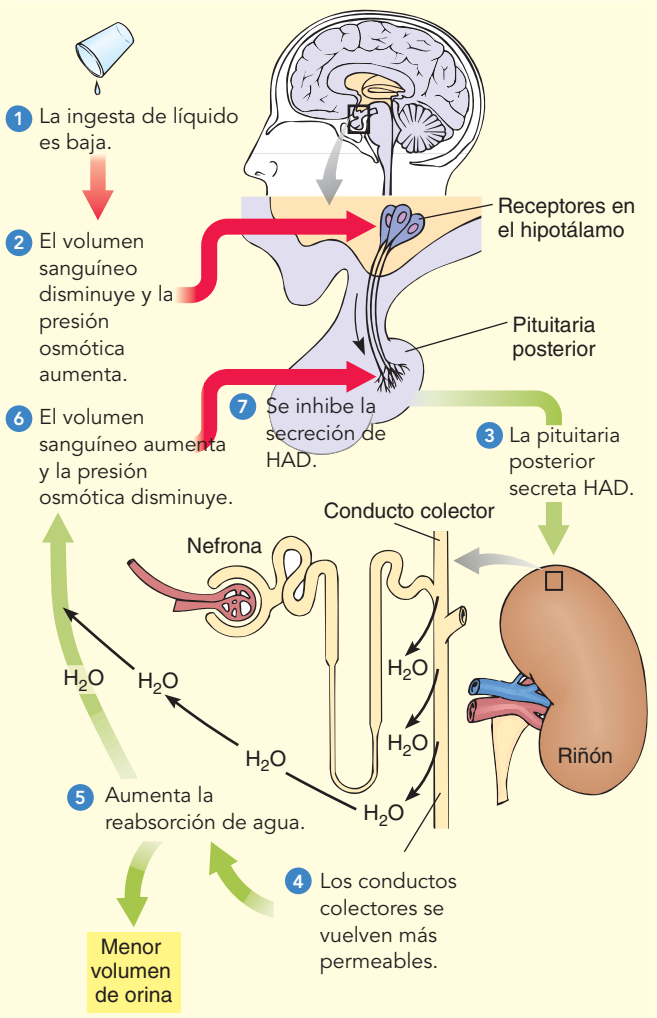


FIGURA 48-14 Regulación del volumen de orina por la hormona antidiurética (HAD)
Cuando el cuerpo se deshidrata, la hormona HAD incrementa la permeabilidad de los conductos conductores al agua. Se reabsorbe más agua y sólo se produce un pequeño volumen de orina concentrada.

La secreción de aldosterona es estimulada tanto por hormonas como por un decremento en la presión arterial (ocasionado por una disminución en el volumen de la sangre y del fluido intersticial). Cuando la presión arterial baja, las células del **aparato yuxtaglomerular** secretan la enzima **renina**, que activa la **vía renina-angiotensina-aldosterona**. El aparato yuxtaglomerular es un pequeño grupo de células en la región donde el túbulo renal entra en contacto con las arteriolas aferentes y eferentes (vea la figura 48-9b). La renina convierte la proteína plasmática angiotensinógeno en angiotensina I. La *enzima convertidora de angiotensina* (*ECA*) convierte la angiotensina I en su forma activa, **angiotensina II**, que es una hormona peptídica. La angiotensina II estimula la secreción de aldosterona. La ECA es producida por las células endoteliales en las paredes de los capilares pulmonares.

La angiotensina II incrementa la síntesis y liberación de aldosterona. Además, la angiotensina II eleva la presión arterial directamente al constreñir los vasos sanguíneos, estimula a la pituitaria para que libere HAD e incita la sed. Estas acciones ayudan a incrementar el volumen del fluido extracelular, lo cual eleva la presión arterial. En personas con hipertensión, algunas veces se usan *inhibidores de ECA* para bloquear la producción de angiotensina II. La vía renina-angiotensina-aldosterona se puede resumir como sigue:

el volumen sanguíneo disminuye ⟶ la presión arterial decrece ⟶ las células del aparato yuxtaglomerular secretan renina ⟶ la renina cataliza la conversión de angiotensina en angiotensina I ⟶ la HAD cataliza la conversión de angiotensina I en angiotensina II ⟶ la angiotensina II constriñe los vasos sanguíneos y estimula la secreción de aldosterona ⟶ la aldosterona incrementa la reabsorción de sodio ⟶ la presión arterial aumenta

El péptido natriurético auricular inhibe la reabsorción de sodio

El **péptido natriurético auricular (PNA)**, una hormona producida por el corazón, incrementa la excreción de sodio y disminuye la presión arterial. El PNA se almacena en gránulos en las células del músculo auricular. Cuando la concentración de Na^+ aumenta, los fluidos son retenidos y el volumen sanguíneo aumenta. Las células del músculo auricular se estiran y responden al liberar PNA hacia la circulación.

El PNA dilata arteriolas aferentes, incrementando así la tasa de filtración glomerular. Esta hormona inhibe directamente la reabsorción de sodio por los conductos colectores y también de manera indirecta al inhibir la secreción de aldosterona. El PNA también reduce la concentración plasmática de aldosterona al inhibir la liberación de renina. Estas acciones del PNA incrementan la secreción de sodio y la salida de orina, lo cual disminuye el volumen sanguíneo y la presión arterial. Observe que la vía renina-angiotensina-aldosterona y el PNA trabajan de manera antagónica en la regulación del balance de líquidos y electrolitos, y de la presión arterial.

el volumen sanguíneo aumenta ⟶ la presión arterial sube ⟶ la aurícula del corazón se estira ⟶ la aurícula libera PNA ⟶ inhibe directamente la reabsorción de sodio y la secreción de aldosterona (lo cual también inhibe la reabsorción de sodio) ⟶ mayor volumen de orina ⟶ el volumen sanguíneo disminuye ⟶ la presión arterial disminuye

Repaso

- ¿Cuál(es) estructura(s) está(n) asociada(s) con cada uno de los siguientes procesos?: (1) formación de urea; (2) formación de orina; (3) almacenamiento temporal de orina; (4) conducción de orina fuera del cuerpo.
- ¿Cuál(es) parte(s) de la nefrona está(n) asociada(s) con los siguientes procesos?: (1) filtración; (2) reabsorción; (3) secreción.
- ¿Por qué secuencia de estructuras pasa una gota de filtrado a medida que se mueve de la cápsula de Bowman a la vesícula urinaria?
- ¿Por qué secuencia de vasos sanguíneos pasa una gota de filtrado a medida que es conducida hacia una nefrona y después de que sale de ésta?
- ¿Cómo regula el riñón la composición de la sangre?
- ¿Cuáles son las acciones de la vía renina-angiotensina-aldosterona?

RESUMEN: ENFOQUE EN LOS OBJETIVOS DE APRENDIZAJE

48.1 *(página 1035)*

1 Describir cómo los procesos de *osmorregulación* y *excreción* contribuyen a la homeóstasis de electrolitos.

- La **osmorregulación** es la regulación activa de la presión osmótica de los líquidos corporales, de manera que se mantenga la homeóstasis de fluidos y electrolitos. La **excreción** es el proceso de deshacerse de desechos metabólicos del cuerpo.

48.2 *(página 1035)*

2 Contrastar los costos y beneficios de excretar amoniaco, ácido úrico o urea.

- Los principales productos de desecho del metabolismo animal son agua, bióxido de carbono y **desechos nitrogenados**, que incluyen amoniaco, ácido úrico y urea. El **amoniaco** es tóxico y es excretado principalmente por animales acuáticos.
- El **ácido úrico** y la **urea** son mucho menos tóxicos que el amoniaco, pero su síntesis requiere energía. El ácido úrico puede ser excretado como una pasta semisólida, una adaptación para conservar agua. La excreción de urea requiere agua.

48.3 *(página 1036)*

3 Comparar los osmoconformadores y los osmorreguladores.

- La mayoría de los invertebrados marinos son **osmoconformadores**; es decir, la concentración de sal de sus fluidos corporales varía con los cambios en el agua marina. Algunos invertebrados marinos, especialmente los que viven en hábitats costeros, son **osmorreguladores** que mantienen una concentración de sal óptima a pesar de los cambios en la salinidad de sus alrededores.

4 Describir los túbulos protonefridios, metanefridios y de Malpighi, y comparar sus funciones.

- Los **órganos nefridios** ayudan a mantener la homeóstasis al reducir la concentración de líquidos del cuerpo por osmorregulación y excreción de desechos metabólicos. Los **protonefridios**, órganos nefridios encontrados en platelmintos, son túbulos sin aberturas internas. El fluido intersticial entra en sus extremos ciegos, que constan de **células flamígeras,** las cuales tienen cepillos de cilios. Los cilios impulsan el fluido a través de los túbulos; el exceso de fluido sale por los nefridioporos.
- La mayoría de los anélidos y moluscos tienen órganos nefridios denominados **metanefridios**, que son túbulos abiertos por ambos extremos. A medida que el fluido en el celoma se mueve por el túbulo, los materiales necesarios son reabsorbidos por capilares. La orina, que contiene desechos, sale del cuerpo por los nefridioporos.
- Los **túbulos de Malpighi**, extensiones de la pared intestinal del insecto, tienen extremos ciegos que están en el hemocelo. Las células del túbulo transportan activamente ácido úrico y algunas otras sustancias de la hemolinfa hacia el túbulo, y el agua sigue por difusión. El contenido del túbulo pasa hacia el intestino. El agua y algunos solutos son reabsorbidos en el recto. Los túbulos de Malpighi conservan efectivamente el agua y han contribuido al éxito de los insectos como animales terrestres.

48.4 *(página 1038)*

5 Relacionar la función del riñón de los vertebrados con el éxito de éstos en una amplia gama de hábitats.

- El **riñón** de los vertebrados excreta desechos nitrogenados y ayuda a mantener el balance de líquidos al ajustar el contenido de sal y agua en la orina. Los hábitats de agua dulce, marinos y terrestres presentan diferentes problemas para mantener el balance de líquidos internos y para la excreción de desechos nitrogenados. La estructura y la función del riñón vertebrado se han adaptado para afrontar los diversos retos osmóticos presentados por estos hábitats diferentes.

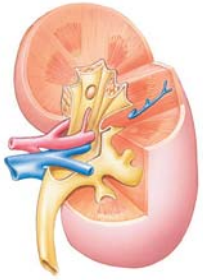
6 Comparar las adaptaciones para la osmorregulación en peces de agua dulce, peces óseos marinos, mamíferos marinos y vertebrados terrestres.

- Los peces de agua dulce toman agua osmóticamente; excretan un gran volumen de orina hipotónica.
- Los peces marinos óseos toman agua osmóticamente. Lo compensan al beber agua marina y excretar sal por sus branquias; producen sólo un pequeño volumen de orina isotónica. Los tiburones y otros peces marinos cartilaginosos retienen grandes cantidades de urea, lo cual les permite tomar agua osmóticamente por las branquias. Excretan un gran volumen de orina hipotónica. Los mamíferos marinos ingieren agua de mar con su alimento. Producen orina concentrada.
- Los vertebrados terrestres deben conservar el agua. Los endotermos tienen una tasa metabólica alta y producen un mayor volumen de desechos nitrogenados. Cuentan con numerosas adaptaciones para conservar el agua, incluidos riñones eficaces.

48.5 *(página 1040)*

7 Describir (o rotular en un diagrama) los órganos del sistema urinario de los mamíferos y proporcionar las funciones de cada uno.

- El **sistema urinario** es el sistema excretorio más importante en los humanos y otros mamíferos. En los mamíferos, los riñones producen orina, que pasa por los **uréteres** a la **vejiga urinaria** para su almacenamiento. Durante la micción, la orina es liberada del cuerpo a través de la **uretra**.
- La porción exterior de cada riñón es la **corteza renal**; la porción interior es la **médula renal**. La médula renal contiene de ocho a diez **pirámides renales**. La punta de cada pirámide es una **papila renal**. Conforme se produce orina, fluye hacia los **conductos colectores**, que la vacían a través de una papila renal hacia una cámara en forma de embudo, la **pelvis renal**. Cada riñón tiene más de un millón de unidades funcionales denominadas **nefronas**.



CENGAGENOW™ **Aprenda más sobre el sistema urinario humano y la estructura del riñón al hacer clic en las figuras en CengageNOW.**

8 Describir (o rotular en un diagrama) las estructuras de una nefrona (incluir los vasos sanguíneos asociados) y proporcionar las funciones de cada estructura.

- Cada nefrona consta de un grupo de capilares denominado glomérulo, el cual está rodeado por una **cápsula de Bowman** que se abre hacia un largo **túbulo renal** en espiral. El túbulo renal consta de un **túbulo proximal contorneado**, el **asa de Henle** y un **túbulo distal contorneado**.
- Las **nefronas corticales**, ubicadas casi por completo dentro de la corteza o médula exterior, tienen pequeños glomérulos. Las **nefronas yuxtamedulares** tienen glomérulos grandes y largas asas de Henle que se extienden profundamente hacia la médula. Estas nefronas son importantes en la concentración de orina.
- La sangre fluye desde pequeñas ramas de la **arteria renal** a **arteriolas aferentes** y luego a capilares glomerulares. Luego, la sangre circula hacia una **arteriola eferente** que la entrega en un segundo conjunto de capilares, los **capilares peritubulares** que rodean el túbulo renal. La sangre sale del riñón por la **vena renal**.

9 Seguir una gota de filtrado desde la cápsula de Bowman hasta su liberación del cuerpo como orina.

- La orina es producida por **filtración** de plasma, **reabsorción** de materiales necesarios y **secreción** de unas cuantas sustancias, como iones de potasio e hidrógeno, hacia el túbulo renal.

- El plasma se filtra través de los capilares glomerulares hacia la cápsula de Bowman. Las paredes permeables de los capilares y **rendijas de filtración** entre los **podocitos**, células epiteliales especializadas que constituyen la pared interna de la cápsula de Bowman, sirven como **membrana de filtración**. La filtración es no selectiva con respecto a moléculas pequeñas; la glucosa y otros materiales necesarios, así como desechos metabólicos se vuelven parte del filtrado.
- Alrededor de 99% del filtrado es reabsorbido de los túbulos renales hacia la sangre. La reabsorción es un proceso muy selectivo que devuelve materiales utilizables a la sangre, pero deja desechos y excesos de otras sustancias para su excreción por la orina. La tasa máxima a la que una sustancia puede ser reabsorbida es el **transporte tubular máximo (Tm)**.
- En la secreción, los iones de hidrógeno, otros iones y algunos medicamentos son transportados activamente por el túbulo renal para volverse parte de la orina.
- La producción de orina concentrada depende de una alta concentración de sal y urea en el fluido intersticial de la médula del riñón. El fluido intersticial en la médula tiene un gradiente de concentración en el que la sal está más concentrada alrededor de la parte inferior del asa de Henle. El gradiente se mantiene, en parte, por la reabsorción de sal desde varias partes de túbulo renal. Un contraflujo de líquido a través de los dos miembros del asa de Henle concentra el filtrado a medida que éste se mueve por el miembro descendente y se diluye cuando se mueve por el miembro ascendente.
- El agua es extraída del filtrado por ósmosis conforme pasa a través de los conductos colectores. Este proceso concentra la orina en los conductos colectores
- Algo del agua que se difunde del filtrado hacia el fluido intersticial es eliminada por los vasos rectos, un sistema de capilares que se extiende desde las arteriolas eferentes.
- La **orina** es una disolución acuosa de desechos nitrogenados, exceso de sales y otras sustancias que no son necesarias para el cuerpo.

CENGAGENOW™ **Observe los procesos renales en acción al hacer clic en las figuras en CengageNOW.**

10 Describir la regulación hormonal del balance de líquidos y electrolitos por la hormona antidiurética (HAD), el sistema renina-angiotensina-aldosterona y el péptido natriurético auricular (PNA).

- Cuando el cuerpo necesita conservar agua, la glándula pituitaria posterior incrementa su liberación de **hormona antidiurética (HAD)**. La glándula pituitaria responde a un incremento en la concentración osmótica de la sangre (provocada por la deshidratación). La ADH aumenta la permeabilidad de los conductos colectores al agua. Como resultado, se reabsorbe más agua y sólo se produce un pequeño volumen de orina.
- La vía renina-angiotensina-aldosterona y el péptido natriurético atrial trabajan de manera antagónica. Cuando la presión arterial disminuye, las células del **aparato yuxtaglomerular** secretan la enzima **renina**, que activa una vía que conduce a la producción de **angiotensina II**. Esta hormona estimula la liberación de aldosterona. La **aldosterona** incrementa la reabsorción de sodio y la angiotensina II constriñe las arteriolas; ambas acciones incrementan la presión arterial.
- Cuando la presión arterial sube, el **péptido natriurético auricular (PNA)** incrementa la excreción de sodio e inhibe la secreción de aldosterona. Estas acciones incrementan la salida de orina y disminuyen la presión arterial.

EVALÚE SU COMPRENSIÓN

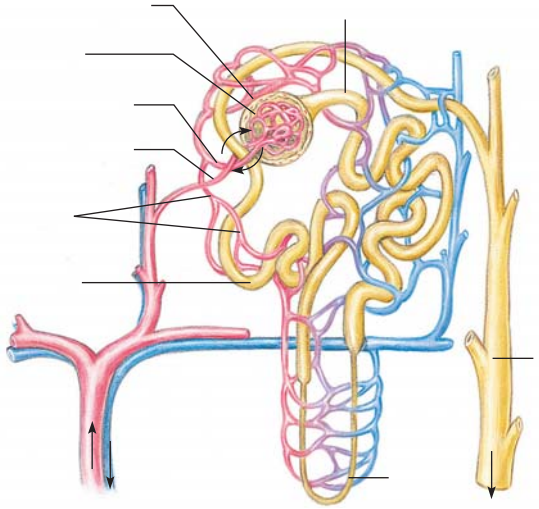
1. El proceso que mantiene la homeóstasis de los líquidos corporales al evitar que éstos se vuelvan demasiado diluidos o demasiado concentrados es la (a) excreción (b) eliminación (c) osmorregulación (d) filtración glomerular (e) secreción tubular
2. ¿Cuál de los siguientes pares *no* es correcto? (a) protonefridios; platelminto (b) metanefridios; anélido (c) célula flamígera, platelminto (d) túbulo de Malpighi, molusco (e) riñón, vertebrado
3. Para compensar la pérdida de líquidos, muchos peces marinos óseos (a) acumulan urea (b) tienen glándulas que excretan glucosa (c) consumen una dieta baja en proteínas (d) excretan un gran volumen de orina hipertónica (e) beben agua de mar
4. Ordene las siguientes estructuras en la secuencia precisa por la que pasa la orina.
   1. uretra 2. vejiga urinaria 3. riñón 4. uréter
   (a) 4, 3, 2, 1 (b) 3, 4, 2, 1 (c) 1, 2, 3, 4 (d) 4, 2, 1, 3 (e) 3, 1, 2, 4
5. Ordene las siguientes estructuras en la secuencia precisa por la que pasa el filtrado.
   1. túbulo proximal contorneado 2. asa de Henle 3. conducto colector 4. túbulo distal contorneado 5. cápsula de Bowman
   (a) 5, 4, 3, 2, 1 (b) 3, 4, 2, 5, 1 (c) 1, 5, 2, 3, 4 (d) 5, 4, 2, 3, 1 (e) 5, 1, 2, 4, 3
6. La arteriola aferente entrega sangre a (a) la arteria renal (b) la arteriola eferente (c) la vena renal (d) los capilares del glomérulo (e) los capilares peritubulares
7. ¿Cuál de las siguientes no contribuye al proceso de filtración? (a) transporte activo por células epiteliales que revisten los túbulos renales (b) una gran área superficial para la filtración (c) permeabilidad de los capilares glomerulares (d) alta presión arterial hidrostática en los capilares glomerulares (e) podocitos
8. El máximo transporte tubular (Tm) es (a) la concentración máxima de una sustancia en el plasma que puede ser reabsorbida por el riñón (b) la tasa más rápida a la que es posible transportar la orina por el uréter (c) la tasa máxima a la que una sustancia puede ser reabsorbida del filtrado en los túbulos renales (d) la tasa máxima a la que una sustancia puede pasar por el asa de Henle e) la tasa máxima a la que una sustancia puede ser secretada en el filtrado
9. ¿Cuál de las siguientes no contribuye a la alta concentración de sal en el fluido intersticial en la médula del riñón? (a) transporte activo de sodio desde la parte superior del miembro ascendente (b) difusión de sal desde el miembro ascendente del asa de Henle (c) reabsorción de sal de varias regiones de la cápsula de Bowman (d) contra-

flujo de fluido por los dos miembros del asa de Henle (e) difusión de urea fuera del conducto colector

10. ¿Cuál de las siguientes afirmaciones *no* es verdadera sobre la ADH? (a) es liberada por el lóbulo posterior de la glándula pituitaria (b) incrementa la absorción de agua (c) su secreción aumenta cuando se incrementa la presión osmótica en el cuerpo (d) aumenta el volumen de orina (e) su secreción disminuye cuando se bebe mucha agua

11. La aldosterona (a) es liberada por la glándula pituitaria posterior (b) disminuye la reabsorción de sodio (c) su secreción es estimulada por un incremento en la presión arterial (d) es una enzima que convierte la angiotensina en angiotensina II (e) su secreción aumenta en respuesta a la angiotensina II

12. Rotule el diagrama. Use la figura 48-9a para comprobar sus respuestas.



PENSAMIENTO CRÍTICO

1. ¿Por qué la glucosa no suele estar presente en la orina? ¿Por qué está presente en la orina de personas con diabetes mellitus? ¿Cree que las personas con diabetes mellitus experimentan un incremento en la salida de orina?

2. ¿Qué tipos de desafíos osmorregulatorios experimentan los humanos? Explique. ¿Qué mecanismos se tienen para afrontar estos desafíos?

3. **VÍNCULO CON LA EVOLUCIÓN.** El número de protonefridios en una planaria está relacionado con la salinidad de su entorno. Las planarias que habitan agua ligeramente salada desarrollan menos protonefridios, pero el número se incrementa rápidamente cuando la concentración de sal en el entorno es menor. ¿Cómo es adaptativo este hecho? Explique.

4. **VÍNCULO CON LA EVOLUCIÓN.** La dieta de la rata canguro consta de semillas secas y no bebe agua. ¿Qué tipos de adaptaciones osmorregulatorias le podrían ayudar a sobrevivir?

5. **VÍNCULO CON LA EVOLUCIÓN.** Aunque básicamente el riñón es semejante en todos los vertebrados, su estructura y función varían algo entre el grupo taxonómico de los vertebrados. ¿Cuáles son algunas de las adaptaciones que han ocurrido durante la evolución del riñón de los vertebrados?

6. **CIENCIA, TECNOLOGÍA Y SOCIEDAD.** Una persona con enfermedad renal vive de 10 a 15 años más con un trasplante de riñón que con diálisis continua. Sin embargo, en Estados Unidos muchas personas tienen dificultad para ser aceptadas en un programa de trasplante porque no cuentan con seguros idóneos. Los medicamentos inmunosupresores necesarios después de una intervención quirúrgica son muy caros, cuestan alrededor de $1500 dólares al mes. ¿La condición económica debe ser un factor decisivo con respecto a que una persona viva o muera? ¿O con respecto a la calidad de vida?

CENGAGENOW™ **Preguntas adicionales están disponibles en CengageNOW en www.cengage.com/login.**

49 Regulación endocrina

Shark Song/M. Kazmers/Dembinsky Photo Associates

La regulación endocrina del cambio de color en un crustáceo. Las hormonas regulan la distribución de pigmento en las células, resultando en cambios de color. Este rey cangrejo juvenil del estrecho de Puget (*Lopholithodes mandtii*) se mezcla con su ambiente al cambiar de color.

CONCEPTOS CLAVE

49.1 Las glándulas y los tejidos endocrinos secretan hormonas, mensajeros químicos que se unen con receptores específicos sobre células diana o dentro de ellas, y regulan procesos fisiológicos. La regulación endocrina depende principalmente de sistemas de retroalimentación negativa, que a menudo implican concentraciones de iones o compuestos químicos específicos.

49.2 Se conocen varios tipos de señalización endocrina: en la señalización endocrina clásica, glándulas endocrinas secretan hormonas que son transportadas a células diana por la sangre; en la señalización neuroendocrina, células neuroendocrinas producen hormonas que son transportadas por los axones y liberadas en el fluido intersticial; en la señalización autocrina, una hormona actúa sobre las mismas células que la producen; y en la señalización paracrina, una hormona actúa sobre células próximas.

49.3 Los receptores son responsables de la especificidad del sistema endocrino. Pequeñas hormonas solubles en lípidos entran en las células diana, se unen con receptores dentro de la célula y luego activan o reprimen genes específicos; las hormonas hidrófilas se unen a receptores en la superficie de la célula e inician la transducción de señales, conduciendo a cambios en los procesos celulares.

49.4 Muchas hormonas de invertebrados son neurohormonas secretadas por células neuroendocrinas. Las hormonas de los invertebrados regulan el metabolismo, el crecimiento y el desarrollo, incluidas la muda de piel y la metamorfosis.

49.5 En los vertebrados, muchos órganos y tejidos secretan hormonas que interactúan para regular el crecimiento y el desarrollo, el metabolismo, el equilibrio de líquidos, la reproducción, la respuesta al estrés y muchos otros procesos.

Una oruga se transforma en mariposa. Un crustáceo cambia de color para mezclarse con su entorno (vea la fotografía). Una adolescente se desarrolla para volverse mujer. Un adulto se enfrenta al estrés crónico. El **sistema endocrino** regula estos procesos fisiológicos y muchos más, incluyendo el crecimiento y el desarrollo, el metabolismo, el equilibrio de líquidos y las concentraciones de iones y compuestos químicos específicos en la sangre, la orina y otros fluidos corporales; la reproducción y la respuesta al estrés. Los tejidos y los órganos del sistema endocrino secretan *hormonas*, mensajeros químicos que envían señales a otras células.

La **endocrinología**, el estudio de la actividad endocrina, es un campo activo y emocionante de la investigación biomédica. Esta rama de la biología tiene sus orígenes en experimentos realizados por el fisiólogo alemán A. A. Berthold en la década de 1840. Berthold extirpó los testículos de gallos jóvenes y observó que la cresta de éstos (una característica sexual secundaria del macho) no crecía tanto como la de los gallos normales. Luego, trasplantó testículos a algunas de las aves y observó que las crestas crecían a su tamaño normal. Los métodos de Berthold se volvieron un modelo para los estudios subsecuentes sobre endocrinología y siguen siendo usados por los investigadores actuales.

Los investigadores están estudiando activamente mecanismos de acción hormonal, entre los que se incluyen la caracterización de receptores y la identificación de las moléculas implicadas en la *transducción de señales*. Algunos endocrinólogos aplican una estrategia inversa para descubrir nuevas hormonas y vías de señalización dentro de la célula. Se centran en receptores nucleares "huérfanos", aquellos para los cuales los ligandos (las moléculas que se unen a ellos) aún no son conocidos.

Algunos de estos receptores "huérfanos" reconocen hormonas que todavía no han sido identificadas. Mediante esta estrategia, los investigadores han identificado vías de señalización intracelular para esteroides, ácidos grasos y varios otros compuestos. De manera interesante, muchas vías de señalización comparten las mismas moléculas, inclusive si responden a estímulos diferentes y activan respuestas distintas. Queda mucho por aprender sobre la manera en que vías semejantes conducen a muchas acciones celulares diversas y muy específicas.

En este capítulo se aborda cómo el sistema endocrino regula los procesos vitales. La atención se centra en la manera en que las hormonas mantienen la homeostasis y se analiza cómo la sobreproducción o deficiencia de varias hormonas interfiere con el funcionamiento normal.

49.1 PANORAMA DE LA REGULACIÓN ENDOCRINA

OBJETIVOS DE APRENDIZAJE

1. Comparar la función del sistema endocrino con la del sistema nervioso y describir cómo estos sistemas trabajan juntos para regular los procesos del cuerpo.
2. Resumir la regulación de la acción endocrina por medio de sistemas de reatroalimentación negativa.
3. Identificar cuatro grupos químicos principales a los que son asignadas las hormonas y proporcionar dos ejemplos de cada uno.

El sistema endocrino es una colección diversa de células, tejidos y órganos, incluyendo **glándulas endocrinas** especializadas que producen y secretan **hormonas**, mensajeros químicos que regulan muchos procesos fisiológicos. El término *hormona* se deriva de una palabra griega que significa "excitar". Las hormonas excitan, o estimulan, cambios en tejidos específicos. Las glándulas endocrinas difieren de las **glándulas exocrinas** (como las sudoríparas y gástricas) en que estas últimas liberan sus excreciones hacia conductos. Las glándulas endocrinas no tienen conductos y secretan sus hormonas hacia el fluido intersticial o la sangre circundante.

Los endocrinólogos han identificado alrededor de diez glándulas endocrinas distintas. También han descubierto células especializadas en el tracto digestivo, corazón, riñones y muchas otras partes del cuerpo que liberan hormonas o sustancias semejantes a éstas. Como resultado de estos descubrimientos, el alcance de la endocrinología ahora incluye la producción y los efectos de mensajeros químicos producidos por una amplia variedad de órganos, tejidos y células.[1]

Las hormonas suelen ser transportadas por la sangre. Producen una respuesta característica sólo después de unirse con receptores específicos en **células diana** o **blanco**, las cuales son influidas por una hormona particular. Las células diana pueden estar en otra glándula endocrina o en un tipo de órgano totalmente diferente, como un hueso o un riñón. Las células diana pueden estar ubicadas lejos de la glándula endocrina. Por ejemplo, la glándula tiroides de los vertebrados secreta hormonas que estimulan el metabolismo en los tejidos de todo el cuerpo.

Varios tipos de hormonas pueden participar en la regulación de actividades metabólicas de un tipo de célula particular. De hecho, muchas hormonas producen un efecto sinérgico en el que la presencia de una hormona mejora los efectos de otra.

El sistema endocrino y el sistema nervioso interactúan para regular el cuerpo

El sistema endocrino trabaja estrechamente con el sistema nervioso para mantener la **homeostasis**, el ambiente interno en equilibrio del cuerpo. Recuerde de los capítulos 41 y 42 que el sistema nervioso responde con rapidez a los estímulos al transmitir señales eléctricas y químicas. Las neuronas envían señales a las células musculares y glandulares, incluidas las células endocrinas. El sistema endocrino envía señales a una gama mucho más amplia de tipos de células objetivo que el sistema nervioso.

En general, el sistema endocrino reacciona con más lentitud que el sistema nervioso, aunque sus respuestas pueden ser más duraderas. Como se verá, el sistema nervioso ayuda a regular muchas respuestas endocrinas. Por ejemplo, cuando el cuerpo es amenazado, el hipotálamo señala a las glándulas suprarrenales que secreten la hormona epinefrina. El hipotálamo, que es el enlace entre los sistemas nervioso y endocrino, también produce varias hormonas (neurohormonas), incluidas hormonas que regulan la glándula pituitaria.

Los sistemas nervioso y endocrino trabajan de manera aún más difusa cuando se considera que la misma molécula señalizadora puede funcionar como neurotransmisor o como hormona, dependiendo de su origen. (Tal vez el lector recuerde de los capítulos 41 y 42 que la norepinefrina es secretada en la sinapsis por neuronas en el cerebro y por el sistema simpático). La norepinefrina también es secretada como una hormona por la médula suprarrenal, un órgano endocrino.

Los sistemas de retroalimentación negativa regulan la actividad endocrina

Aunque están presentes en cantidades minúsculas, más de 50 hormonas diferentes pueden estar circulando en la sangre de un vertebrado en cualquier instante. Las moléculas de hormonas se mueven continuamente fuera de la circulación y se unen con sus células diana. Son eliminadas de la sangre por el hígado, que inactiva algunas de ellas, y por los riñones, que las excretan.

La mayor parte de la acción endocrina es regulada por **sistemas de retroalimentación negativa**, estudiados en el capítulo 39. Las glándulas paratiroides, situadas en el cuello de los vertebrados tetrápodos, constituyen un buen ejemplo de regulación endocrina (**FIGURA 49-1**). Las glándulas paratiroides regulan la concentración de calcio de la sangre. Cuando la concentración de calcio no está dentro de los límites homeostáticos, los nervios y los músculos no pueden funcionar de manera adecuada. Por ejemplo, cuando hay muy pocos iones calcio presentes, las neuronas se activan espontáneamente, provocando espasmos musculares. Cuando la concentración de calcio varía demasiado con respecto al estado estable (hacia arriba o hacia abajo), los sistemas de retroalimentación negativa restauran la homeostasis.

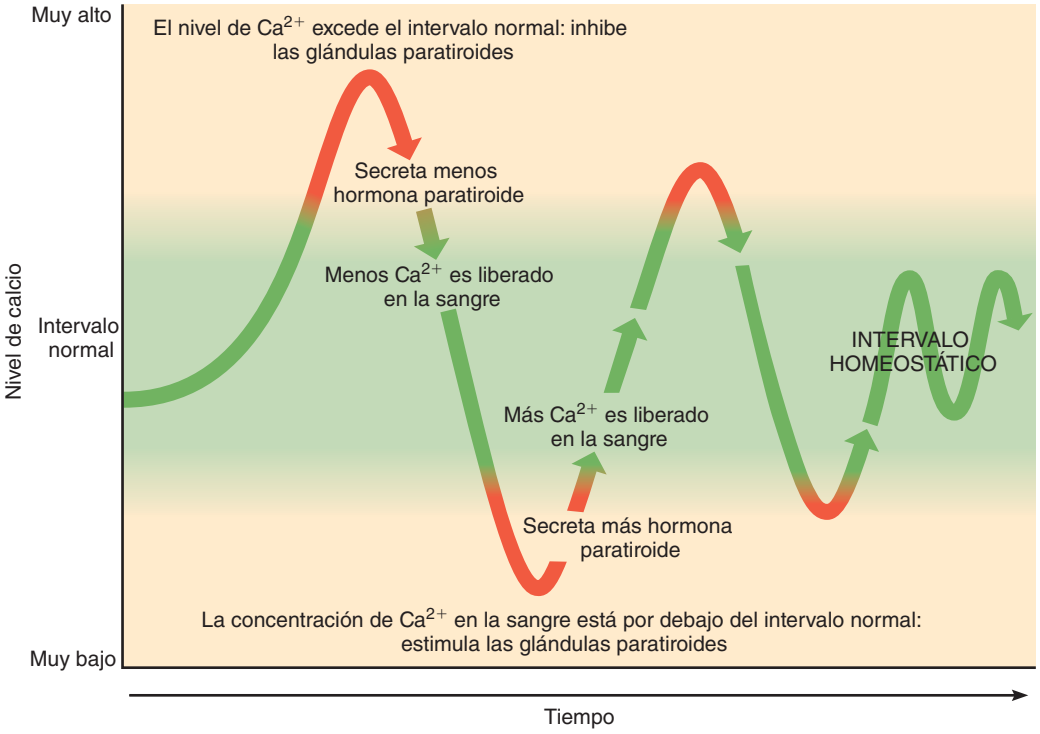
Un decremento en la concentración de calcio en el plasma señala a las glándulas paratiroides que liberen más hormona paratiroide, la cual incrementa la concentración de calcio en la sangre.

[1]Las feromonas son mensajeros químicos que liberan los animales para comunicarse con otros de su misma especie. Debido a que las feromonas suelen ser producidas por glándulas exocrinas y no regulan actividades metabólicas dentro del animal que las produce, la mayoría de los biólogos no las clasifican como hormonas. Su papel en la regulación del comportamiento se analiza en el capítulo 52.

FIGURA 49-1 Regulación por retroalimentación negativa ▶

No importa si la concentración de calcio en la sangre es demasiado alta o demasiado baja, los mecanismos de retroalimentación negativa restauran la homeostasis. La hormona paratiroide incrementa la concentración de calcio al estimular la liberación de calcio del hueso y la reabsorción de calcio por los túbulos del riñón.

(Vea en la figura 49-11 diagramas más detallados de la regulación de la hormona paratiroide).



Cuando la concentración de calcio sube por arriba de los límites normales, las glándulas paratiroides disminuyen su producción de hormona. Ambas respuestas son sistemas de retroalimentación negativa. Un incremento en la concentración de calcio resulta en una disminución de la liberación de hormona paratiroide, mientras que un decremento en el calcio lleva a un aumento en la secreción de la hormona. En cualquier caso, la respuesta contrarresta el cambio inadecuado, restaurando el estado estable. (La acción paratiroide se aborda con mayor detalle más adelante en el capítulo).

Las hormonas son asignadas a cuatro grupos químicos

Aunque las hormonas son químicamente diversas, suelen pertenecer a uno de cuatro grupos químicos: (1) derivados de ácidos grasos, (2) esteroides, (3) derivados de aminoácidos o (4) péptidos o proteínas. Las *prostaglandinas* y las hormonas juveniles de los insectos son **derivados de ácidos grasos** (**FIGURA 49-2a**). Las prostaglandinas son sintetizadas a partir del ácido araquidónico, un ácido graso de 20 carbonos. Una prostaglandina tiene un anillo de cinco carbonos en su estructura.

La hormona de la muda de piel de los insectos es una **hormona esteroide** (**FIGURA 49-2b**). En los vertebrados, la corteza suprarrenal, los testículos, el ovario y la placenta secretan hormonas esteroides sintetizadas a partir del colesterol. Algunos ejemplos de hormonas esteroides son el cortisol, secretado por la corteza suprarrenal, la testosterona, hormona masculina reproductora secretada por los testículos; y la progesterona y el estrógeno, hormonas femeninas reproductoras producidas por el ovario. Los atletas (y otros) algunas veces abusan de las hormonas sintéticas conocidas como esteroides anabólicos (vea *Preguntas acerca de: Esteroides anabólicos y otras hormonas de las que se abusa*).

Químicamente, las hormonas más simples son **derivados de aminoácidos** (**FIGURA 49-2C**). Las hormonas de la tiroides (T_3 y T_4) son sintetizadas a partir del aminoácido tirosina y del yoduro. La epinefrina (también conocida como adrenalina) y la norepinefrina (también conocida como noradrenalina), producidas por la médula de la glándula suprarrenal, también se derivan de la tirosina. La melatonina es sintetizada a partir del aminoácido triptófano.

Las **hormonas péptidas** solubles en agua son el grupo hormonal más grande. (Muchos endocrinólogos incluyen las hormonas proteínicas en este grupo). Los **neuropéptidos** son un gran grupo de moléculas de señalización producidas por las neuronas. La oxitocina y la hormona antidiurética (HAD), producidas en el hipotálamo, son neuropéptidos cortos, cada uno compuesto por nueve aminoácidos (**FIGURA 49-2d**). Siete de los aminoácidos son idénticos en las dos hormonas, aunque las acciones de éstas son totalmente diferentes. Las hormonas glucagón (vea la figura 3-19), secretina, hormona adrenocorticotrópica (HACT) y calcitonina son péptidos algo más largos, cada uno de los cuales consta de alrededor de 30 aminoácidos.

La insulina es una proteína pequeña que consta de dos cadenas de péptidos unidas por enlaces disulfuro. La hormona del crecimiento, la hormona estimulante de la tiroides y las hormonas gonadotrópicas, secretadas por el lóbulo anterior de la glándula pituitaria, son proteínas grandes cuyos pesos moleculares son de 25,000 o más.

Repaso

- ¿Qué son las células diana?
- ¿Cómo trabajan juntos los sistemas nervioso y endocrino?
- ¿Cómo trabaja la retroalimentación negativa?
- ¿Cómo responde el cuerpo cuando la concentración de calcio en la sangre está por debajo del nivel homeostático?
- ¿Cuáles son los cuatro grupos químicos principales de las hormonas? Proporcione un ejemplo de cada uno.

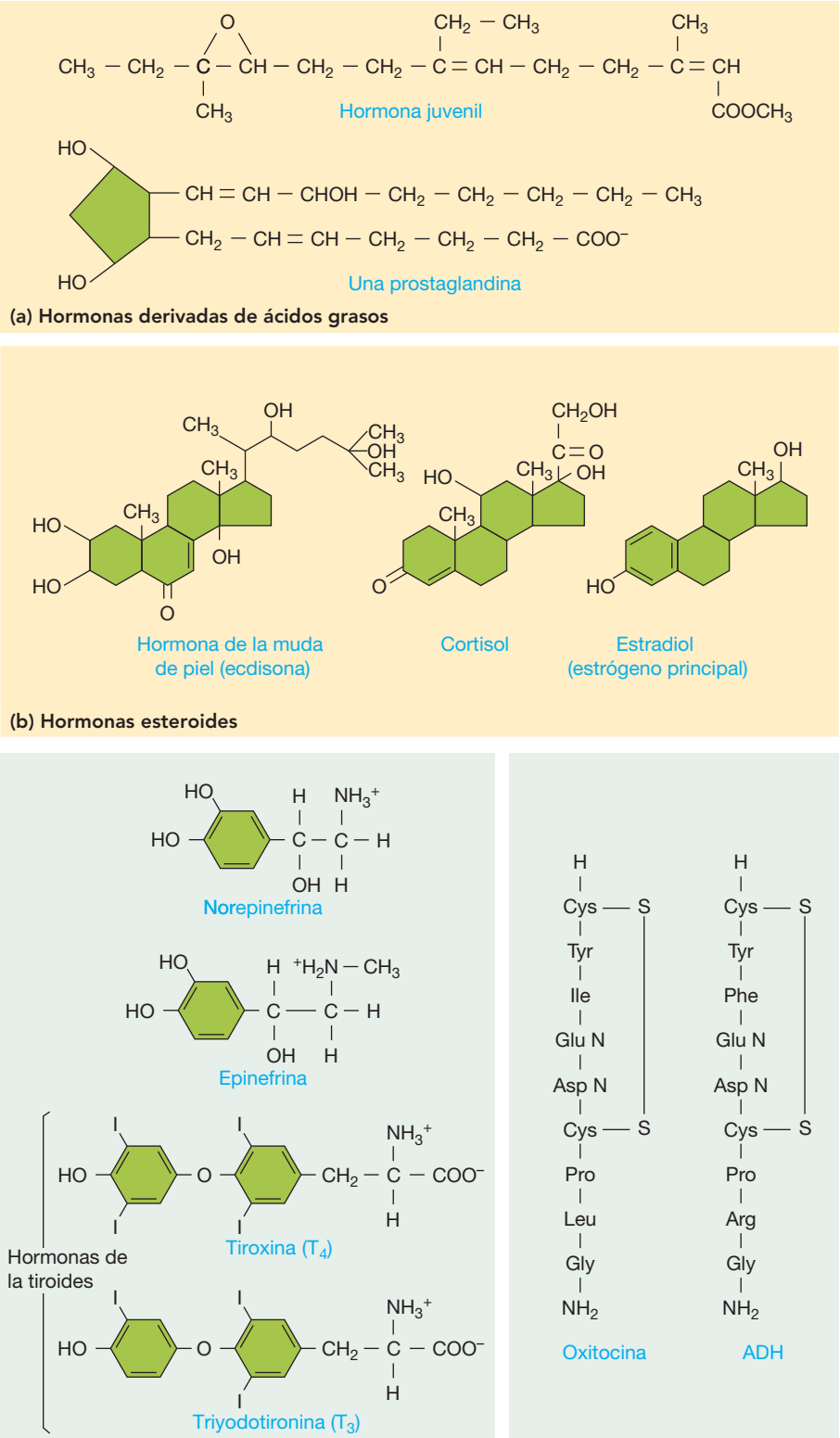


FIGURA 49-2 Principales grupos químicos de hormonas

49.2 TIPOS DE SEÑALIZACIÓN ENDOCRINA

OBJETIVO DE APRENDIZAJE

4 Comparar cuatro tipos de señalización endocrina.

Las hormonas envían señales a sus células diana por medio de señalización endocrina clásica, señalización neuroendocrina, señalización autoendocrina y señalización paracrina. En la **señalización endocrina clásica**, las hormonas son secretadas por glándulas endocrinas y transportadas por la sangre a células diana (**FIGURA 49-3a**). Las hormonas esteroides y las hormonas de la tiroides son transportadas unidas a proteínas plasmáticas. Las hormonas péptidas solubles en agua se disuelven en el plasma. Las hormonas salen de la sangre con el plasma y están presentes en el fluido intersticial.

Las neurohormonas son transportadas en la sangre

Ciertas neuronas, conocidas como **células neuroendocrinas**, son un vínculo importante entre los sistemas nervioso y endocrino. En la **señalización neuroendocrina**, las células neuroendocrinas producen **neurohormonas** que son transportadas por los axones y liberadas hacia el fluido intersticial. Suelen difundirse en capilares y son transportadas por la sangre (**FIGURA 49-3b**). Los sistemas endocrinos de los invertebrados son bastante neuroendocrinos. En los vertebrados, el hipotálamo produce neurohormonas que vinculan el sistema nervioso con la glándula pituitaria, una glándula endocrina que secreta varias hormonas.

Algunos reguladores locales son considerados hormonas

Un **regulador local** es una molécula de señalización que se difunde por el fluido intersticial y actúa sobre células próximas. La mayoría de los endocrinólogos incluyen por lo menos ciertos reguladores locales como hormonas. También, algunos compuestos químicos que actúan como hormonas clásicas (transportadas por la sangre) funcionan como reguladores locales en ciertas condiciones.

Preguntas acerca de

ESTEROIDES ANABÓLICOS Y OTRAS HORMONAS DE LAS QUE SE ABUSA

¿Por qué se abusa de los esteroides anabólicos y algunas otras hormonas? Se estima que un millón de personas en Estados Unidos, la mitad de ellos adolescentes, abusa de ciertas hormonas con la intención de mejorar su rendimiento físico. Los esteroides anabólicos, un grupo de hormonas sintéticas, se denominan oficialmente esteroides androgénicos anabólicos (AAS por sus siglas en inglés). Los esteroides anabólicos son andrógenos sintéticos (hormonas reproductoras masculinas) que fueron desarrollados en la década de 1930 para evitar la atrofia muscular en pacientes con enfermedades que les impedían moverse.

En la década de 1950, los esteroides anabólicos se popularizaron entre los atletas profesionales, que los usaban para aumentar su masa corporal, resistencia, fuerza física y dinamismo. En verdad, su rendimiento atlético quizá se incrementó, por lo menos de manera parcial, por la euforia inducida por los fármacos y el aumento en el entusiasmo por entrenar. El término *dopaje* se refiere al uso de sustancias como los esteroides anabólicos, que pueden mejorar el rendimiento pero son potencialmente dañinas.

Lo mismo que con otras hormonas, la concentración de esteroides que circulan en el cuerpo es regulada con precisión, de modo que el uso de esteroides anabólicos interfiere con los procesos fisiológicos normales. Estos fármacos permanecen en el cuerpo durante mucho tiempo. Sus metabolitos (productos de descomposición) pueden detectarse en la orina hasta por seis meses.

Inclusive durante el uso a corto plazo y en dosis relativamente bajas, los esteroides anabólicos tienen un efecto importante en el estado de ánimo y el comportamiento. En dosis más altas, los usuarios experimentan procesos de pensamiento perturbados, olvido y confusión y a menudo se encuentran fácilmente distraídos. El término *rabia de esteroides* se refiere a los cambios de humor, ira impredecible, agresividad aumentada y comportamiento irracional mostrado por muchos usuarios.

El mal uso de los esteroides anabólicos plantea muchos riesgos para la salud. Estos fármacos incrementan el riesgo de enfermedad cardiovascular al elevar la presión arterial y disminuir la concentración de lipoproteínas de alta densidad (HDL; el colesterol "bueno"). Los esteroides anabólicos provocan daño al riñón y al hígado y aumentan el riesgo de cáncer de hígado. El abuso de estas hormonas también reduce la función sexual. En los hombres, la secreción de testosterona disminuye y los testículos se encogen, conduciendo a esterilidad. En las mujeres, el abuso de esteroides anabólicos puede provocar infertilidad, así como la aparición de rasgos masculinos como vello facial y una disminución en el tamaño de los senos. En los adolescentes ocasionan acné grave y atrofian el crecimiento al cerrar de manera prematura las placas de crecimiento en los huesos.

Los esteroides anabólicos son inyectados o tomados en forma de píldoras. Quienes abusan de los esteroides y comparten agujas o usan técnicas no estériles cuando se los inyectan están en riesgo de contraer hepatitis, VIH y otras infecciones graves.

Cuando se comenzaron a conocer sus graves efectos colaterales en la década de 1960, el uso de los esteroides anabólicos se volvió polémico, y en 1973 el Comité Olímpico prohibió su uso. Ahora están prohibidos en todo el mundo por organizaciones deportivas de aficionados y profesionales. En Estados Unidos, la posesión de esteroides anabólicos sin una prescripción médica es un delito federal. Sin embargo, a pesar de los riesgos, el mercado negro de estas hormonas sintéticas se estima en más de 1000 millones de dólares al año.

Un análisis reciente determinó que casi un tercio de los esteroides anabólicos comprados ilegalmente no contiene los fármacos indicados en sus etiquetas. Casi 50% de los esteroides anabólicos que contenían los fármacos ofrecidos eran entregados en dosis mucho menores o mucho mayores. Además, los fármacos adquiridos ilegalmente suelen estar contaminados con metales pesados tóxicos (por ejemplo, plomo y arsénico).

El usuario típico de esteroides anabólicos suele ser un atleta (65%) hombre (95%), más a menudo jugador de futbol, levantador de pesas o luchador. Sin embargo, de manera sorprendente, alrededor de 10% de los estudiantes varones de secundaria han utilizado esteroides anabólicos y aproximadamente un tercio de éstos ni siquiera pertenece a algún equipo deportivo de su escuela. Estos adolescentes usan la hormona sólo para modificar su apariencia física: para darle vida a sus músculos (hacerlos crecer) e incrementar su resistencia. Muchos usuarios de esteroides anabólicos tienen dificultad en percibir de manera realista sus imágenes corporales. Siguen siendo infelices inclusive después de haber incrementado en forma espectacular su masa muscular.

Algunas personas también abusan de otras hormonas, incluyendo la hormona del crecimiento humana (HCH) y la eritropoyetina. La hormona del crecimiento humana, como los esteroides anabólicos, ayuda a construir masa muscular pero también provoca acromegalia, una condición en la que algunos huesos se engruesan anormalmente. La hormona del crecimiento humana también puede provocar diabetes e incrementar el tamaño del corazón, lo cual puede conducir a insuficiencia cardiaca.

La eritropoyetina, una hormona producida por el riñón, aumenta la concentración de glóbulos rojos, lo que incrementa el transporte de oxígeno. Esta hormona puede mejorar el rendimiento de un atleta de resistencia hasta en 10% durante períodos cortos. Sin embargo, concentraciones anormalmente altas de glóbulos rojos pueden ocasionar graves problemas cardiovasculares. El abuso de la eritropoyetina ha provocado la muerte de varios atletas.

Los reguladores locales usan señalización *autocrina* o *paracrina*. En la **señalización autocrina**, una hormona u otro regulador actúa sobre las células mismas que la producen (**FIGURA 49-3c**). Por ejemplo, la hormona femenina estrógeno, que funciona como una hormona clásica, también puede ejercer un efecto autocrino que estimula la secreción de estrógeno adicional. A veces, el estrógeno actúa sobre células próximas, un tipo de regulación local conocida como **señalización paracrina** (**FIGURA 49-3d**).

Los reguladores locales incluyen mediadores químicos como factores de crecimiento, histamina, óxido nítrico y prostaglandinas. Más de 50 **factores de crecimiento**, típicamente péptidos, estimulan la división celular y el desarrollo normal en tipos específicos de células. (Recuerde del capítulo 45 que la **histamina** es almacenada en los mastocitos y liberada en respuesta a reacciones alérgicas, lesión o infección). La histamina provoca la dilatación de los vasos sanguíneos y que los capilares se vuelvan más permeables. El **óxido nítrico (NO)**, otro regulador local, es un gas producido por muchos tipos de células, incluidas las que revisten los vasos sanguíneos. El NO relaja las fibras de músculo liso en la pared del vaso sanguíneo, provocando su dilatación. (Vea el análisis del óxido nítrico en el capítulo 6).

Las **prostaglandinas** son ácidos grasos modificados liberados continuamente por las células de la mayoría de los tejidos. Estas hormonas locales usan señalización paracrina. Aunque las prostaglandinas están presentes en cantidades muy pequeñas, afectan una amplia gama de procesos fisiológicos. Modifican los niveles de monofosfato de adenosina (AMP) cíclico e interactúan con otras hormonas para regular varias actividades metabólicas.

El principal objetivo de las prostaglandinas es el músculo liso. Algunas prostaglandinas estimulan la contracción del músculo liso, mientras

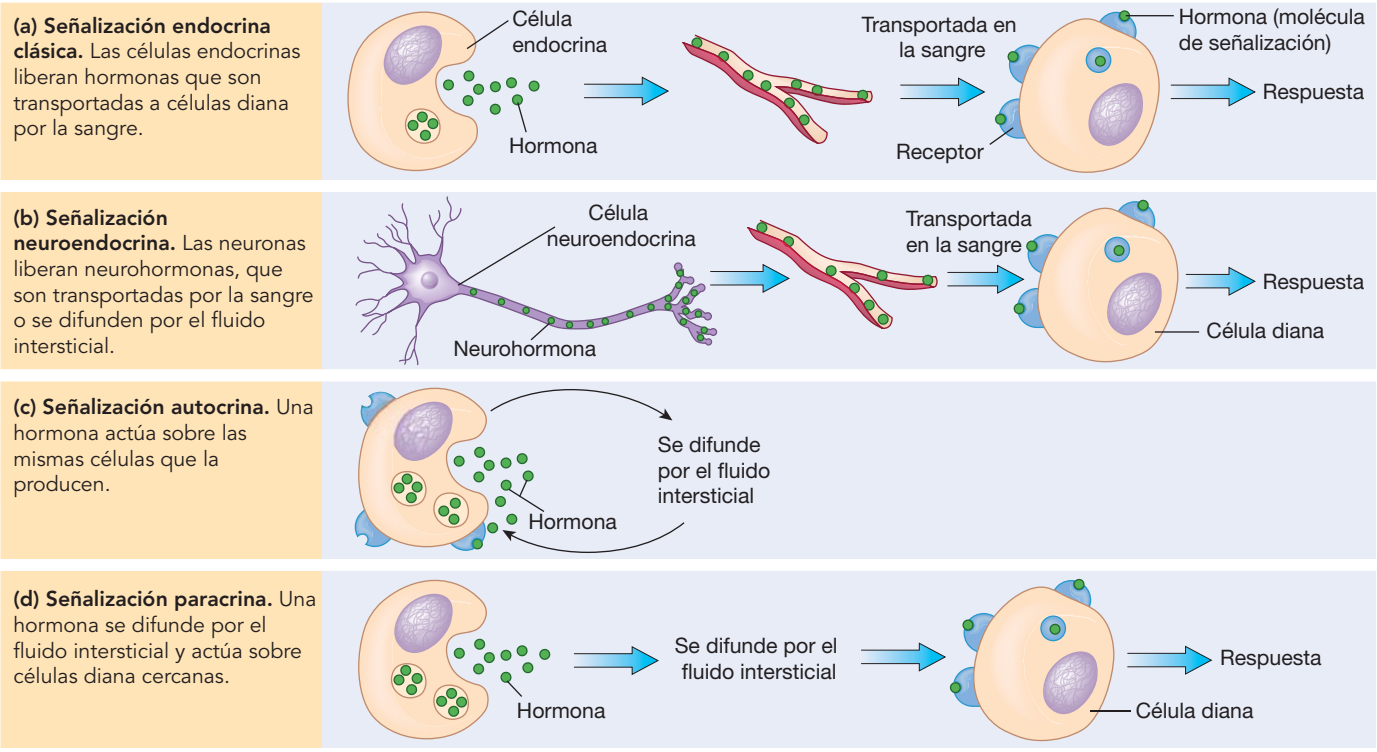


FIGURA 49-3 **Algunos tipos de señalización endocrina**

Las células endocrinas secretan hormonas que envían señales a células diana, conduciendo a un cambio en uno o más procesos celulares.

otras ocasionan su relajación. Así, algunas reducen la presión arterial mientras otras la elevan. Las prostaglandinas sintetizadas en el centro regulador de temperatura en el hipotálamo provocan fiebre. De hecho, los medicamentos antiinflamatorios no esteroides (NSAID), como aspirina e ibuprofeno, disminuyen la fiebre y reducen la inflamación y el dolor al inhibir la síntesis de prostaglandina.

Debido a que las prostaglandinas están implicadas en la regulación de tantos procesos metabólicos, poseen un gran potencial para una variedad de usos clínicos. Los médicos las usan para inducir el trabajo de parto y el aborto, y para promover la curación de úlceras en el estómago y el duodeno. Las prostaglandinas podrían utilizarse algún día para tratar una variedad de enfermedades, incluyendo asma, artritis, enfermedades renales, ciertos trastornos cardiovasculares y algunas formas de cáncer.

Repaso

- ¿Qué es la señalización neuroendocrina?
- ¿Qué son los reguladores locales?
- ¿En qué son diferentes la señalización autocrina y la paracrina?
- ¿Cuáles son dos funciones de las prostaglandinas?

49.3 MECANISMOS DE LA ACCIÓN HORMONAL

OBJETIVO DE APRENDIZAJE

5 Comparar el mecanismo de acción de pequeñas hormonas solubles en lípidos con el de las hormonas hidrófilas; incluir el papel de segundos mensajeros, como el AMP cíclico.

Una hormona presente en el fluido intersticial permanece "inadvertida" hasta que llega a sus células diana, las cuales tienen receptores que la reconocen y se unen a ella. Los receptores de hormonas son proteínas grandes o glicoproteínas. Recuerde que el sitio de recepción semeja a una cerradura y que las hormonas son como llaves diferentes. Sólo la hormona que se ajusta al receptor específico puede influir la maquinaria metabólica de la célula (vea el capítulo 6). Los receptores son responsables de la especificidad del sistema endocrino.

Los receptores son sintetizados y degradados continuamente. Sus cantidades son aumentadas o disminuidas por **regulación por disminución del receptor** y **regulación por aumento del receptor**. Por ejemplo, cuando la concentración de una hormona es demasiado elevada durante un largo período, las células disminuyen el número de receptores para esa hormona. La regulación por disminución reduce la sensibilidad de las células diana hacia la hormona, de modo que amortigua la habilidad de esta última para llevar a cabo su función. La regulación por aumento ocurre cuando la concentración de una hormona particular es demasiado baja. Incrementar el número de receptores en la membrana plasmática aumenta el efecto de la hormona sobre la célula.

Algunas hormonas entran en células diana y activan genes

Las hormonas esteroides y las hormonas de la tiroides son moléculas relativamente pequeñas, solubles en lípidos (hidrofóbicas) que pasan fácilmente a través de la membrana plasmática de la célula diana. Los receptores de proteínas específicos en el citoplasma o en el núcleo se unen con la hormona para formar un complejo hormona-receptor (**FIGURA 49-4**). Por ejemplo, las hormonas de la tiroides se unen con receptores en el núcleo que son factores de transcripción. Una vez activadas por la

hormona, ponen en marcha o reprimen la transcripción de ARN mensajero que codifica proteínas específicas. Las proteínas que son sintetizadas producen cambios en la estructura o en la actividad metabólica.

La activación de genes y la síntesis de proteínas pueden llevarse varias horas. Sin embargo, las hormonas esteroides también pueden tener mecanismos de acción más rápidos que no requieren la síntesis de proteínas. Por ejemplo, los investigadores han identificado un receptor de estrógeno en la membrana del retículo endoplasmático. Cuando este receptor es activado por el enlace con estrógeno, inicia una rápida señalización que conduce a cambios en la célula en cuestión de minutos e inclusive de segundos. Recientemente fueron descritos receptores de membrana plasmática para dos hormonas esteroides. Es probable que se descubran otros.

Muchas hormonas se unen a receptores en la superficie celular

Debido a que las hormonas péptidas son hidrófilas, no son solubles en la capa lipídica de la membrana plasmática y no entran en las células diana. En lugar de eso, se unen a receptores específicos sobre la superficie celu-

PUNTO CLAVE **Las hormonas esteroide y de la tiroides son pequeñas moléculas solubles en lípidos que pasan a través de la membrana plasmática y activan o reprimen genes específicos. La síntesis de proteínas específicas conduce a cambios que se reconocen como acciones de la hormona.**

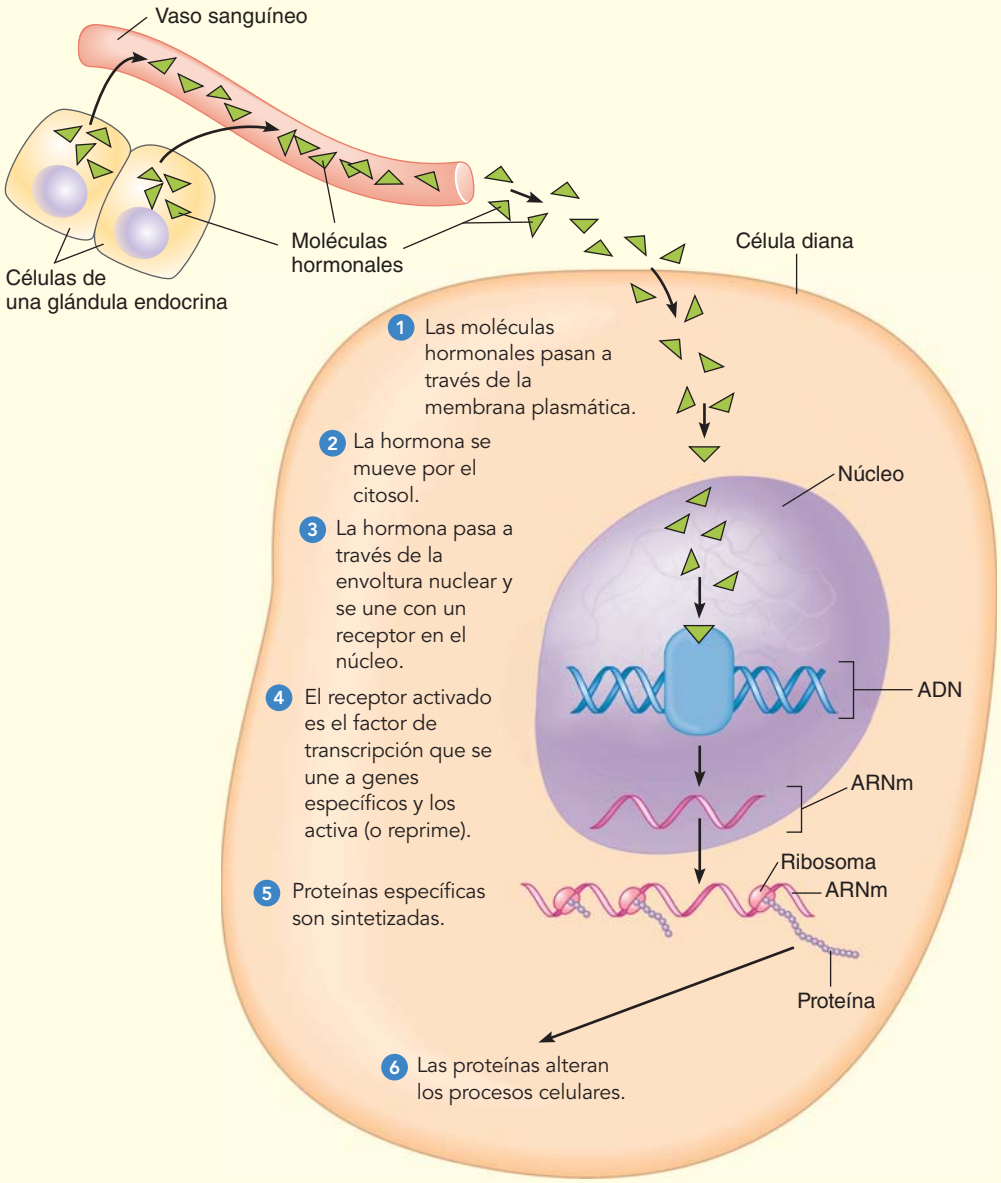


FIGURA 49-4 ***Animada*** **Mecanismo de acción de las hormonas esteroide y de la tiroides**

lar en la membrana plasmática. Dos tipos principales de receptores en la superficie celular que se unen a hormonas son los receptores acoplados a proteínas G y los asociados a enzimas. Estos receptores se analizaron con detalle en el capítulo 6. Aquí se revisarán algunos conceptos básicos.

Los receptores acoplados a proteínas G inician la transducción de señales

Los **receptores acoplados a proteínas G** son proteínas transmembrana que inician la **transducción de señales**; convierten una señal hormonal extracelular en una señal intracelular que afecta algunos procesos celulares. La hormona no entra en la célula. Sirve como el **primer mensajero** y transmite la información a un **segundo mensajero** o señal intracelular. Luego, el segundo mensajero envía señales a las moléculas efectoras para que lleven a cabo la acción.

Los receptores acoplados a proteínas G activan **proteínas G**, un grupo de proteínas regulatorias integrales (**FIGURA 49-5**). La G indica que se unen a **trifosfato de guanosina (TFG)** el cual, como el ATP, es una molécula importante en reacciones energéticas. Cuando el sistema está inactivo, la proteína G se une al **difosfato de guanosina (DFG)**, que es semejante al ADP, la forma hidrolizada del ATP. Las proteínas G transportan una señal entre el receptor y un segundo mensajero.

Cuando un receptor ligado a hormonas se une a una proteína G estimulatoria, ésta libera TFG y lo reemplaza con TFG. La proteína G experimenta un cambio en su configuración que le permite unirse con la enzima **adenilil ciclasa** y activarla en el lado citoplasmático de la membrana plasmática. Una vez activada, la adenilil ciclasa cataliza la conversión de ATP en **AMP cíclico (AMPc)**. Al acoplarse el complejo hormona-receptor con una enzima que genera una señal, las proteínas G amplifican los efectos de la hormona y rápidamente son producidas muchas moléculas de segundos mensajeros. Un tipo de proteína G, la G_S, estimula la adenilil ciclasa y otra, la G_i, la inhibe.

El AMP cíclico activa **proteínas quinasas**, enzimas que fosforilan (agregan un grupo fosfato a) proteínas específicas. Una vez fosforilada, la proteína quinasa es activada y puede fosforilar la siguiente proteína en la ruta. Una cadena de reacciones conduce a algún cambio metabólico. Los sustratos para la proteína quinasa son diferentes en varios

PUNTO CLAVE Las hormonas péptidas se unen con receptores en la membrana plasmática. El receptor es un transductor de señal que convierte la señal hormonal en una señal intracelular, la cual es trasmitida por un segundo mensajero.

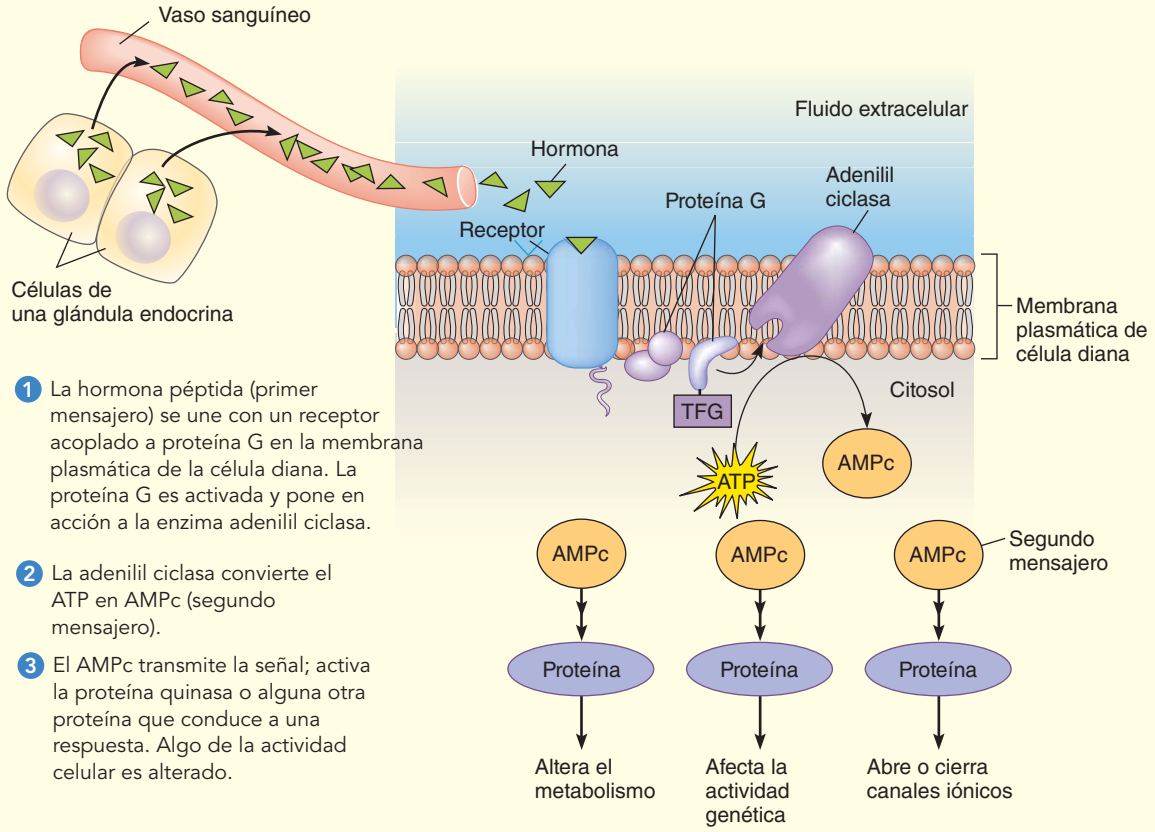


FIGURA 49-5 *Animada* **Mecanismo de acción de las hormonas péptidas**
Muchas hormonas péptidas envían señales a células diana mediante un receptor acoplado a una proteína G. El AMP cíclico, o algún otro segundo mensajero, retransmite la señal al activar una cascada de reacciones de fosforilación. La proteína final en la ruta cambia algún proceso celular (la acción de la hormona).

tipos de células, por lo que el efecto del AMPc varía. En las células del músculo esquelético, una proteína quinasa dispara la descomposición de glicógeno en glucosa, mientras que en las células del hipotálamo, una proteína quinasa activa el gen que codifica una hormona inhibidora del crecimiento.

Recuerde del capítulo 6 que algunas proteínas G usan fosfolípidos como segundos mensajeros. Ciertos complejos hormona-receptor activan una proteína G que luego activa la fosfolipasa C, una enzima unida a membrana (vea la figura 6-9). Esta enzima divide un fosfolípido de membrana en dos productos, **inositol trifosfato (IP_3)** y **diacilglicerol (DAG)**. Ambos actúan como segundos mensajeros. El DAG (en combinación con iones calcio) activa una proteína quinasa que fosforila una variedad de proteínas. El IP_3 abre los canales de calcio en el retículo endoplasmático liberando iones calcio hacia el citosol. Los iones calcio se unen a ciertas proteínas, como la **calmodulina**. Luego, la calmodulina activada estimula otras proteínas.

Los receptores asociados a enzimas funcionan directamente

Los **receptores asociados a enzimas** son proteínas transmembrana con un sitio de unión hormonal fuera de la célula y un sitio enzimático dentro de ella (vea la figura 6-5c). Estos receptores no están acoplados a proteínas G. Funcionan directamente como enzimas o están asociados directamente a enzimas. La mayoría de los receptores asociados a enzimas son **receptores de tirosina quinasas** que se unen a factores de crecimiento y otras moléculas de señalización, incluida la insulina. Cuando el receptor es activado, fosforila el aminoácido tirosina en proteínas específicas de señalización dentro de la célula.

Repaso

- ¿Cuáles son las funciones de los receptores y segundos mensajeros en la acción hormonal?
- ¿En qué se diferencian las hormonas esteroides y péptidas en sus mecanismos de acción?
- ¿Cuál es el mecanismo de acción de una hormona que usa AMP cíclico como segundo mensajero?

49.4 REGULACIÓN NEUROENDOCRINA EN INVERTEBRADOS

OBJETIVO DE APRENDIZAJE

6 Identificar cuatro funciones de las neurohormonas de invertebrados y describir la regulación del desarrollo de insectos.

Entre los invertebrados, las hormonas son secretadas principalmente por neuronas, en lugar de por glándulas endocrinas. Estas *neurohormonas* regulan la regeneración en hidras, platelmintos y anélidos; los cambios de color en crustáceos; y el crecimiento, desarrollo, metabolismo, producción de gametos y reproducción (incluido el comportamiento reproductivo) en muchos otros grupos. Las tendencias en la evolución de los sistemas endocrinos de los invertebrados incluyen un número creciente tanto de neurohormonas como de hormonas secretadas por glándulas endocrinas y un mayor papel de las hormonas en los procesos fisiológicos.

Los insectos tienen glándulas endocrinas y células neuroendocrinas. Sus varias hormonas y neurohormonas interactúan entre sí para regular el metabolismo, el crecimiento y el desarrollo, incluyendo la muda de piel y la metamorfosis. El control hormonal del desarrollo en los insectos varía entre las especies. Por lo general, algún factor ambiental (como un cambio de temperatura) activa las células endocrinas en el cerebro. Luego, estas células producen una neurohormona denominada **hormona del cerebro (BH)**, que es transportada por los axones y almacenada en pares de **cuerpos cardiacos** (**FIGURA 49-6**). Cuando la hormona cerebral es liberada de los cuerpos cardiacos, estimula las **glándulas protorácicas,** glándulas endocrinas en el protórax, para producir **hormona de la muda (HM)**, también denominada **ecdisona** (vea la figura 49-2b). La hormona de la muda, una hormona esteroide, estimula el crecimiento y la muda de piel.

En el insecto inmaduro, un par de glándulas endocrinas denominadas ***corpora allata*** (en singular, *corpus allatum*) secretan **hormona juvenil (HJ)**. Ésta suprime la metamorfosis en cada muda larval, de modo que el insecto aumenta de tamaño mientras permanece en su estado inmaduro; después de la muda, el insecto sigue en estado larvario. Cuando la concentración de HJ disminuye por debajo de algún nivel crítico, ocurre la metamorfosis y el insecto se transforma en una pupa (vea el capítulo 31). En ausencia de la hormona juvenil, la pupa muda y se transforma en adulto. El sistema nervioso regula la actividad secretoria de los corpora allata y la cantidad de hormona juvenil decrece con cada muda sucesiva.

Repaso

- ¿Cuáles son cuatro acciones de las hormonas en los invertebrados?
- ¿Cuál es la función de la hormona juvenil en los insectos?

49.5 REGULACIÓN ENDOCRINA EN VERTEBRADOS

OBJETIVOS DE APRENDIZAJE

7 Identificar las glándulas endocrinas clásicas de los vertebrados y describir las acciones de sus hormonas. Describir los efectos de la hipersecreción y la hiposecreción sobre la homeostasis.

8 Describir los mecanismos por los cuales el hipotálamo y la glándula pituitaria integran funciones regulatorias; resumir las acciones de las hormonas hipotalámica y pituitaria.

9 Describir las acciones de las hormonas de la tiroides y paratiroides, su regulación y los efectos de su mal funcionamiento.

10 Contrastar las acciones de la insulina y el glucagón, y describir la diabetes mellitus y la hipoglicemia, incluyendo los efectos metabólicos de estos trastornos.

11 Resumir las acciones y la regulación de las hormonas suprarrenales, incluyendo su papel en la respuesta del cuerpo al estrés.

Las hormonas de los vertebrados regulan actividades tan diversas como el crecimiento y el desarrollo, la reproducción, la tasa metabólica, el equilibrio de líquidos, la homeostasis sanguínea y la respuesta al estrés. La mayoría de los vertebrados tienen glándulas endocrinas semejantes, aunque las acciones de algunas hormonas pueden diferir en varios grupos de vertebrados. La **TABLA 49-1** proporciona las fuentes, los tejidos diana y las acciones fisiológicas principales de algunas de las hormonas más importantes de los vertebrados. El hipotálamo y la glándula pitui-

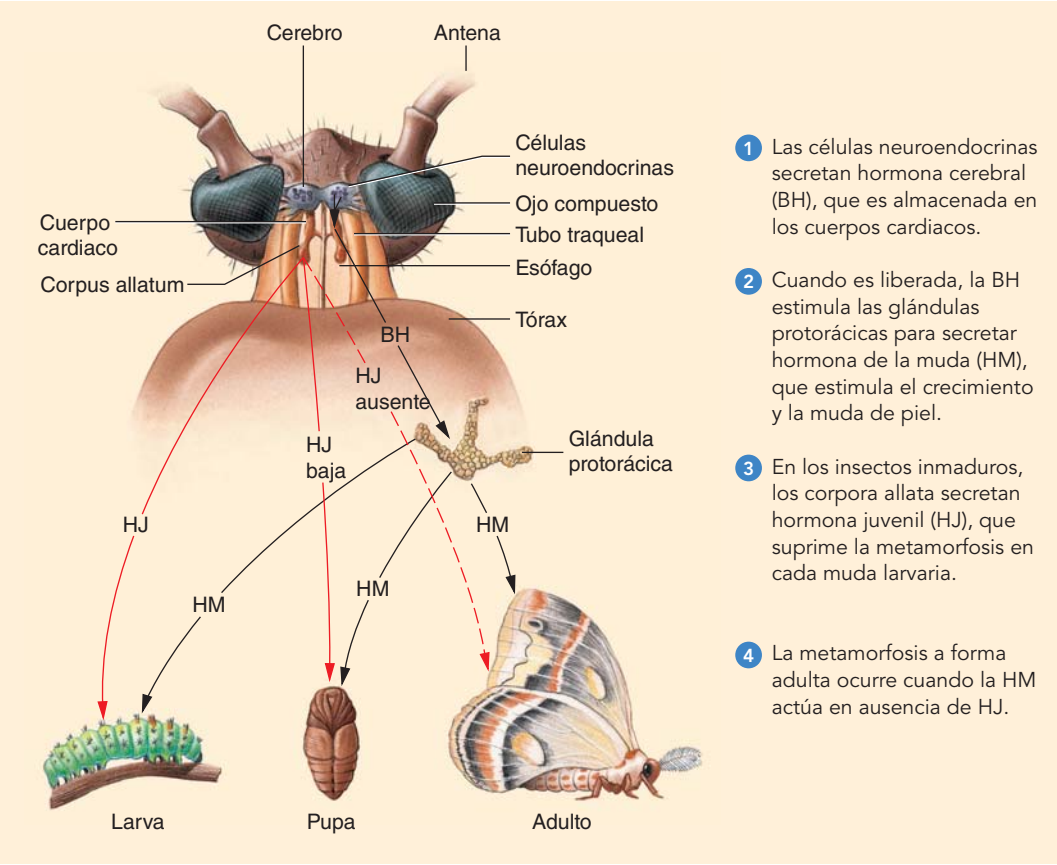


FIGURA 49-6 Regulación del crecimiento y la muda de piel en los insectos
Las hormonas regulan el desarrollo de los insectos. La mayoría de los insectos pasan por una serie de etapas larvarias y luego experimentan metamorfosis a la forma adulta. La disección de la cabeza de un insecto muestra el cerebro, el par de corpora allata y el par de cuerpos cardiacos.

taria regulan muchas de estas hormonas. Las glándulas endocrinas más importantes en los humanos se ilustran en la **FIGURA 49-7**.

La homeostasis depende de las concentraciones normales de hormonas

Cuando un desorden o un proceso de enfermedad afecta una glándula endocrina, la tasa de secreción puede volverse anormal. Si ocurre **hiposecreción** (producción anormalmente reducida), las células diana son privadas de la estimulación necesaria. Si ocurre **hipersecreción** (producción anormalmente aumentada), las células diana pueden ser estimuladas en exceso. En algunos trastornos endocrinos, se secreta una cantidad idónea de hormona, pero los receptores de las células diana no funcionan de manera adecuada. Como resultado, las células diana no pueden responder a la hormona. Cualquiera de estas anormalidades conduce a pérdida de homeostasis, resultando en mal funcionamiento metabólico y síntomas clínicos predecibles (**TABLA 49-2**).

El hipotálamo regula la glándula pituitaria

La mayoría de la actividad endocrina es controlada directa o indirectamente por el **hipotálamo**, que vincula los sistemas nervioso y endocrino tanto anatómica como fisiológicamente. La **glándula pituitaria** está conectada al hipotálamo por el tallo hipofisario. En respuesta a la entrada de otras áreas del cerebro y de hormonas en la sangre, las neuronas del hipotálamo secretan neurohormonas que regulan procesos fisiológicos específicos.

Debido a que las secreciones de la glándula pituitaria controlan las actividades de varias otras glándulas endocrinas, los biólogos se refieren a aquélla como la glándula maestra del cuerpo. Aunque su tamaño es el de un guisante y pesa sólo alrededor de 0.5 g, la glándula pituitaria produce seis hormonas péptidas que ejercen una influencia de gran alcance sobre el crecimiento, metabolismo, reproducción y muchas otras actividades corporales. La glándula pituitaria humana consta de dos partes principales: el *lóbulo anterior* y el *lóbulo posterior*. En algunos vertebrados también hay un lóbulo intermedio.

El lóbulo posterior de la glándula pituitaria libera hormonas producidas por el hipotálamo

El **lóbulo posterior** de la glándula pituitaria se desarrolla a partir de tejido cerebral. Este órgano neuroendocrino **secreta** dos hormonas péptidas: **oxitocina** y **hormona antidiurética**, o **HAD**, también conocida como *vasopresina*. La oxitocina y la HAD en realidad son

TABLA 49-1 **Algunas glándulas endocrinas de los vertebrados y sus hormonas**

Glándula	Hormona	Tejido diana	Acciones principales
Hipotálamo	Liberar e inhibir hormonas	Lóbulo anterior de la pituitaria	Regula la secreción de hormonas por la pituitaria anterior
Pituitaria posterior (almacenamiento y liberación de hormonas producidas por el hipotálamo)	Oxitocina	Útero	Estimula la contracción
		Glándulas mamarias	Estimula la expulsión de leche hacia los conductos
	Hormona antidiurética (HAD)	Riñones (conductos colectores)	Estimula la reabsorción de agua
Pituitaria anterior	Hormona del crecimiento (HC)	General	Estimula el crecimiento del esqueleto y los músculos
	Prolactina	Glándulas mamarias	Estimula la producción de leche
	Hormonas estimulantes de los melanocitos (HEM)	Células de pigmento en la piel	Estimula la producción de melanina en algunos animales; en los humanos, ayuda a regular la ingesta de alimentos
	Hormona estimulante de la tiroides (HET)	Glándula tiroides	Estimula la secreción de hormonas de la tiroides, ayuda a regular el remodelado óseo
	Hormona adrenocorticotrópica (HACT)	Corteza suprarrenal	Estimula la secreción de hormonas de la corteza suprarrenal
	Hormonas gonadotrópicas* (hormona estimulante del folículo [HSF]; hormona luteinizante [HL]	Gónadas	Estimula la función y crecimiento de las gónadas
Glándula tiroides	Tiroxina (T_4) y triyodotironina (T_3)	General	Estimula la tasa metabólica, regula el metabolismo energético
	Calcitonina	Hueso	Disminuye el nivel de calcio en la sangre
Glándulas paratiroides	Hormona paratiroide	Hueso, riñones, tracto digestivo	Regula el nivel de calcio en la sangre
Páncreas	Insulina	General	Disminuye la concentración de glucosa en la sangre
	Glucagón	Hígado, tejido adiposo	Aumenta la concentración de glucosa en la sangre
Médula suprarrenal	Epinefrina y norepinefrina	Músculo, vasos sanguíneos, hígado, tejido adiposo	Ayuda al cuerpo a enfrentar el estrés, aumenta la tasa metabólica, aumenta la concentración de glucosa en la sangre, incrementa el ritmo cardiaco y la presión arterial
Corteza suprarrenal	Mineralocorticoides	Túbulos del riñón	Mantiene el equilibrio del sodio y potasio
	Glucocorticoides	General	Ayuda al cuerpo a enfrentar el estrés a largo plazo, eleva el nivel de glucosa en la sangre
Glándula pineal	Melatonina	Hipotálamo	Regula ritmos biológicos
Ovarios*	Estrógenos	General, útero	Desarrolla y mantiene las características sexuales en las hembras, estimula el crecimiento del revestimiento uterino
	Progesterona	Útero, pecho	Estimula el desarrollo del revestimiento uterino
Testículos	Testosterona	General, estructuras reproductivas	Desarrolla y mantiene las características sexuales en machos; promueve la espermatogénesis

*Las hormonas reproductivas se analizan en el capítulo 50; vea las tablas 50-1 y 50-2.

producidas por células neuroendocrinas en dos áreas distintas del hipotálamo. Estas hormonas están encerradas dentro de vesículas y son transportadas por los axones de las células neuroendocrinas en el lóbulo posterior de la glándula pituitaria (**FIGURA 49-8**). Las vesículas son almacenadas en las terminales del axón hasta que la neurona es estimulada. Luego, las hormonas son liberadas y se difunden hacia los capilares circundantes.

En el capítulo 48 se analizó la función de la HAD. Recuerde que la HAD estimula la reabsorción de agua en los riñones. La concentración de oxitocina en la sangre sube hacia el final del embarazo, estimulando las intensas contracciones del útero necesarias para expulsar al bebé. Algunas veces la oxitocina se administra clínicamente para iniciar o acelerar el trabajo de parto.

Después del nacimiento, cuando un lactante succiona el pecho de su madre, neuronas sensibles señalan a la pituitaria que libere oxitocina. La hormona estimula la contracción de las células del músculo liso que rodean las glándulas mamarias de modo que la leche sea liberada hacia los conductos, poniéndola a disposición del lactante. Debido a que la oxitocina también estimula la contracción del útero, la lactancia promueve la recuperación del útero a su tamaño antes del embarazo.

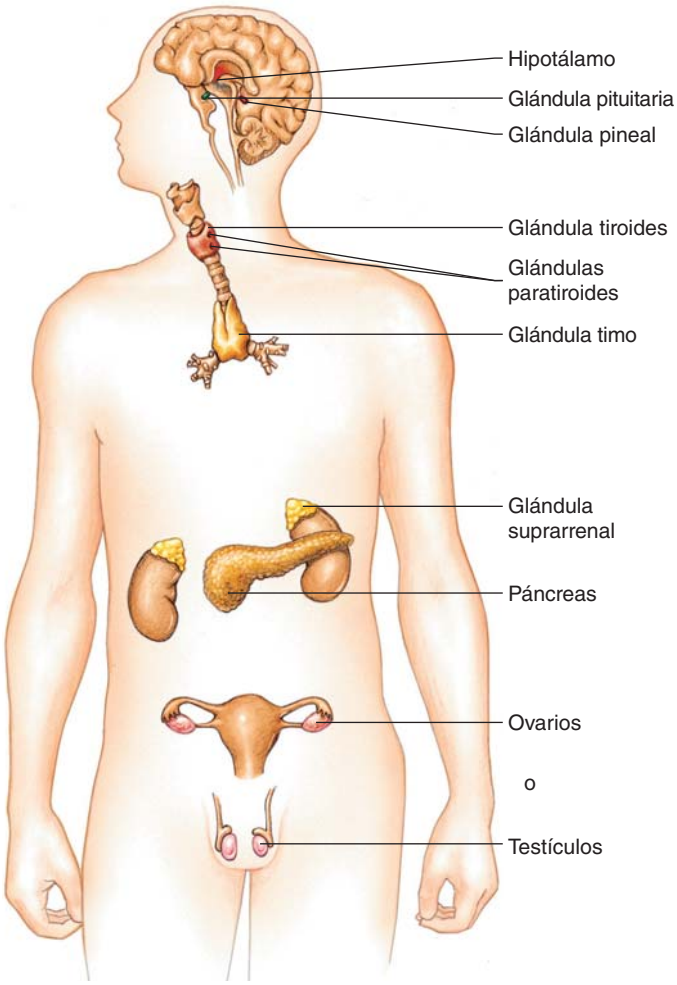


FIGURA 49-7 ***Animada*** **Principales glándulas endocrinas humanas**

Muchas de las hormonas producidas por estas glándulas y sus acciones se analizan en este capítulo.

Estudios recientes sugieren que la oxitocina también desempeña un papel en el comportamiento social. Por ejemplo, en ratones, los machos con concentraciones más altas de oxitocina tienen más probabilidad de ser monógamos (tener una sola pareja sexual). En los humanos, la oxitocina afecta el comportamiento maternal. De importancia crítica, esta hormona facilita el apego entre la madre y el bebé. Parece que la oxitocina también ayuda a reconocer caras familiares y a confiar en otras personas.

El lóbulo anterior de la glándula pituitaria regula el crecimiento y a otras glándulas endocrinas

El **lóbulo anterior** de la glándula pituitaria se desarrolla a partir de células epiteliales, en vez de células neuronales. El lóbulo anterior funciona como una glándula endocrina clásica: recibe señales por medio de la sangre y libera sus hormonas hacia la sangre. El **hipotálamo** produce varias **hormonas liberadoras** y **hormonas inhibidoras** que regulan la producción y secreción de hormonas específicas por la glándula pituitaria anterior.

Las hormonas liberadoras e inhibidoras son producidas por células endocrinas específicas en el hipotálamo y son almacenadas en vesículas en las terminales de los axones. Una vez que son señalizadas para hacerlo, las células secretan una hormona liberadora (o inhibidora) particular, que luego entra en un capilar. La hormona es transportada en la sangre a través de venas portales especiales que conectan el hipotálamo con el lóbulo anterior de la pituitaria. (Estas venas portales, como la vena portal hepática, no entregan sangre directamente a una vena más grande; conectan dos conjuntos de capilares). Dentro del lóbulo anterior de la pituitaria, las venas portales se dividen en un segundo conjunto de capilares.

Las hormonas liberadoras e inhibidoras pasan por las paredes del capilar hacia el tejido del lóbulo anterior de la pituitaria. Estas hormonas controlan la secreción de hormonas de la pituitaria anterior. Por ejemplo, cuando el cuerpo está estresado, el hipotálamo secreta el *factor liberador de corticotropina.* Éste estimula a la pituitaria anterior para secretar hormona *adrenocorticotrópica* (*HACT*).

El lóbulo anterior secreta prolactina, hormonas estimulantes de los melanocitos, hormona del crecimiento y varias **hormonas trópicas** que estimulan otras glándulas endocrinas (**FIGURA 49-9**). La **prolactina** estimula a las células de las glándulas mamarias de una madre que amamanta para producir leche. Recientemente, los investigadores han descubierto que esta hormona tiene diversos papeles en varios grupos de vertebrados. Por ejemplo, en peces y anfibios ayuda a mantener el equilibrio de agua y electrolitos al disminuir la pérdida de Na^+ y K^+ en la orina. La prolactina también inhibe la metamorfosis en anfibios y estimula la muda de piel en los reptiles. Hay algo de evidencia de que esta versátil hormona desempeña un papel en la función inmunológica y en la formación de nuevos vasos sanguíneos.

Las **hormonas estimulantes de los melanocitos (HEM)** (también conocidas como *melanocortinas*) son un grupo de hormonas péptidas secretadas por la glándula pituitaria anterior y también por ciertas neuronas en el hipotálamo.

TABLA 49-2 **Consecuencias del mal funcionamiento endocrino**

Hormona	Hiposecreción	Hipersecreción
Hormona del crecimiento	Enanismo pituitario	Gigantismo si el malfuncionamiento ocurre en la infancia; acromegalia en adultos
Hormonas de la tiroides	Cretinismo (en niños); mixedema, una condición de hipotiroidismo adulto pronunciado; la deficiencia de yodo en la dieta conduce a hiposecreción y bocio	Hipertiroidismo; aumento en la tasa metabólica, nerviosismo, irritabilidad; bocio, enfermedad de Graves
Hormona paratiroide	Descarga espontánea de los nervios, espasmos, tetania, muerte	Huesos débiles y frágiles; cálculos renales
Insulina	Diabetes mellitus	Hipoglicemia
Hormonas de la corteza suprarrenal	Enfermedad de Addison	Enfermedad de Cushing

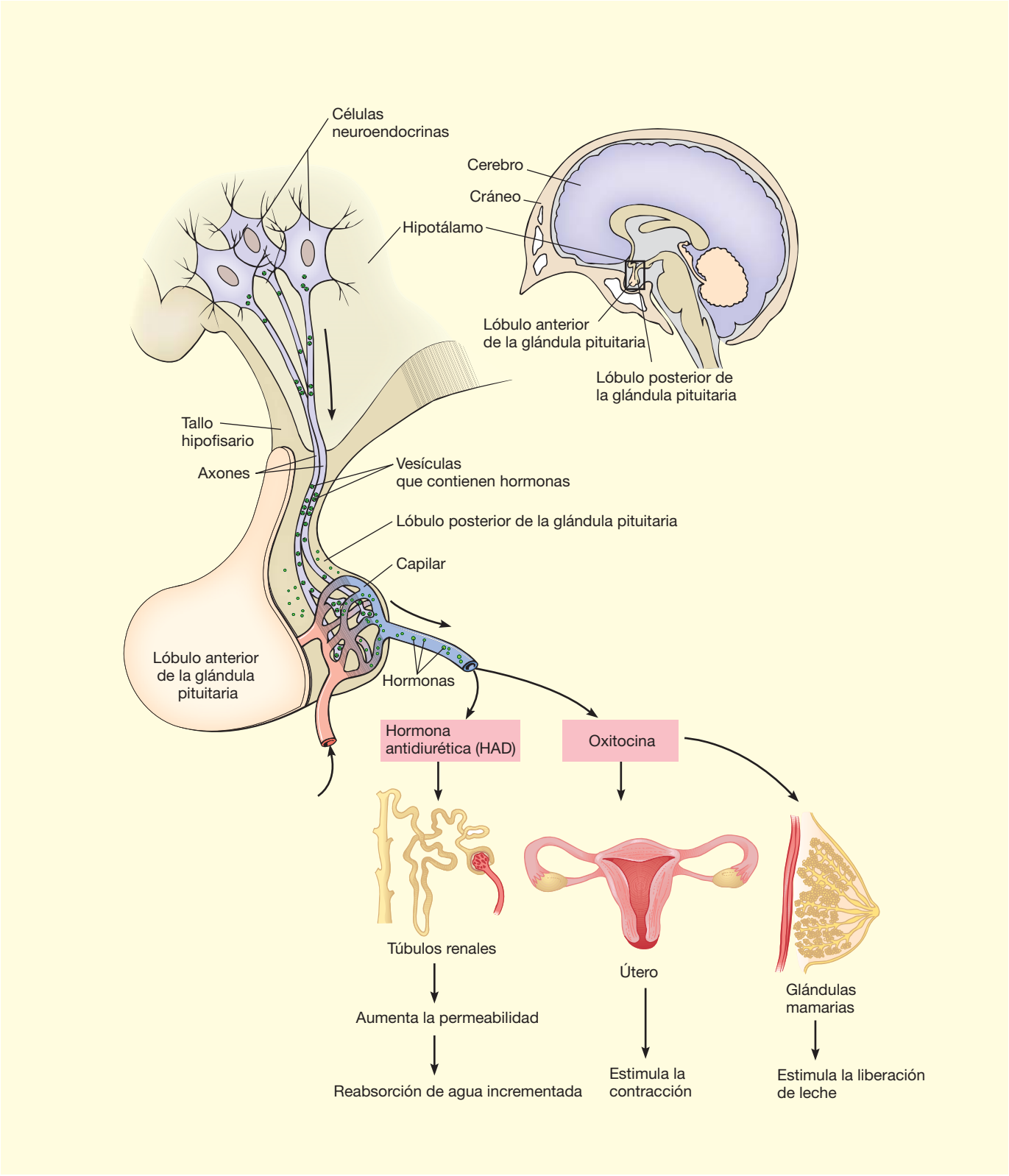


FIGURA 49-8 Síntesis y secreción de hormonas de la pituitaria posterior
Las células neuroendocrinas en el hipotálamo manufacturan hormonas que más tarde son secretadas por el lóbulo posterior de la glándula pituitaria. Los axones de estas neuronas se extienden hacia el lóbulo posterior. Las hormonas están empacadas en vesículas que son transportadas a través de los axones y almacenadas en los extremos de éstos. Cuando es necesario, las hormonas son secretadas, entran en la sangre y son transportadas por el sistema circulatorio.

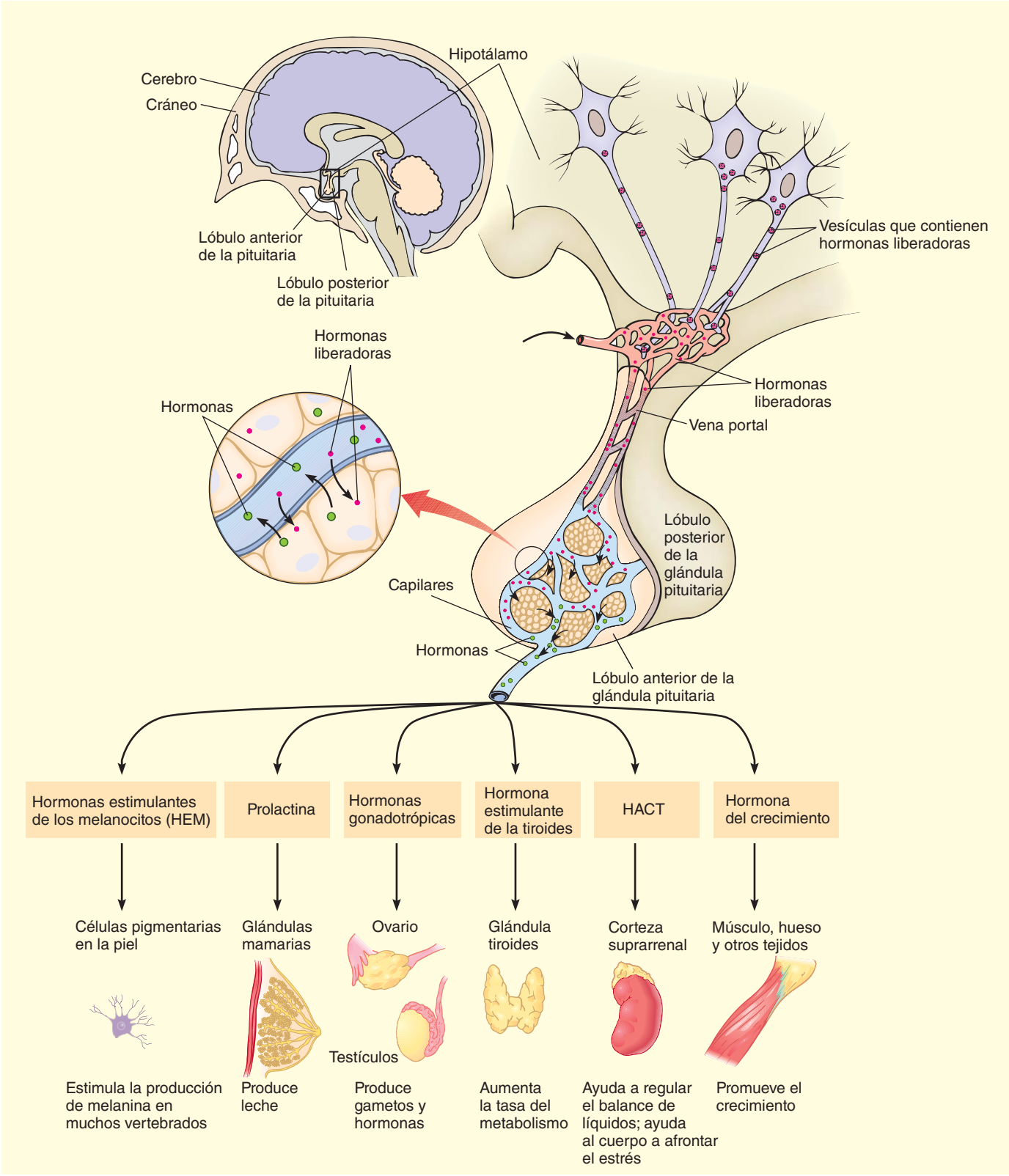


FIGURA 49-9 Síntesis y secreción de hormonas de la pituitaria anterior

El hipotálamo secreta varias hormonas liberadoras e inhibidoras específicas que son transportadas hacia el lóbulo anterior de la glándula pituitaria por medio de venas portales. Estas hormonas regulatorias estimulan o inhiben la liberación de hormonas específicas por células del lóbulo anterior. Éste secreta hormonas que actúan sobre una amplia gama de tejidos diana. (HACT, hormona adrenocorticotrópica).

En algunos peces, anfibios y reptiles, las HEM provocan el oscurecimiento de la piel; esto es importante para el camuflaje en algunos animales. En los humanos, las HEM suprimen el apetito y son importantes para regular la energía y el peso del cuerpo.

La hormona del crecimiento estimula la síntesis de proteínas

Que alguien sea alto o no depende de muchos factores, incluyendo los genes, la dieta y el equilibrio hormonal. La **hormona del crecimiento** (también denominada *somatotropina*) es conocida como una **hormona anabólica** porque promueve el crecimiento del tejido. (El acrónimo general para la hormona del crecimiento es HC; la hormona del crecimiento humana se denomina HCH o HCh). Muchos de los efectos de la HC en el crecimiento del esqueleto son indirectos. La HC estimula a las células del hígado (y a las células de muchos otros tejidos) para producir péptidos denominados **factores de crecimiento semejantes a la insulina** (**FCSI**). Estos factores de crecimiento (1) promueven el crecimiento lineal del esqueleto al estimular la formación de cartílago en áreas de crecimiento de los huesos y (2) estimulan el crecimiento de tejido en general e incrementan el tamaño de los órganos al promover la síntesis de proteínas y otros procesos anabólicos.

En adultos, así como en niños en desarrollo, la HC es secretada en pulsos durante todo el día. El hipotálamo regula la secreción de HC al secretar una **hormona liberadora de la hormona del crecimiento (HLHC)** y una **hormona inhibidora de la hormona del crecimiento** (**HIHC**; también denominada *somatostatina*). Un nivel alto de HC en la sangre señala al hipotálamo que secrete HIHC; en respuesta, la pituitaria aminora su liberación de HC. Un nivel bajo de HC en la sangre estimula al hipotálamo para secretar HLHC, lo cual estimula a la glándula pituitaria a liberar más HC. Muchos otros factores, incluidos el nivel de azúcar, la concentración de aminoácidos y el estrés, afectan la secreción de HC.

La investigación sostiene las ideas antiguas de que para crecer, los niños necesitan dormir mucho, una dieta idónea y hacer ejercicio regularmente. La secreción de HC aumenta cuando se hace ejercicio, quizá debido a que el metabolismo rápido por parte de las células musculares disminuye el nivel de glucosa en la sangre. La HC es secretada alrededor de una hora después de la aparición del sueño profundo y en una serie de pulsos de 2 a 4 horas después de una comida.

El apoyo emocional también es necesario para un crecimiento idóneo. El crecimiento es retrasado en niños carentes de abrazos, caricias y otras formas de afecto, incluso cuando sus necesidades de alimentación y abrigo estén satisfechas. En casos extremos, el estrés en niños puede producir una forma de desarrollo retrasado denominado *enanismo psicosocial.* Algunos niños privados de afecto presentan patrones de sueño anormales, que pueden ser la base de una secreción disminuida de HC.

Otras hormonas también influyen el crecimiento. Parece que las hormonas de la tiroides son necesarias para la secreción y función normales de HC y para la respuesta normal del tejido a los FCSI. Las hormonas sexuales deben estar presentes para que ocurra el arrebato de crecimiento adolescente. Sin embargo, la presencia de hormonas sexuales provoca a la larga la osificación de los centros de crecimiento en los huesos largos, de modo que ya no ocurre ningún aumento adicional en la estatura inclusive en presencia de HC.

La secreción de cantidades inapropiadas de la hormona del crecimiento resulta en desarrollo anormal

¿Alguna vez se ha preguntado por qué algunas personas no crecen normalmente? La deficiencia extrema de HC durante la niñez ocasiona enanismo pituitario. Esta condición suele ser provocada por producción insuficiente de HC por la glándula pituitaria. Sin embargo, el enanismo también ocurre cuando el hígado produce FCSI insuficiente o cuando los tejidos diana no responden a los FCSI. Aunque sea una miniatura, un enano pituitario tiene inteligencia normal y suele estar bien proporcionado. Si los centros de crecimiento en los huesos largos siguen activos cuando se diagnostica esta condición, a menudo puede ser tratada eficazmente mediante la inyección de HC humana. La HC humana puede ser sintetizada por medio de tecnología de ADN recombinante.

Una persona crece anormalmente alta cuando la pituitaria anterior secreta cantidades excesivas de HC durante la infancia. Esta condición se denomina **gigantismo**. Si la hipersecreción de HC ocurre durante la etapa adulta, el individuo no puede crecer más. En cambio, el tejido conectivo se engruesa y los huesos de las manos, pies y cara aumentan su diámetro. Esta condición se conoce como **acromegalia** (*acromegalia* significa "extremidades grandes").

Las hormonas de la tiroides incrementan la tasa metabólica

La **glándula tiroides** está ubicada en la región del cuello, enfrente de la tráquea y debajo de la laringe. Las **hormonas de la tiroides**: la **tiroxina**, también conocida como $\mathbf{T_4}$, y la **triyodotironina**, o $\mathbf{T_3}$, son sintetizadas a partir del aminoácido tirosina y del yodo. La tiroxina tiene cuatro átomos de yodo enlazados a cada molécula; la T_3 tiene tres. En la mayoría de los tejidos diana, la T_4 es convertida en T_3, la forma más activa (vea la figura 49-2c). Se describirán las acciones de la calcitonina, otra hormona secretada por la glándula tiroides, cuando se analicen las glándulas paratiroides.

En los vertebrados, las hormonas de la tiroides son esenciales para el crecimiento y desarrollos normales. Estas hormonas incrementan la tasa del metabolismo en la mayoría de los tejidos del cuerpo. Después de que la T_3 se une con su receptor en el núcleo de una célula diana, el receptor del complejo T_3 induce o suprime la síntesis de enzimas específicas y otras proteínas. Las hormonas de la tiroides también ayudan a regular la síntesis de proteínas necesarias para la diferenciación celular. Por ejemplo, los renacuajos no pueden convertirse en ranas adultas sin tiroxina.

Los sistemas de retroalimentación negativa regulan la secreción de la tiroides

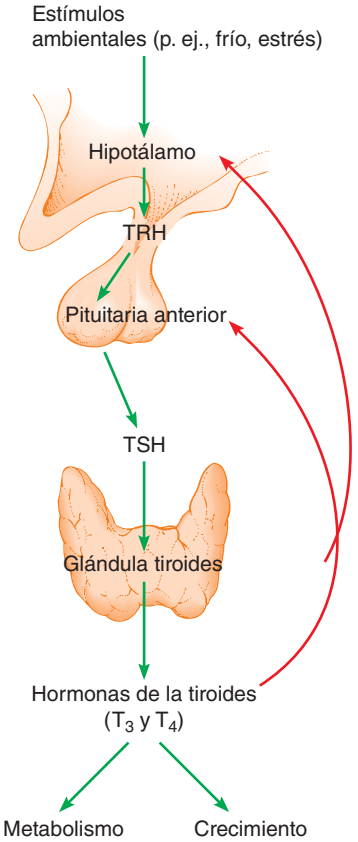
La regulación de la secreción de la hormona de la tiroides depende de un ciclo de retroalimentación negativo entre la pituitaria anterior y la glándula tiroides (**FIGURA 49-10**). Cuando la concentración de hormonas de la tiroides en la sangre sube por arriba de lo normal, la pituitaria anterior secreta menos **hormona estimulante de la tiroides (TSH)**:

concentración alta de hormona de la tiroides ⟶ inhibe la pituitaria anterior ⟶ secreta menos TSH ⟶ la glándula tiroides secreta menos hormona ⟶ homeostasis

Cuando la concentración de las hormonas de la tiroides decrece, la pituitaria secreta más TSH. La TSH actúa por medio de la AMPc para promover la síntesis y secreción de hormonas de la tiroides y también para promover un incremento en el tamaño de la glándula tiroides misma. El efecto de la TSH puede resumirse como sigue:

concentración baja de hormona de la tiroides ⟶ la pituitaria anterior secreta más TSH ⟶ la glándula tiroides secreta más hormona ⟶ homeostasis

En algunos mamíferos, los cambios climáticos afectan el hipotálamo. La exposición a temperaturas muy frías estimula al hipotálamo para incrementar la secreción de **hormona liberadora de TSH (TRH)**.



(a) Regulación de la secreción de hormona de la tiroides por retroalimentación negativa. Un incremento en la concentración de las hormonas de la tiroides por arriba de los niveles normales señala a la pituitaria anterior aminorar la producción de hormona estimulante de la tiroides (TSH). Así, las hormonas de la tiroides limitan su propia producción por retroalimentación negativa. Las flechas verdes indican estimulación; las flechas rojas indican inhibición (TRH, hormona liberadora de TSH).

John Paul Kay/Peter Arnold, Inc.

(b) La deficiencia de yodo es una causa común de bocio, crecimiento de la glándula tiroides.

FIGURA 49-10 ***Animada*** **Regulación de la secreción de hormona de la tiroides**

Esta acción provoca un aumento espectacular en la secreción de hormona de la tiroides. La tasa metabólica crece, con lo cual también aumenta la producción de calor, de modo que la temperatura del cuerpo sube. Un incremento en la temperatura del cuerpo tiene un efecto de retroalimentación negativa, limitando la secreción adicional de hormonas de la tiroides.

El mal funcionamiento de la glándula tiroides conduce a trastornos específicos

El hipotiroidismo extremo durante la niñez y la infancia resulta en una tasa metabólica baja y puede llevar a **cretinismo**, una condición caracterizada por desarrollo mental y físico retardado. Cuando se diagnostica con suficiente antelación, el hipotiroidismo puede tratarse con hormonas de la tiroides y es posible evitar el cretinismo.

Un adulto que siempre se siente somnoliento, tiene poca energía y mentalmente es lento o está confundido puede padecer hipotiroidismo. Cuando casi no hay función tiroidea, la tasa metabólica basal se reduce alrededor de 40% y el paciente desarrolla **mixedema**, caracterizada por una disminución de la actividad mental y física. El hipotiroidismo es tratado por administración oral de la hormona faltante.

El hipertiroidismo no ocasiona crecimiento anormal pero incrementa la tasa metabólica en 60% e incluso más. Este aumento en el metabolismo resulta en un rápido uso de nutrientes, provocando que el individuo tenga hambre y coma más. Pero esto no es suficiente para satisfacer las demandas de las células que metabolizan con rapidez, de modo que las personas con esta condición a menudo pierden peso. También tienden a ser nerviosas, irritables y emocionalmente inestables. La forma más común de hipertiroidismo es la **enfermedad de Graves**, una enfermedad autoinmune. Anticuerpos anormales se unen a receptores de TSH y los activan. Esto lleva a un incremento en la producción de hormonas de la tiroides.

Un crecimiento anormal de la glándula tiroides, o bocio, puede asociarse con hipersecreción o hiposecreción (vea la figura 49-10b). En la enfermedad de Graves, los anticuerpos anormales que activan los receptores de TSH pueden ocasionar el desarrollo de bocio. La hiposecreción puede ser provocada por deficiencia de yodo en la dieta. Sin yodo, la glándula no puede elaborar hormonas de la tiroides, de modo que su concentración en la sangre disminuye. La pituitaria anterior compensa al secretar grandes cantidades de TSH, que estimula el crecimiento de la glándula tiroides, algunas veces hasta proporciones gigantescas. Sin embargo, el crecimiento de la glándula no incrementa la producción de las hormonas porque el ingrediente necesario sigue faltando.

Los mariscos son una fuente rica en yodo y este elemento también se agrega a la sal de mesa como suplemento nutricional. De hecho, gracias a la sal yodada, el bocio ya no es común en Estados Unidos y otros países altamente desarrollados. Sin embargo, en otras partes del mundo, cientos de miles de personas siguen padeciendo este trastorno fácilmente evitable. Debido a que resulta en hipotiroidismo, la deficiencia de yodo también provoca retraso mental y en el desarrollo físico. *Lancet*, un periódico británico respetable, se ha referido a la deficiencia de yodo como "la mayor causa prevenible de retraso mental".

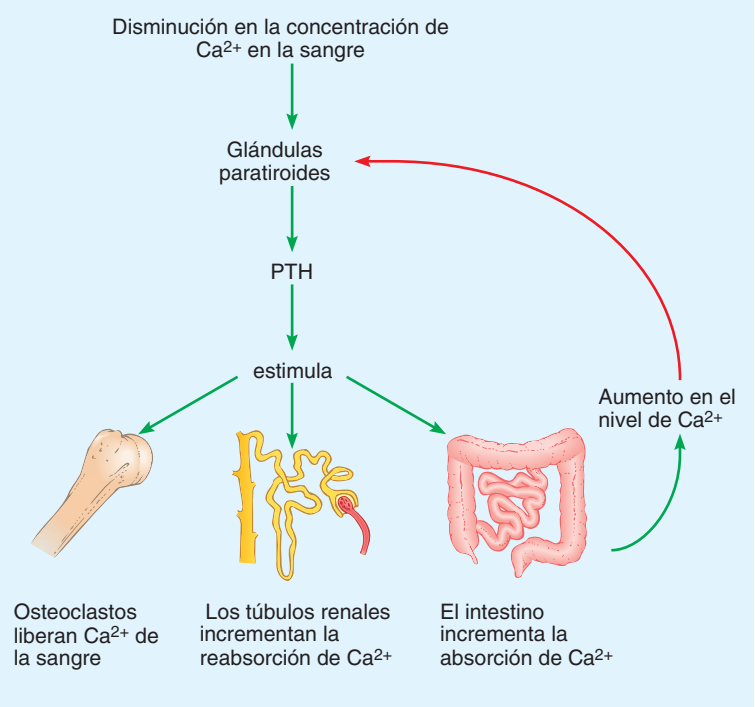
Las glándulas paratiroides regulan la concentración de calcio

Las **glándulas paratiroides** suelen estar incrustadas en el tejido conectivo alrededor de la glándula tiroides. Estas glándulas secretan la **hormona paratiroides (HPT)**, un polipéptido que ayuda a regular el nivel de calcio de la sangre y el fluido intersticial (**FIGURA 49-11a**). La hormona paratiroide actúa por medio de un receptor acoplado a proteína G y AMPc para estimular la liberación de calcio de los huesos y para incrementar la reabsorción de calcio de los túbulos renales. También activa la vitamina D, que luego aumenta la cantidad de calcio absorbida desde el intestino.

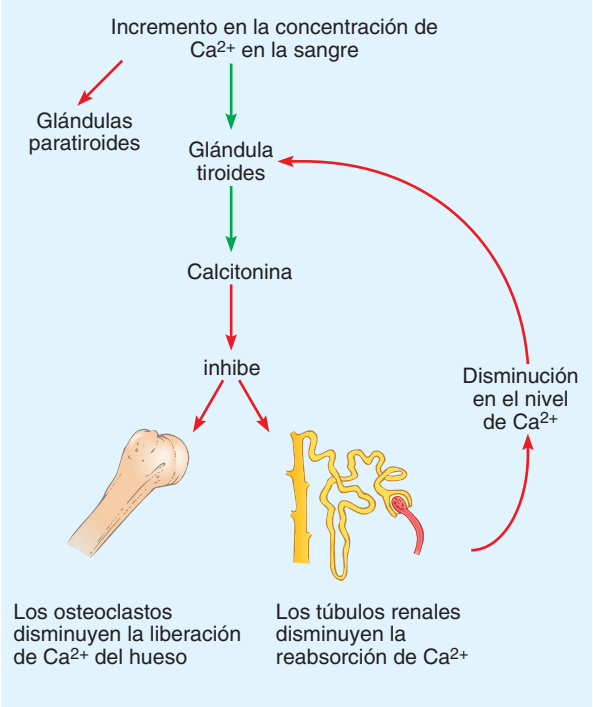
La **calcitonina**, una hormona péptida secretada por la glándula tiroides, trabaja de manera antagónica a la hormona paratiroide (**FIGURA 49-11b**). Cuando la concentración de calcio sube por arriba de niveles homeostáticos, la calcitonina es liberada y rápidamente inhibe la eliminación de calcio del hueso.

Los islotes del páncreas regulan la concentración de glucosa

El páncreas, además de secretar enzimas digestivas (vea el capítulo 47), es una importante glándula endocrina. Sus hormonas, insulina y glucagón, son secretadas por células que existen en grupos pequeños, los **islotes de Langerhans**, en todo el páncreas (**FIGURA 49-12**). En el páncreas humano hay alrededor de un millón de islotes. Constan prin-



(a) Concentración de calcio demasiado baja. Cuando la concentración de calcio disminuye por debajo del intervalo normal, las glándulas paratiroides secretan hormona paratiroide (HPT). La HPT estimula mecanismos homeostáticos que restauran la concentración de calcio idónea.



(b) Concentración de calcio demasiado elevada. Cuando la concentración de calcio sube por arriba de su punto de ajuste, las glándulas paratiroides son inhibidas. La glándula tiroides secreta calcitonina, que inhibe la liberación de Ca^{2+} del hueso y disminuye la reabsorción de Ca^{2+} en los riñones.

FIGURA 49-11 Regulación de la homeostasis del calcio
Las flechas verdes indican estimulación; las flechas rojas indican inhibición.

cipalmente de **células beta**, que secretan insulina, y **células alfa**, que secretan glucagón.

La insulina disminuye la concentración de glucosa en la sangre

La **insulina** es una hormona anabólica que regula el uso y almacenamiento de nutrientes. Estimula a las células de muchos tejidos, incluyendo el hepático, muscular y las células grasas, para tomar la glucosa de la sangre por difusión facilitada (vea el capítulo 5). Una vez que la glucosa entra en las células musculares, es usada de inmediato como combustible o almacenada como glicógeno. La insulina también impide que las células hepáticas liberen glucosa. Así, la actividad de la insulina *baja* el nivel de glucosa en la sangre.

La insulina también ayuda a regular el metabolismo de las grasas y proteínas. Reduce el uso de ácidos grasos como combustible y en lugar de ello estimula su almacenamiento en el tejido adiposo. La insulina tiene un efecto anabólico sobre el metabolismo de las proteínas, lo que resulta en un incremento neto de proteínas en las células. Promueve la síntesis de proteínas al incrementar el número de transportadores de aminoácidos en la membrana plasmática, estimulando así el transporte de ciertos aminoácidos hacia las células. La insulina también promueve la transcripción y la traducción.

El glucagón eleva la concentración de glucosa en la sangre

Los efectos del **glucagón** son opuestos a los de la insulina. La acción más importante del glucagón es elevar el nivel de glucosa en la sangre. Hace lo anterior al estimular a las células hepáticas para convertir glicógeno en glucosa, un proceso conocido como *glicogenólisis* o *glucogenólisis*. El glucagón también estimula la *gluconeogénesis*, la producción de glucosa a partir de otros metabolitos. El glucagón moviliza los ácidos grasos al promover la descomposición de grasa e inhibir la síntesis de triacilglicerol. Esta hormona también estimula el hígado para degradar proteínas e inhibir la síntesis de proteínas.

La concentración de glucosa regula la secreción de insulina y glucagón

La concentración de glucosa en la sangre controla directamente la secreción de insulina y glucagón (**FIGURA 49-13**). Después de una comida, cuando el nivel de glucosa sube como resultado de la absorción intestinal, las células beta son estimuladas para secretar insulina. Luego, a medida que las células eliminan la glucosa de la sangre, disminuyendo su concentración, la secreción de insulina decrece.

alta concentración de glucosa en la sangre ⟶ las células beta secretan insulina ⟶ la concentración de glucosa en la sangre decrece ⟶ homeostasis

Cuando no se ha comido por varias horas, la concentración de glucosa en la sangre comienza a bajar. Cuando disminuye de su nivel normal en ayunas de aproximadamente 90 mg de glucosa por 100 mL de sangre hasta alrededor de 70 mg de glucosa, las células alfa de los islotes

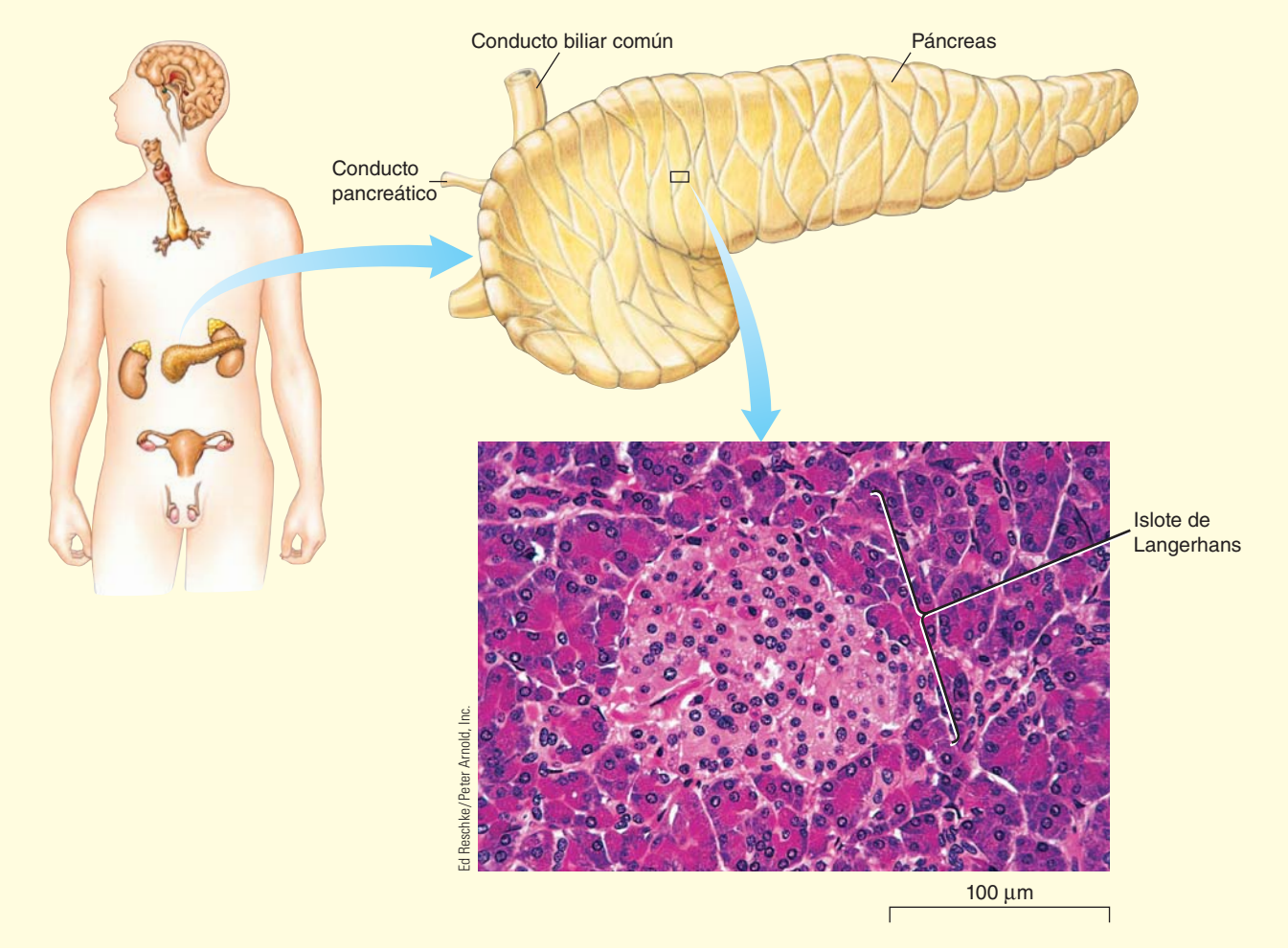


FIGURA 49-12 Un islote de Langerhans en el páncreas

Dispersos por todo el páncreas, grupos de células endocrinas (como el que se muestra en esta micrografía tomada con un microscopio óptico) secretan insulina y glucagón

aumentan su secreción de glucagón. La glucosa es movilizada desde su almacenamiento en las células hepáticas y la concentración de glucosa en la sangre vuelve a lo normal:

baja concentración de glucosa en la sangre ⟶ las células alfa secretan glucagón ⟶ la concentración de glucosa en la sangre aumenta ⟶ homeostasis

Las células alfa responden a la concentración de glucosa dentro de su propio citoplasma, que refleja el nivel de glucosa. Cuando el nivel de glucosa en la sangre es alto, suele haber un nivel elevado de glucosa dentro de las células alfa y la secreción de glucagón es inhibida.

Observe que éstos son sistemas de retroalimentación negativa y que la insulina y el glucagón trabajan de manera antagónica para mantener la concentración de glucosa en la sangre dentro de sus límites normales. Cuando el nivel de glucosa sube, la liberación de insulina lo regresa a lo normal; cuando la concentración de glucosa baja, el glucagón actúa para subirlo de nuevo. El sistema insulina-glucagón es un mecanismo poderoso de acción rápida para mantener el nivel de glucosa dentro de límites normales. ¿Por qué es importante mantener un nivel de glucosa constante en la sangre? Recuerde que las células cerebrales suelen ser incapaces de usar otros nutrientes como combustible, por lo que dependen de un abastecimiento continuo de glucosa. Como se verá, varias otras hormonas también afectan la concentración de glucosa en la sangre.

La diabetes mellitus es un trastorno grave del metabolismo de carbohidratos

La **diabetes mellitus**, el trastorno endocrino más común, es un grave problema de salud y de acuerdo con la Organización Mundial de la Salud, su predominio mundial está aumentando. Más de 150 millones de personas en todo el mundo padecen este trastorno. La diabetes es la causa principal de muerte prematura. Constituye un factor fundamental para enfermedad cardiovascular, ceguera, enfermedad neurológica, trastornos hepáticos y gangrena en las extremidades. (Observe que la diabetes mellitus es un trastorno completamente diferente a la diabetes insípida, que se estudió en el capítulo 48). Aproximadamente la mitad

de quienes padecen diabetes no lo saben; en consecuencia, no reciben tratamiento y corren un alto riesgo por sus graves efectos.

La diabetes mellitus es en realidad un grupo de trastornos relacionados caracterizados por la alta concentración de glucosa en la sangre. Dos tipos principales da diabetes son el tipo 1 y el tipo 2. La *diabetes tipo 1* es una enfermedad autoinmune en la que los anticuerpos marcan a las células beta para su destrucción. Las células T destruyen a las células beta, resultando en deficiencia de insulina. Se requieren inyecciones de insulina para corregir el desequilibrio de carbohidratos que resulta. Este trastorno suele desarrollarse antes de los 30 años de edad, a menudo durante la infancia. La diabetes tipo 1 es provocada por una combinación de predisposición genética y factores ambientales, es probable que incluya la infección por un virus.

Más de 90% de los diabéticos padecen **diabetes tipo 2**. Este trastorno se desarrolla en forma gradual, por lo general en personas con sobrepeso. La diabetes tipo 2 suele comenzar como **resistencia a la insulina**, una condición en la que las células no pueden usar de manera eficaz la insulina. En la diabetes tipo 2, concentraciones normales (o mayores que lo normal) de insulina están presentes en la sangre, pero las células diana no pueden usarla.

Perturbaciones metabólicas semejantes ocurren en ambos tipos de diabetes mellitus: interrupción del metabolismo de carbohidratos, grasas y proteínas, y desequilibrio de electrolitos.

PUNTO CLAVE **La insulina y el glucagón trabajan antagónicamente para regular la concentración de glucosa en la sangre.**

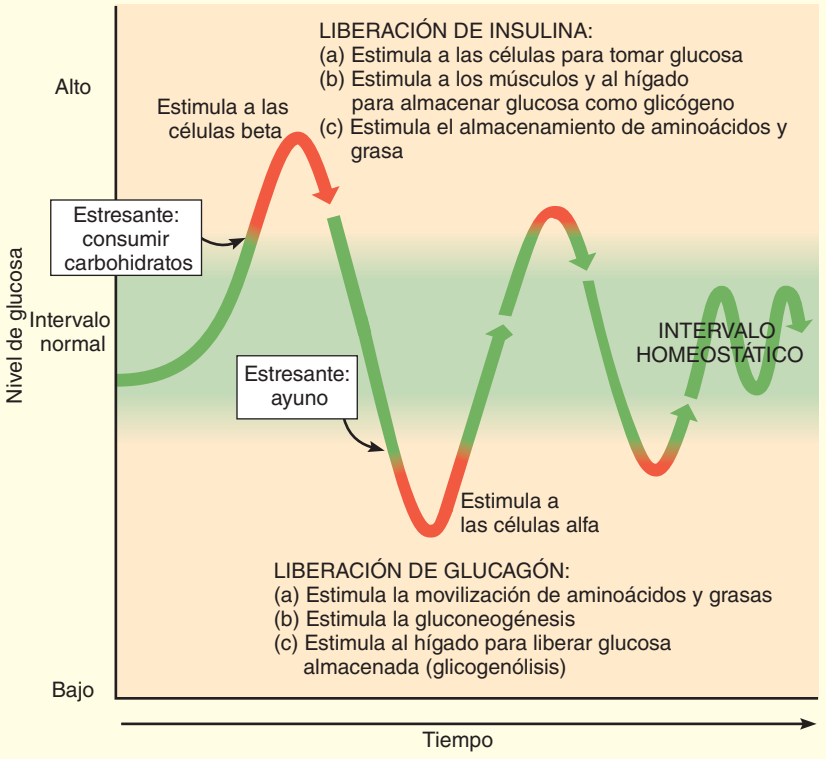


FIGURA 49-13 ***Animada*** **Regulación de la concentración de glucosa**
Cuando la concentración de glucosa en la sangre sube por arriba de lo normal, las células beta secretan insulina. Esta hormona disminuye la concentración de glucosa en la sangre, restaurando así la homeostasis. Cuando la concentración de glucosa en la sangre disminuye por debajo de lo normal, las células alfa secretan glucagón. Esta hormona aumenta la concentración de glucosa en la sangre, restaurando así la homeostasis.

1. *Disminuye el uso de glucosa*. En un diabético, las células tienen dificultades para tomar la glucosa de la sangre y su acumulación provoca hiperglicemia. En vez de la concentración normal en ayunas de aproximadamente 90 mg de glucosa por 100 mL de sangre, el nivel puede exceder de 140 mg por 100 mL y alcanzar concentraciones de más de 500 mg por 100 mL. Recuerde del capítulo 48 que cuando la concentración de glucosa excede su **transporte tubular máximo (TTM)**, la velocidad máxima a la que puede ser reabsorbida, la glucosa es excretada en la orina. A pesar de las grandes cantidades de glucosa en la sangre, las células dependientes de insulina en un diabético pueden tomar sólo alrededor de 25% de la glucosa que requieren para alimentarse.
2. *La movilización de grasas se incrementa*. Las células convierten la grasa y proteína en energía. La ausencia de insulina promueve la movilización de las reservas de grasa para proporcionar nutrientes a la respiración celular. Pero por desgracia, el nivel de lípidos en la sangre puede quintuplicar el nivel normal, llevando al desarrollo de aterosclerosis (vea el capítulo 44). El incremento en el metabolismo de las grasas también aumenta la formación de cuerpos cetónicos, que se acumulan en la sangre. Esta acumulación puede ocasionar *cetoacidosis*, una condición en la que los líquidos del cuerpo y de la sangre se vuelven demasiado ácidos. Cuando el nivel de cetona en la sangre aumenta, las cetonas aparecen en la orina, otra indicación clínica de diabetes mellitus. En caso de ser grave, la cetoacidosis puede conducir a coma y muerte.
3. *El uso de proteínas se incrementa*. La falta de insulina también resulta en un aumento en la descomposición de proteínas con respecto a la síntesis de proteínas, por lo que el diabético sin tratamiento se vuelve delgado y demacrado.
4. *Desequilibrio de electrolitos*. Cuando los cuerpos cetónicos y la glucosa son excretados en la orina, el agua fluye por ósmosis; como resultado, el volumen de orina aumenta. La deshidratación resultante provoca sed y desafía la homeostasis de electrolitos. Una vez que las cetonas son excretadas, también toman sodio, potasio y otros cationes con ellas, contribuyendo al desequilibrio de electrolitos.

Muchos diabéticos tipo 2 pueden preservar sus niveles de glucosa en la sangre dentro de su intervalo normal mediante procedimientos dietéticos, pérdida de peso y ejercicio regular. Cuando este método de tratamiento no es suficiente, el trastorno se trata con fármacos orales que estimulan la secreción de insulina y promueven sus acciones. Aproximadamente un tercio de los diabéticos tipo 2 termina por requerir inyecciones de insulina.

El enorme aumento de diabetes tipo 2 constituye un problema de salud pública que resulta de un estilo de vida sedentario y el incremento en el predominio de la obesidad. Debido a que la diabetes tipo 2 está asociada con la resistencia a la insulina, los investigadores están buscando sus causas y curas al estudiar este problema metabólico. Los investigado-

res han descubierto una intensa relación entre el incremento en el tejido graso y la resistencia a la insulina. Cuando las personas resistentes a la insulina pierden peso, se vuelven más sensibles a ella.

Los investigadores están probando dos hipótesis: la hipótesis de la inflamación y la hipótesis de la sobrecarga de lípidos. La *hipótesis de la inflamación* sostiene que los macrófagos son atraídos a células grasas agrandadas, que son abundantes en las personas obesas. Los macrófagos liberan citocinas y otras señales inflamatorias que extinguen la vía de señalización de la insulina en las fibras musculares.

Según la *hipótesis de la sobrecarga de lípidos*, cuando las células grasas están totalmente agrandadas y no pueden almacenar más grasa adicional, rezuman ácidos grasos. La grasa se acumula en las fibras musculares y células hepáticas. Los diacilgliceroles (DAG) acumulados inhiben la vía de señalización de la insulina. Ambas hipótesis pueden ser válidas.

El tejido adiposo produce varias hormonas y otras moléculas de señalización que desempeñan un papel en la resistencia a la insulina y en la diabetes. Algunas de éstas son la resistina y la adiponectina. La *resistina* es antagónica a la acción de la insulina, por tanto, contribuye a la resistencia a la insulina. La *adiponectina* promueve los efectos de la insulina, pero las personas obesas la producen en cantidades reducidas. La resistencia a la insulina posee un componente genético poderoso y algunos investigadores están buscando genes específicos que pudieran estar implicados. Otros se han centrado en la educación y en los cambios en el estilo de vida.

Más de 20% de los niños obesos tienen alterada la tolerancia a la glucosa, un signo de advertencia temprano de la diabetes. La alteración de la tolerancia a la glucosa, que afecta a más de 200 millones de personas en todo el mundo, se define como *hiperglicemia* (una concentración de glucosa en la sangre que es anormalmente alta) la cual sigue a la ingestión de una gran cantidad de glucosa (una carga de glucosa).

En la hipoglicemia la concentración de glucosa en la sangre es demasiado baja

La baja concentración de glucosa en la sangre, o *hipoglicemia*, algunas veces ocurre en personas que más adelante desarrollan diabetes. Estas personas pueden tener tolerancia a la glucosa alterada en la cual los islotes reaccionan de manera exagerada a la demanda de glucosa. Cuando se ingieren carbohidratos, hay un retraso en la respuesta a la insulina, seguida después de alrededor de 3 horas por demasiada secreción de la hormona. Esta hipersecreción hace bajar los niveles de glucosa y la persona se siente somnolienta. Si esta reacción es grave, la persona puede volverse descoordinada e incluso perder el conocimiento.

La hipoglicemia grave puede desarrollarse si los diabéticos reciben inyecciones de insulina en exceso o si los islotes, a causa de un tumor, secretan demasiada insulina. La concentración de glucosa en la sangre puede entonces disminuir drásticamente, privando a las células cerebrales de su suministro de combustible necesario. Estos eventos pueden conducir a un choque de insulina, una condición en la que el paciente puede parecer ebrio o perder la conciencia, sufrir convulsiones e incluso morir.

Las glándulas suprarrenales ayudan al cuerpo a responder al estrés

Las dos **glándulas suprarrenales** son pequeñas masas amarillas de tejido que están en contacto con los extremos superiores de los riñones (**FIGURA 49-14**). Cada glándula consta de una porción central, la **médula suprarrenal** y una gran sección exterior, la **corteza suprarrenal**. Aunque están unidas anatómicamente, la médula y la corteza suprarrenales se desarrollan a partir de diferentes tipos de tejido en el embrión y funcionan como glándulas diferentes. Sin embargo, ambas secretan hormonas que ayudan a regular el metabolismo y que apoyan al cuerpo para responder al estrés.

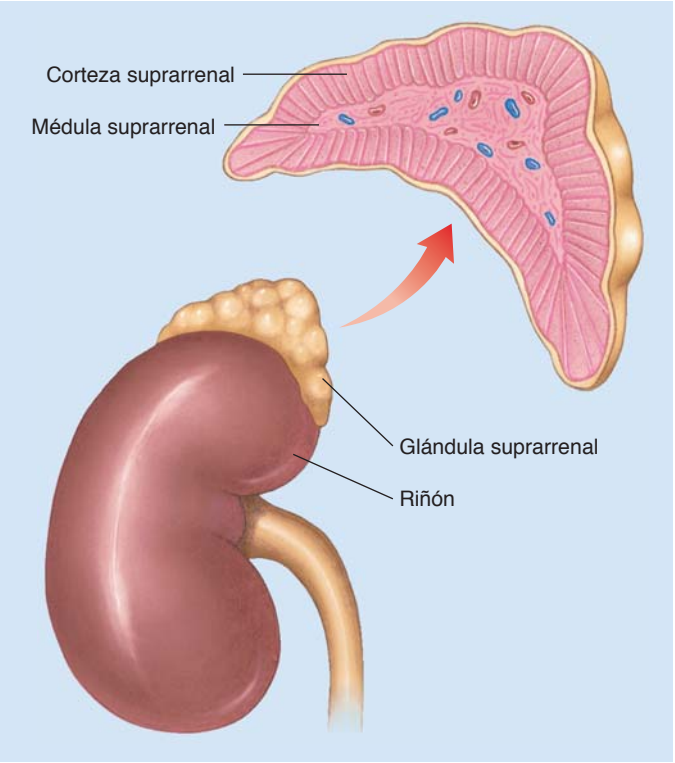


FIGURA 49-14 Glándula suprarrenal
Las glándulas suprarrenales están situadas arriba de los riñones. Cada glándula consta de una médula suprarrenal central rodeada por una corteza suprarrenal.

La médula suprarrenal inicia una reacción de alarma

La médula suprarrenal es una glándula neuroendocrina acoplada al sistema nervioso simpático. Se desarrolla a partir de tejido neuronal y su secreción es controlada por los nervios simpáticos. La médula suprarrenal secreta **epinefrina** y **norepinefrina**. Químicamente, estas hormonas son muy semejantes; son derivados de aminoácidos que pertenecen al grupo químico conocido como **catecolaminas** (vea la figura 49-2c). La mayor parte de la producción hormonal de la médula suprarrenal es epinefrina. Recuerde que la norepinefrina también sirve como neurotransmisor liberado por las neuronas simpáticas y por algunas neuronas en el sistema nervioso central (vea el capítulo 41).

En condiciones normales, la médula suprarrenal secreta continuamente pequeñas cantidades de epinefrina y norepinefrina. Su secreción está bajo control neuronal. Cuando surge ansiedad, el hipotálamo envía señales vía los nervios simpáticos a la médula suprarrenal. Las neuronas simpáticas liberan acetilcolina, la cual estimula a la médula suprarrenal para liberar cantidades mayores de epinefrina y norepinefrina.

Durante una situación estresante, las hormonas medulares suprarrenales inician una *reacción de alarma* que le permite al individuo pensar más rápido, luchar con más tenacidad o correr más rápido que lo normal. La tasa metabólica aumenta hasta en 100%. La sangre es redirigida a aquellos órganos esenciales para la acción de emergencia (**FIGURA 49-15**). Los vasos sanguíneos que van al cerebro, músculos y corazón son dilatados, mientras que los de la piel y los riñones son constreñidos. La constricción de los vasos sanguíneos que surten a la piel tiene la ventaja

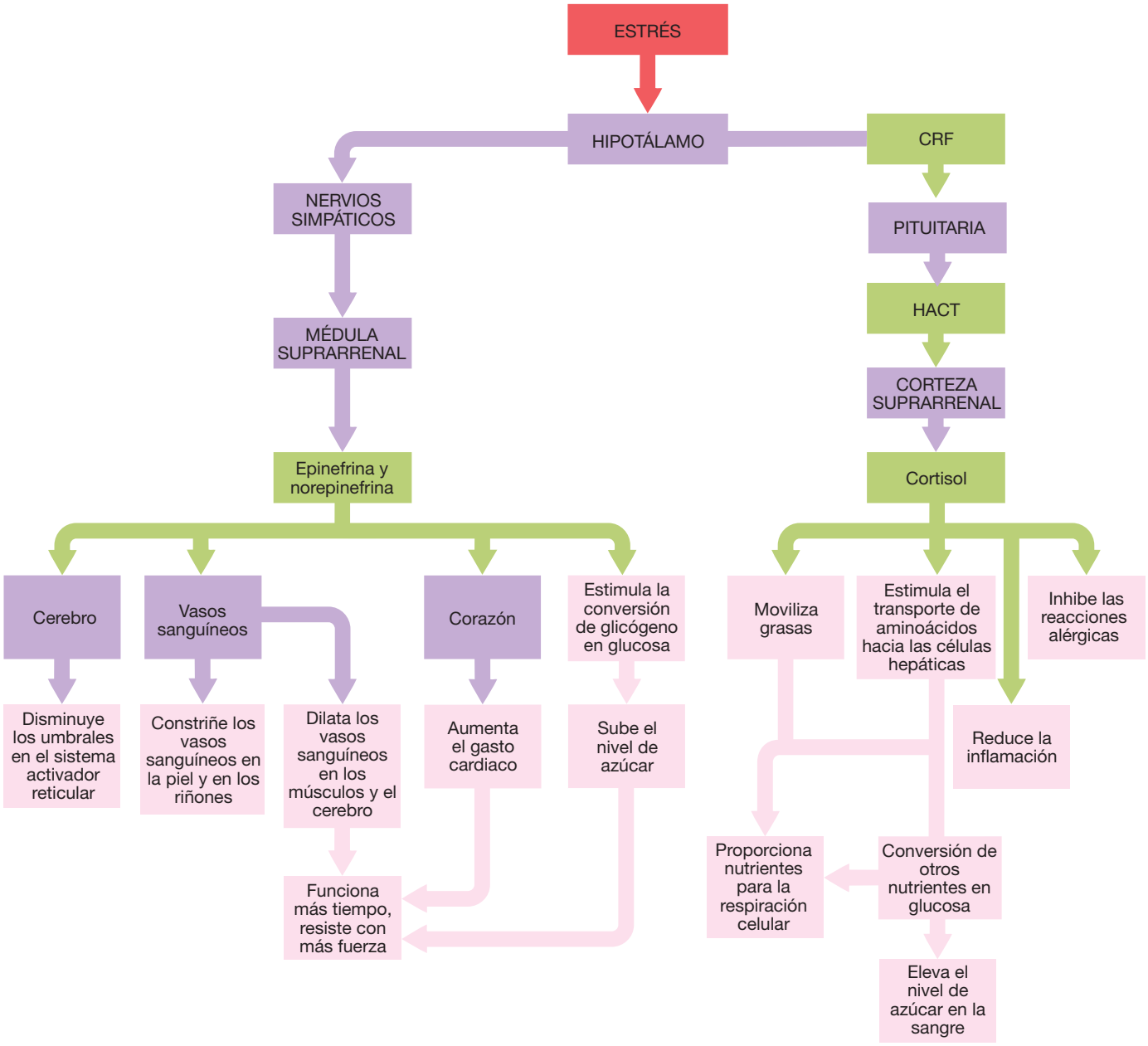


FIGURA 49-15 Respuesta al estrés

Las glándulas suprarrenales ayudan al cuerpo a responder a experiencias estresantes. (RAS, sistema activador reticular; FLC, factor liberador de corticotropina; HACT, hormona adrenocorticotrópica).

adicional de disminuir la pérdida de sangre en caso de hemorragia (y explica la palidez repentina que acompaña al temor). Al mismo tiempo, el corazón late más rápido. La intensidad de la contracción muscular aumenta. Los umbrales en el sistema activador reticular del cerebro son disminuidos, de modo que la persona se vuelve más alerta (vea el capítulo 42). Las hormonas suprarrenales medulares también suben los niveles de ácidos grasos y glucosa en la sangre, asegurando combustible necesario para la energía adicional.

La corteza suprarrenal ayuda al cuerpo a tolerar el estrés crónico

La corteza suprarrenal sintetiza hormonas esteroides a partir de colesterol (que a su vez se produce en el hígado a partir de la acetil coenzima A). Aunque la corteza suprarrenal produce más de 30 tipos de esteroides, secreta sólo tres tipos de hormonas en cantidades importantes: precursores de hormonas sexuales, mineralocorticoides y glucocorticoides.

En ambos sexos, la corteza suprarrenal secreta precursores de hormonas sexuales, como andrógenos (hormonas masculinizantes). Ciertos tejidos convierten los precursores de hormonas sexuales en **testosterona**, la hormona masculina más importante, y **estradiol**, la hormona femenina más importante. En los hombres, la producción de andrógeno por la corteza suprarrenal no es significativa porque los testículos producen testosterona. No obstante, en las mujeres, la corteza suprarrenal secreta el andrógeno usado para producir la mayor parte de la testosterona que circula en la sangre.

El **mineralocorticoide** más importante es la **aldosterona**. (Recuerde del capítulo 48 que la aldosterona ayuda a regular el equilibrio de líquidos al ajustar el equilibrio de sal). En respuesta a la aldosterona, los riñones reabsorben más sodio y excretan más potasio. Como resultado del incremento de sodio, el volumen del fluido extracelular aumenta, lo cual resulta en mayor volumen de sangre y presión arterial alta.

Cuando las glándulas suprarrenales no producen suficiente aldosterona, en la orina son excretadas grandes cantidades de sodio. El agua sale del cuerpo con el sodio (debido a la presión osmótica), y el volumen de sangre puede reducirse tan notoriamente que el paciente muere por baja presión arterial.

El **cortisol**, también denominado hidrocortisona, representa alrededor de 95% de la actividad **glucocorticoide** de la corteza suprarrenal humana (vea la figura 49-2b). El cortisol ayuda a asegurar el abastecimiento suficiente de combustible para las células cuando el cuerpo está sometido a estrés. Su acción principal es estimular la producción de glucosa a partir de otros nutrientes en las células hepáticas.

El cortisol ayuda a proporcionar nutrientes para la producción de glucosa al estimular el transporte de aminoácidos hacia las células hepáticas (vea la figura 49-15). También promueve la movilización de grasas de modo que el glicerol de las moléculas de triacilglicerol esté disponible para su conversión en glucosa. Estas acciones aseguran que la glucosa y el glicógeno sean producidos en el hígado, y que la concentración de glucosa en la sangre suba. Por tanto, la corteza suprarrenal provee un sistema de respaldo importante para la médula suprarrenal, asegurando el abastecimiento idóneo de glucosa cuando el cuerpo sufre de estrés y requiere energía adicional.

Durante el estrés, el cerebro y las glándulas suprarrenales trabajan juntos para ayudar al cuerpo a responder con eficiencia (vea la figura 49-15; también vea *Preguntas acerca de: La neurobiología de la experiencia traumática*, en el capítulo 42). Casi cualquier tipo de estrés estimula al hipotálamo para secretar **factor liberador de corticotropina (FLC)**, que estimula la secreción de **hormona adrenocorticotrópica (HACT)** por parte de la pituitaria anterior. Esta hormona regula la secreción tanto de glucocortidoide como de aldosterona. La HACT es tan poderosa que puede resultar en un incremento hasta de 20 veces en la secreción de cortisol en cuestión de minutos. Cuando el cuerpo no sufre de estrés, los altos niveles de cortisol en la sangre inhiben la secreción de FLC por el hipotálamo y de HACT por la pituitaria.

La **enfermedad de Addison** resulta cuando la corteza suprarrenal produce cantidades insuficientes de aldosterona y cortisol. Este trastorno suele ser causado más comúnmente por la destrucción autoinmune de la corteza suprarrenal. La reducción de cortisol evita que el cuerpo regule la concentración de glucosa en la sangre porque el hígado no es capaz de sintetizar suficiente glucosa. El paciente con deficiencia de cortisol también pierde la capacidad de responder al estrés. Si los niveles de cortisol se deprimen de manera importante, incluso el estrés de infecciones leves puede provocar la muerte.

Los glucocorticoides se usan clínicamente para reducir la inflamación en reacciones alérgicas, infecciones, artritis y ciertos tipos de cáncer. Estas hormonas inhiben la producción de prostaglandinas (que son mediadoras de la inflamación). Los glucocorticoides también reducen la inflamación al disminuir la permeabilidad capilar, lo cual reduce la hinchazón. Además, reducen los efectos de la histamina, por lo que se usan para tratar los síntomas de alergias.

Cuando se usan en grandes cantidades durante períodos largos, los glucocorticoides pueden provocar graves efectos colaterales. Aunque ayudan a estabilizar las membranas lisosómicas de modo que no destruyan tejidos con sus poderosas enzimas, la habilidad de los lisosomas para degradar moléculas extrañas también se reduce. Los glucocorticoides disminuyen la producción de interleucina-1 al bloquear la inmunidad mediada por células y disminuir la capacidad del paciente para combatir infecciones. Otros efectos colaterales incluyen úlceras, hipertensión, diabetes mellitus y aterosclerosis.

Las cantidades anormalmente altas de glucocorticoides, ya sea por enfermedad o por medicación con esteroides, puede resultar en la **enfermedad de Cushing**. En esta condición, el exceso de glucosa es convertido en grasa que se deposita alrededor del tronco. El edema hace que la cara del paciente adquiera una apariencia semejante a la de la luna llena. El nivel de glucosa en la sangre puede subir hasta 50% por arriba de lo normal, produciendo *diabetes suprarrenal*. Si esta condición persiste durante varios meses, las células beta en el páncreas pueden "consumirse" por secretar cantidades excesivas de insulina, llevando a diabetes mellitus permanente. La reducción en la síntesis de proteínas provoca debilidad y una disminución en las respuestas inmunológicas.

Se conocen muchas otras hormonas

Muchos otros tejidos del cuerpo secretan hormonas. La **glándula pineal,** ubicada en el cerebro, produce **melatonina,** que es un derivado del aminoácido triptófano y afecta los ritmos biológicos y la aparición de la madurez sexual. En los humanos, la melatonina favorece el inicio del sueño. La exposición a la luz suprime la secreción de melatonina.

Varias hormonas secretadas por el tracto digestivo y por el tejido adiposo regulan los procesos digestivos (vea el capítulo 47). La **glándula timo** produce **timosina**, una hormona que desempeña un papel en las respuestas inmunológicas. El **factor natriurético auricular (FNA)**, secretado en la aurícula del corazón, promueve la excreción de sodio y disminuye la presión arterial (vea el capítulo 48). Las hormonas reproductivas se analizan en el capítulo 50.

Repaso

- ¿Por qué el hipotálamo es considerado el vínculo entre los sistemas nervioso y endocrino? ¿Cuál es el papel del lóbulo anterior de la pituitaria? ¿Y del lóbulo posterior?
- ¿Cómo es regulada la secreción de hormona de la tiroides y de hormona paratiroide?
- ¿Cuáles son las acciones antagónicas de la insulina y el glucagón en la regulación del nivel de glucosa en la sangre? ¿Qué es la resistencia a la insulina?
- ¿Cuáles son las acciones de la epinefrina y la norepinefrina? ¿Y del cortisol?
- ¿En qué se diferencian la regulación de la médula suprarrenal y la regulación de la corteza suprarrenal?

RESUMEN: ENFOQUE EN LOS OBJETIVOS DE APRENDIZAJE

49.1 *(página 1053)*

1 Comparar la función del sistema endocrino con la del sistema nervioso y describir cómo estos sistemas trabajan juntos para regular los procesos del cuerpo.

- El **sistema endocrino** consta de glándulas, células y tejidos endocrinos que secretan **hormonas**, señales químicas que regulan procesos fisiológicos. La mayoría de las respuestas endocrinas son lentas, pero de larga duración. El sistema endocrino envía señales a una amplia gama de **células diana**.
- El sistema nervioso responde rápidamente a estímulos al transmitir señales eléctricas y químicas. Las neuronas envían señales a otras neuronas, células musculares y células glandulares, incluidas las células endocrinas. El sistema nervioso ayuda a regular muchas respuestas endocrinas.

2 Resumir la regulación de la acción endocrina por medio de sistemas de retroalimentación negativa.

- La secreción de hormonas suele estar regulada por **sistemas de retroalimentación negativa**. Una hormona es liberada en respuesta a algún cambio en un estado estable y dispara una respuesta que contrarresta la condición modificada; este proceso restaura la homeostasis.

3 Identificar cuatro grupos químicos principales a los que son asignadas las hormonas y proporcionar dos ejemplos de cada uno.

- Las prostaglandinas y la hormona juvenil de los insectos son **derivados de ácidos grasos**. Las hormonas secretadas por la corteza suprarrenal, los ovarios y los testículos, así como la hormona de la muda de piel de los insectos, son **hormonas esteroides**.
- Las hormonas de la tiroides y la epinefrina son **derivados de aminoácidos**. La hormona antidiurética (HAD) y el glucagón son ejemplos de **hormonas péptidas**. La insulina es una proteína pequeña.

CENGAGENOW™ **Observe los mecanismos de acción de las hormonas péptidas y esteroides al hacer clic en las figuras en CengageNOW.**

49.2 *(página 1055)*

4 Comparar cuatro tipos de señalización endocrina.

- En la **señalización endocrina clásica**, **glándulas endocrinas** discretas, glándulas sin conductos, secretan hormonas hacia el fluido intersticial. Las hormonas son transportadas por la sangre. Se unen con receptores sobre **células diana** específicas o dentro de ellas.
- En la **señalización neuroendocrina**, las neuronas secretan **neurohormonas**. Éstas son acarreadas por los axones y luego secretadas; suelen ser transportadas por la sangre.
- En la **señalización autocrina**, una hormona (o alguna otra molécula de señalización) es secretada hacia el fluido intersticial y luego actúa sobre la misma célula que la produjo. En la **señalización paracrina**, una hormona (o alguna otra molécula de señalización) se difunde por el fluido intersticial y actúa sobre células diana próximas.
- Algunos **reguladores locales** son considerados hormonas; usan señalización autocrina o paracrina. Los reguladores locales incluyen **factores de crecimiento**, péptidos que estimulan la división y el desarrollo celular, así como las **prostaglandinas**, un grupo de hormonas locales que ayudan a regular muchos procesos metabólicos.

49.3 *(página 1057)*

5 Comparar el mecanismo de acción de pequeñas hormonas solubles en lípidos con el de las hormonas hidrófilas; incluir el papel de segundos mensajeros, como el AMP cíclico.

- Las hormonas esteroides y las hormonas de la tiroides son pequeñas moléculas solubles en lípidos que pasan a través de la membrana plasmática y se combinan con receptores dentro de las células diana; el complejo hormona-receptor puede activar o reprimir la transcripción de la codificación de ARN para proteínas específicas.
- Las hormonas péptidas son hidrófilas y no entran en las células diana. Se combinan con receptores sobre la membrana plasmática de células diana. Muchas hormonas se unen a **receptores acoplados a proteína G** que actúan vía la **transducción de señales**. Una señal de hormona extracelular es transducida en una señal intracelular por el receptor.
- La mayoría de las hormonas péptidas son primeros mensajeros que llevan a cabo sus acciones por medio de **segundos mensajeros**, como el **AMP cíclico (AMPc)**. El receptor acoplado a proteína G activa una **proteína G**. La proteína G estimula o inhibe una enzima que afecta al segundo mensajero. Por ejemplo, la proteína G estimula o inhibe la **adenilil ciclasa**, la enzima que cataliza la conversión de ATP en AMPc.
- Muchos segundos mensajeros estimulan la actividad de **proteínas quinasas**, enzimas que fosforilan proteínas específicas que afectan algunos procesos celulares.
- Algunas proteínas G usan derivados de fosfolípidos como segundos mensajeros. El **inositol trifosfato (IP_3)** y el **diacilglicerol (DAG)** son segundos mensajeros que elevan la concentración de calcio y activan enzimas. Los iones calcio se unen con **calmodulina**, que activa ciertas enzimas.
- Los **receptores de tirosina quinasas** son **receptores asociados a enzimas** que se unen con factores de crecimiento, incluyendo insulina y factor de crecimiento nervioso.

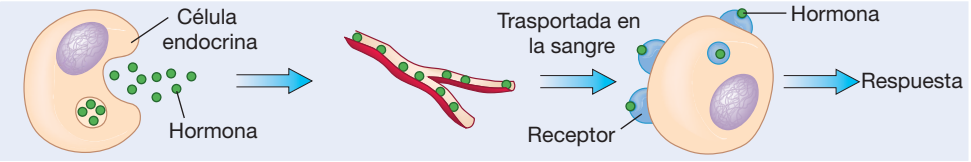
49.4 *(página 1060)*

6 Identificar cuatro funciones de las neurohormonas de invertebrados y describir la regulación del desarrollo de insectos.

- Las hormonas de los invertebrados y las neurohormonas ayudan a regular el metabolismo, el crecimiento y desarrollo, la regeneración, los cambios de color, la muda de piel, la metamorfosis, la reproducción y el comportamiento.
- Las hormonas controlan el desarrollo en los insectos. Cuando las células endocrinas en el cerebro del insecto son estimuladas por algún factor ambiental, secretan **hormona cerebral (BH)**. La BH estimula a las glándulas protorácicas para producir **hormona de la muda (HM)**, que estimula el crecimiento y la muda de piel.
- En un insecto inmaduro, los **corpora allata** secretan **hormona juvenil (HJ)**, que suprime la metamorfosis en cada muda larvaria. La cantidad de HJ decrece con las mudas sucesivas.

49.5 *(página 1060)*

7 Identificar las glándulas endocrinas clásicas de los vertebrados y describir las acciones de sus hormonas. Describir los efectos de la hipersecreción y la hiposecreción sobre la homeostasis.



- Consulte en la tabla 49-1 una descripción de las glándulas endocrinas principales y sus acciones. Las hormonas de los vertebrados regulan el crecimiento y desarrollo, el equilibrio de sal y líquidos, y muchos aspectos del metabolismo y el comportamiento.
- La **hiposecreción** (producción reducida anormalmente) o la **hipersecreción** (producción aumentada anormalmente) de hormonas conduce a la interrupción de la homeostasis y a trastornos endocrinos específicos.

8 Describir los mecanismos por los cuales el hipotálamo y la glándula pituitaria integran funciones regulatorias; resumir las acciones de las hormonas hipotalámica y pituitaria.

- La regulación nerviosa y endocrina está integrada en el **hipotálamo**, que regula la actividad de la **glándula pituitaria**.
- Las neurohormonas **oxitocina** y **hormona antidiurética (HAD)** son producidas por el hipotálamo y liberadas por el **lóbulo posterior** de la pituitaria. La oxitocina estimula la contracción del útero y estimula la expulsión de leche por las glándulas mamarias. La HAD estimula la reabsorción de agua por los túbulos renales.
- El hipotálamo secreta **hormonas liberadoras** y **hormonas inhibidoras** que regulan la salida de hormonas del **lóbulo anterior** de la glándula pituitaria.
- El lóbulo anterior de la glándula pituitaria secreta prolactina, hormonas estimulantes de los melanocitos, hormona del crecimiento y varias **hormonas trópicas** que estimulan otras glándulas endocrinas. Las **hormonas estimulantes de los melanocitos (HEM)** suprimen el apetito y son importantes en la regulación de la energía y el peso del cuerpo. La **prolactina** estimula las glándulas mamarias para producir leche.
- La **hormona del crecimiento (HC)** es una **hormona anabólica** que estimula el crecimiento de cuerpo al promover la síntesis de proteínas. La HC estimula al hígado para producir **factores de crecimiento similares a la insulina (FCSI)**, que promueven el crecimiento del esqueleto y de los tejidos en general.

CENGAGENOW™ **Explore las glándulas y hormonas endocrinas humanas al hacer clic en las figuras en CengageNOW.**

9 Describir las acciones de las hormonas de la tiroides y paratiroide, su regulación y los efectos de su mal funcionamiento.

- La **glándula tiroides** secreta hormonas de la tiroides; **tiroxina**, o T_4, y **triyodotironina**, o T_3. Las hormonas de la tiroides estimulan la tasa del metabolismo.
- La regulación de la secreción tiroidea depende principalmente de un sistema de retroalimentación negativa entre la glándula pituitaria anterior y la glándula tiroides.
- La hiposecreción de tiroxina durante la niñez puede conducir a **cretinismo;** durante la etapa adulta puede resultar en **mixedema**. El **bocio**, un agrandamiento anormal de la glándula tiroides, está asociado con la hiposecreción y la hipersecreción. La causa más común de hipertiroidismo es la **enfermedad de Graves**, de carácter autoinmune.
- Las **glándulas paratiroides** secretan la **hormona paratiroide (HPT)**, que regula el nivel de calcio en la sangre. La hormona paratiroide incrementa la concentración de calcio al estimular la liberación de este elemento desde los huesos, aumentando su reabsorción por los túbulos renales y desde el intestino.
- La **calcitonina**, secretada por la glándula tiroides, actúa antagónicamente con la hormona paratiroide.

10 Contrastar las acciones de la insulina y el glucagón, y describir la diabetes mellitus y la hipoglicemia, incluyendo los efectos metabólicos de estos trastornos.

- Los **islotes de Langerhans** en el páncreas secretan **insulina** y **glucagón**. La secreción de éstas es regulada directamente por la concentración de glucosa. La insulina estimula a las células para tomar glucosa de la sangre, con lo cual baja la concentración de glucosa sanguínea. El glucagón sube la concentración de glucosa en la sangre al estimular la conversión de glicógeno en glucosa y al estimular la producción de glucosa a partir de otros nutrientes.
- En la **diabetes mellitus**, la deficiencia de insulina o la **resistencia a la insulina** resulta en disminución del uso de la glucosa, aumento en la movilización de grasas, aumento en el uso de proteínas y desequilibrio de electrolitos. En la hipoglucemia, la tolerancia alterada a la glucosa resulta en una respuesta retrasada a la insulina, seguida por hipersecreción de ésta. La concentración de glucosa disminuye, ocasionando somnolencia.

11 Resumir las acciones y la regulación de las hormonas suprarrenales, incluyendo su papel en la respuesta del cuerpo al estrés.

- Las **glándulas suprarrenales** secretan hormonas que ayudan al cuerpo a responder al estrés y son importantes en la regulación del equilibrio de líquidos.
- La **médula suprarrenal** secreta **epinefrina** y **norepinefrina**, hormonas que incrementan el ritmo cardiaco y la intensidad de la contracción muscular. Estas hormonas redirigen la sangre hacia los órganos necesarios para pelear o huir. La médula suprarrenal es regulada por el sistema nervioso.
- La **corteza suprarrenal** secreta hormonas sexuales; **mineralocorticoides**, como la **aldosterona**; y **glucocorticoides**, como el **cortisol**. La aldosterona aumenta la tasa de reabsorción de sodio y la excreción de potasio por los riñones.
- Durante el estrés, la corteza suprarrenal asegura el suministro idóneo de combustible para las células de rápida metabolización. El cortisol promueve la síntesis de glucosa a partir de otros nutrientes. Durante el estrés, el hipotálamo secreta **factor liberador de corticotropina (FLC)**, que estimula a la glándula pituitaria anterior para secretar **hormona adrenocorticotrópica (HACT)**. La HACT regula la secreción de aldosterona y cortisol.

CENGAGENOW™ **Aprenda más sobre la respuesta hormonal al estrés al hacer clic en la figura en CengageNOW.**

EVALÚE SU COMPRENSIÓN

1. ¿Cuál de los siguientes *no* es verdadero acerca de las glándulas endocrinas? (a) secretan hormonas (b) tienen conductos (c) su producto suele ser transportado por la sangre (d) suelen ser reguladas por retroalimentación negativa (e) un animal experimental muestra síntomas de deficiencia cuando se eliminan
2. Una célula secreta un producto que se difunde a través del fluido intersticial y actúa sobre células próximas. Esto es un ejemplo de (a) secreción neuroendocrina (b) señalización autocrina (c) señalización paracrina (d) regulación endocrina clásica (e) función de una hormona péptida
3. ¿Cuál(es) de las siguientes es (son) *verdadera(s)* acerca de las hormonas esteroides? (a) hidrófilas (b) secretadas por la pituitaria posterior (c) suelen trabajar a través de proteínas G y AMP cíclico (d) suelen unirse con receptores en el núcleo y afectar la transcripción (e) a y c
4. ¿Cuál de los siguientes activa un segundo mensajero? (a) complejo receptor de hormonas (b) iones calcio (c) inositol trifosfato (IP_3) (d) AMP cíclico (e) diacilglicerol (DAG)

5. ¿Cuál de las siguientes parejas *no* es correcta? (a) neurohormona; hormona cerebral del insecto (b) calcio; calmodulina (c) lóbulo posterior de la pituitaria; hormona liberadora (d) lóbulo anterior de la pituitaria; hormona del crecimiento (e) hiposecreción de la tiroides; cretinismo

6. La hormona del crecimiento (a) envía señales al hipotálamo para producir una hormona liberadora (b) es regulada principalmente por el nivel de calcio (c) es una hormona catabólica (d) estimula la tasa metabólica (e) estimula al hígado para producir factores de crecimiento parecidos a la insulina

7. Ordene los siguientes eventos en la secuencia correcta.
1. alta concentración de hormona de la tiroides 2. pituitaria anterior inhibida 3. homeostasis 4. nivel bajo de hormona estimulante de la tiroides 5. la glándula tiroides secreta menos hormona de la tiroides
(a) 1, 2, 4, 5, 3 (b) 5, 4, 3, 2, 1 (c) 1, 2, 5, 4, 3 (d) 4, 5, 2, 3, 1
(e) 1, 4, 2, 5, 3

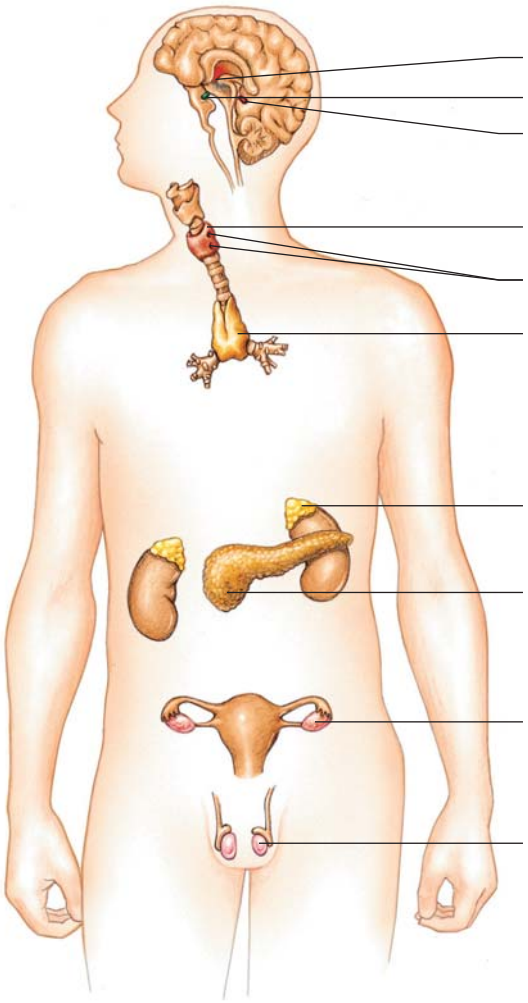
8. Ordene los siguientes eventos en la secuencia correcta. 1. aumenta la concentración de glucosa en la sangre 2. las células alfa en los islotes son estimuladas 3. homeostasis 4. la concentración de glucosa en la sangre disminuye 5. aumenta la secreción de glucagón (a) 1, 2, 3, 5, 4 (b) 5, 4, 2, 1, 3 (c) 1, 2, 5, 4, 3 (d) 4, 2, 5, 1, 3 (e) 4, 5, 1, 2, 3

9. ¿Cuál de los siguientes hechos ocurre en la diabetes?
(a) disminución del uso de glucosa (b) disminución del metabolismo de grasas (c) disminución del uso de proteínas (d) aumento en la concentración de hormona liberadora de TSH (e) b y c

10. ¿Cuál de las siguientes es una acción de la epinefrina? (a) disminuye el uso de glucosa (b) incrementa el gasto cardiaco (c) constriñe los vasos sanguíneos en el cerebro (d) reduce la inflamación (e) moviliza las grasas

11. La aldosterona es (a) liberada por la pituitaria posterior (b) es un andrógeno (c) su secreción es favorecida por un incremento en la hormona estimulante de la tiroides (d) es una enzima que convierte la epinefrina en norepinefrina (e) incrementa la reabsorción de sodio

12. Rotule el diagrama. Use la figura 49-7 para comprobar sus respuestas.



PENSAMIENTO CRÍTICO

1. ¿De qué manera los receptores imparten especificidad dentro del sistema endocrino? ¿Cuáles podrían ser algunas ventajas de tener mecanismos complejos para la acción hormonal (como segundos mensajeros)?

2. ¿Por qué es importante mantener un nivel de glucosa constante en la sangre? Varias hormonas analizadas en este capítulo afectan el metabolismo de carbohidratos. ¿Por qué es importante tener más de una? ¿Cómo interactúan?

3. La inyección de demasiada insulina podría ocasionar que un diabético experimente un choque de insulina, en el cual la persona parece ebria o puede perder la conciencia, sufrir convulsiones e incluso morir. Con base en lo que sabe sobre las acciones de la insulina, explique las causas fisiológicas del choque de insulina.

4. **VÍNCULO CON LA EVOLUCIÓN.** Parece que el receptor de la aldosterona evolucionó mucho antes que la aldosterona misma. Proponga una hipótesis para explicar cómo pudo ocurrir esto.

5. **CIENCIA, TECNOLOGÍA Y SOCIEDAD.** La hipótesis del "gen ahorrativo" sostiene que los genes que incrementan el riesgo de padecer diabetes tipo 2 permiten la utilización eficiente de los alimentos (y la acumulación de grasa) cuando se dispone de ellos para incrementar las posibilidades de sobrevivir en épocas de escasez. Use esta hipótesis para explicar el aumento en la tasa de diabetes en Estados Unidos.

CENGAGENOW™ **Preguntas adicionales están disponibles en CengageNOW en www.cengage.com/login.**

50 Reproducción

booksmedicos.org

© Daexto/Dreamstime

Apareamiento de nudibranquios (*Chromodoris sp.*). Fotografiados en Indonesia.

CONCEPTOS CLAVE

50.1 La mayoría de los animales se reproduce sexualmente por la fusión de espermatozoide y huevo, pero algunos animales se reproducen asexualmente y otros en cualquiera de las dos maneras, dependiendo de las condiciones.

50.2 En los machos vertebrados, los testículos producen esperma y hormonas reproductivas. En los humanos y otros mamíferos, la reproducción es regulada por el hipotálamo, la glándula pituitaria y las gónadas.

50.3 En las hembras vertebradas, los ovarios producen óvulos y hormonas reproductivas. En las mujeres, las hormonas mantienen un ciclo menstrual mensual que prepara el cuerpo para un posible embarazo; la ovulación suele ocurrir a la mitad del ciclo.

50.4 Cuando un oocito secundario es fertilizado, empieza el desarrollo y el embrión se implanta en la pared del útero; las hormonas del embrión en desarrollo, del cuerpo lúteo y después de la placenta mantienen el embarazo.

50.5 En los humanos, la respuesta sexual incluye cuatro etapas fisiológicas: fase de excitación, fase de meseta, fase orgásmica y fase de resolución.

50.6 Existe una amplia gama de anticonceptivos altamente confiables; la mayoría de los anticonceptivos hormonales previenen la ovulación.

50.7 Las enfermedades de transmisión sexual son sobre todo enfermedades contagiosas; entre los tipos de enfermedades de transmisión sexual más frecuentes se encuentran el virus del papiloma humano (VPH), el herpes genital y la enfermedad pélvica inflamatoria, provocada por la clamidia.

La supervivencia de cada especie requiere que sus miembros produzcan nuevos individuos para reemplazar a los que mueren. La capacidad para reproducirse y perpetuar su especie es una característica fundamental de los entes vivos. Parafraseando al sociobiólogo estadunidense E. O. Wilson, la reproducción es la manera que tiene un animal de hacer más copias de sus genes. La forma en que esto se logra depende de los beneficios (y costos) relativos de las estrategias reproductivas disponibles en cualquier situación dada.

Los nudibranquios que se aparean (babosas marinas) en la fotografía son *hermafroditas*. Cada animal tiene órganos masculinos y femeninos y produce esperma y huevos. Sin embargo, no se autofertilizan. Dos nudibranquios se juntan para aparearse e intercambiar esperma a través de un tubo cerca de la cabeza. Luego, cado uno sigue su camino y deja masas que contienen millones de huevos.

En este capítulo se resumen algunas características fundamentales de la reproducción animal y se analizan las ventajas evolutivas de la reproducción sexual. Luego el enfoque se centra en el proceso de reproducción humana y en las hormonas que la regulan. El capítulo concluye con el análisis de la anticoncepción y las enfermedades de transmisión sexual.

50.1 REPRODUCCIÓN ASEXUAL Y SEXUAL

OBJETIVO DE APRENDIZAJE

1 Comparar los beneficios de la reproducción asexual y sexual, y describir cada modo de reproducción, proporcionando ejemplos específicos.

La mayoría de los animales llevan a cabo *reproducción sexual* y algunos, *reproducción asexual*. Algunos animales se reproducen asexualmente en ciertas condiciones y sexualmente en otras. Como se verá, han evolucionado muchas variaciones de reproducción tanto asexual como sexual.

La reproducción asexual es una estrategia eficiente

En la **reproducción asexual**, un solo progenitor origina la descendencia que es genéticamente idéntica a él (a menos que haya mutaciones). Muchos invertebrados, incluidos esponjas, cnidarios y algunos rotíferos, platelmintos y anélidos, pueden reproducirse asexualmente. Algunos vertebrados también se reproducen asexualmente en ciertas condiciones. La reproducción asexual es una adaptación de algunos animales sésiles que no pueden moverse para buscar parejas. Para los animales que se mueven, la reproducción asexual puede ser una ventaja cuando la densidad de la población es baja y no se dispone de parejas con facilidad.

En la reproducción asexual, un solo progenitor puede dividirse, gemarse o fragmentarse para dar origen a dos o más descendientes. Las esponjas y los cnidarios se cuentan entre los animales capaces de reproducirse por **gemación**. Una pequeña parte del cuerpo del progenitor se separa del resto y se desarrolla en un nuevo individuo (**FIGURA 50-1**). Algunas veces las yemas permanecen fijas y se vuelven miembros más o menos independientes de una colonia.

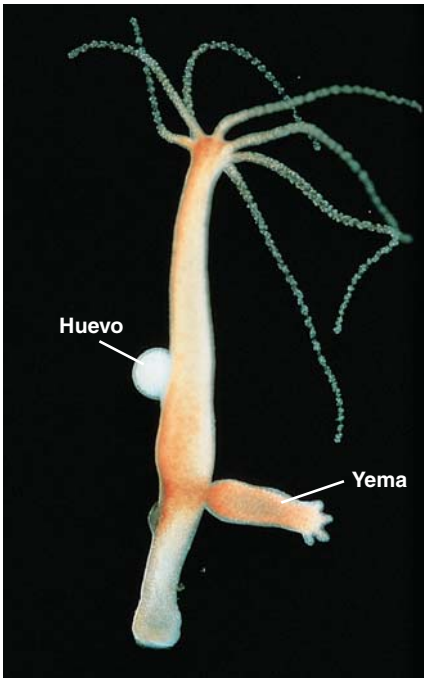
Los cultivadores de ostras aprendieron hace mucho que cuando intentaban matar estrellas de mar al cortarlas a la mitad y arrojar los trozos al mar, ¡el número de ellas que depredaban a las ostras se duplicaba! En algunos platelmintos, nemertinos y anélidos, esta capacidad para regenerarse forma parte de un método de reproducción conocido como **fragmentación**. El cuerpo del progenitor se rompe en varios trozos; cada parte regenera las partes faltantes y se desarrolla en un animal completo.

La **partenogénesis** ("desarrollo virgen") es una forma de reproducción asexual en la que un huevo no fertilizado se desarrolla en un animal adulto. El adulto suele ser un haploide. La partenogénesis es común entre insectos (especialmente abejas y avispas) y crustáceos; también ocurre entre algunos otros grupos de vertebrados e invertebrados, incluidas algunas especies de nematodos, gastrópodos, peces, anfibios y reptiles.

Aunque pocas especies parecen reproducirse sólo por partenogénesis, en la mayoría de las especies hay una alternancia de episodios de partenogénesis con períodos de reproducción sexual. La partenogénesis puede ocurrir durante varias generaciones, seguida en algún punto por reproducción sexual en la que los machos se desarrollan, producen esperma y se aparean con las hembras para fertilizar sus huevos. En algunas especies, la partenogénesis es un medio de producción rápida de individuos cuando las condiciones son favorables.

La mayoría de los animales se reproducen sexualmente

La **reproducción sexual** en los animales implica la producción y fusión de dos tipos de **gametos**: espermatozoides y huevos. Por lo general, se requieren dos individuos diferentes. El progenitor macho contribuye con **espermatozoides** y un progenitor hembra contribuye con un huevo, u **óvulo**. El espermatozoide proporciona genes que codifican algunos de los rasgos del progenitor macho y el óvulo codifica genes de algunos de los rasgos del progenitor hembra. El huevo suele ser grande e inmóvil, con reservas de nutrientes que apoyan el desarrollo del embrión. El espermatozoide suele ser pequeño y móvil, adaptado para impulsarse al agitar su largo flagelo en forma de látigo.



Cabisco/Visuals Unlimited, Inc.

FIGURA 50-1 Reproducción asexual por gemación

Una parte del cuerpo de la *Hydra* crece hacia fuera, luego se separa y se desarrolla en un nuevo individuo. La región del cuerpo del progenitor que se gema no está especializada exclusivamente en la reproducción. (La hidra aquí mostrada también está reproduciéndose sexualmente, como lo evidencia el huevo (*izquierda*).

Cuando el espermatozoide y el huevo se unen, se produce un **cigoto** o huevo fertilizado. El cigoto se desarrolla en un nuevo animal, semejante a ambos padres aunque no idéntico a ellos. La reproducción sexual suele implicar procesos estructurales, funcionales y de comportamiento extremadamente complicados. En los vertebrados, las hormonas secretadas por el hipotálamo, la glándula pituitaria y las gónadas regulan estos procesos.

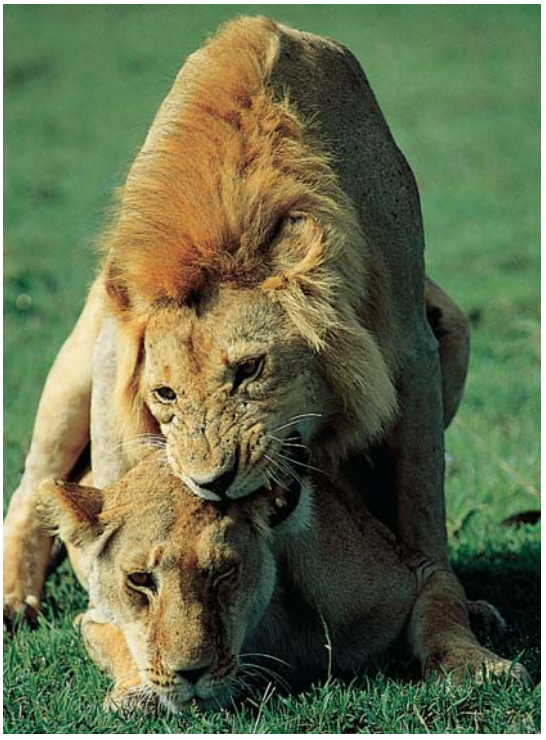
Muchos animales acuáticos practican la **fertilización externa**, en la cual los gametos se encuentran fuera del cuerpo (**FIGURA 50-2a**). Los compañeros de apareamiento suelen liberar huevos y espermatozoides hacia el agua de manera simultánea. Los gametos sólo viven un corto período y muchos se pierden en el agua, otros son devorados por depredadores. Sin embargo, se liberan tantos gametos que cantidades suficientes de espermatozoides y células huevo se encuentran para perpetuar la especie.

En la **fertilización interna** los hechos son menos aleatorios. El macho suele entregar esperma directamente en el cuerpo de la hembra. Los tejidos húmedos de ella proporcionan el medio acuoso requerido para el movimiento del esperma y los gametos se funden dentro del cuerpo. La mayoría de los animales terrestres, tiburones y reptiles acuáticos, aves y mamíferos practican la fertilización interna (**FIGURA 50-2b**).

El **hermafroditismo** es una forma de reproducción sexual en la cual un solo individuo produce tanto óvulos como esperma. Algunos herma-

Carmela Lesczynski/Animals Animals

(a) Fertilización externa. Así como muchos animales acuáticos, estas ranas bermejas (*Rana temporaria*) liberan sus gametos en el agua. La hembra pone una masa de huevos, mientras el macho la monta y simultáneamente deposita su esperma en el agua.



Fritz Polking/Dembinsky Photo Associates

(b) Fertilización interna. En la mayoría de los mamíferos terrestres, como estos leones (*Panthera leo*), el macho deposita su esperma dentro del cuerpo de la hembra. La fertilización interna también es practicada por algunos peces, reptiles y mamíferos acuáticos.

FIGURA 50-2 Reproducción sexual por fertilización externa e interna

froditas, como la tenia, son capaces de autofertilizarse. Más comúnmente, dos animales se aparean y fertilizan mutuamente los huevos del otro (vea la fotografía del apareamiento de los nudibranquios al principio del capítulo). La lombriz de tierra común también es hermafrodita. Dos animales copulan y ocurre fertilización cruzada. Cada lombriz de tierra insemina a la otra. En algunas especies hermafroditas, la autofertilización es evitada por el desarrollo de testículos y ovarios en momentos diferentes.

La reproducción sexual incrementa la variabilidad genética

La reproducción asexual es la forma más rápida y eficiente de reproducción porque cada célula puede producir dos nuevas células. La reproducción sexual es menos eficiente porque se requieren dos células, en lugar de sólo una, para formar un nuevo organismo. (Se requieren dos padres.) La reproducción sexual también es más costosa en términos de energía que la reproducción asexual porque el animal debe producir gametos y encontrar parejas. ¿Por qué, entonces, la mayoría de los animales se reproduce sexualmente?

Un beneficio importante de la reproducción sexual es que incrementa la *aptitud* (éxito reproductivo) de los hijos. En contraste con la reproducción asexual, en la que el animal pasa todos sus genes a su descendencia, la reproducción sexual tiene la ventaja biológica de promover la variedad genética entre los miembros de una especie. Cada descendiente es el producto de una combinación particular de genes aportados por ambos progenitores, en lugar de una copia genética de un solo individuo. Mediante la combinación de rasgos heredados de dos progenitores, la reproducción sexual origina por lo menos algunos descendientes que puedan ser más capaces de sobrevivir que cualquiera de los progenitores. También, debido a que los descendientes son diploides, cuentan con una copia de respaldo de sus genes en caso de que una copia resulte dañada por mutación.

Aunque los biólogos coinciden en que la reproducción sexual tiene algunas ventajas selectivas, no están de acuerdo en los detalles. Están explorando varias hipótesis. Una de ellas sostiene que la reproducción sexual permite que mutaciones benéficas de cada progenitor se reúnan en la descendencia que puede reproducir y distribuir dichas mutaciones a través de la población. Por ejemplo, ciertas mutaciones benéficas pueden permitir que los animales se protejan a sí mismos de los depredadores o que resistan a los parásitos. La reproducción sexual constituye un mecanismo para que estas mutaciones se distribuyan a través de la población.

Otra hipótesis sostiene que la reproducción sexual es más eficaz que la asexual al eliminar mutaciones dañinas de la población. Como ya ha aprendido en capítulos anteriores, las mutaciones ocurren de manera constante y la mayoría de ellas son dañinas. Cuando los animales se reproducen asexualmente, toda la descendencia hereda el total de las mutaciones dañinas. A medida que las mutaciones se acumulan en la población, los individuos cuentan cada vez con más genes dañinos. Por el contrario, cuando los animales con mutaciones diferentes se aparean, la descendencia hereda números y combinaciones variables de mutaciones. La descendencia que hereda demasiadas mutaciones dañinas no es viable. Puede no vivir para reproducirse, de modo que sus mutaciones dañinas son eliminadas de la población.

Wayne Getz, un especialista en matemáticas aplicadas en la Universidad de California en Berkeley, desarrolló un modelo matemático que pronostica si en una población habrá reproducción sexual o asexual. Se-

gún este modelo, los clones de animales gestados por reproducción asexual serían favorecidos en un entorno inmutable. El modelo pronostica además que la reproducción sexual será adaptativa en un entorno inestable y cambiante, y que ambos tipos de reproducción pueden coexistir en condiciones de cambio moderado.

Las hipótesis en competencia son una parte esperada del proceso científico porque el descubrimiento científico rara vez es una secuencia directa y lineal de pregunta-respuesta, pregunta-respuesta. De hecho, en la medida que el conocimiento científico se expande, muchas hipótesis creativas son descartadas como callejones sin salida. Algunas veces los investigadores demuestran que cada una de estas hipótesis en competencia puede explicar parte del problema en estudio.

Repaso

- ¿Cómo puede distinguirse entre gemación, fragmentación y partenogénesis?
- ¿Cuáles son las ventajas y las desventajas de la reproducción asexual en comparación con la reproducción sexual?

50.2 REPRODUCCIÓN HUMANA: EL HOMBRE

OBJETIVOS DE APRENDIZAJE

2 Relacionar la estructura de cada órgano del sistema reproductor masculino con su función.

3 Seguir el paso de las células espermáticas por el sistema reproductor masculino desde su origen en los túbulos seminíferos hasta su expulsión del cuerpo en el semen. (Incluir una descripción de la espermatogénesis).

4 Describir la regulación endocrina de la reproducción en el varón.

El varón, como otros machos mamíferos, tiene el papel reproductivo de producir células espermáticas y entregarlas en el tracto reproductor femenino. Cuando un espermatozoide se combina con un óvulo, contribuye con sus genes y determina el sexo del descendiente.

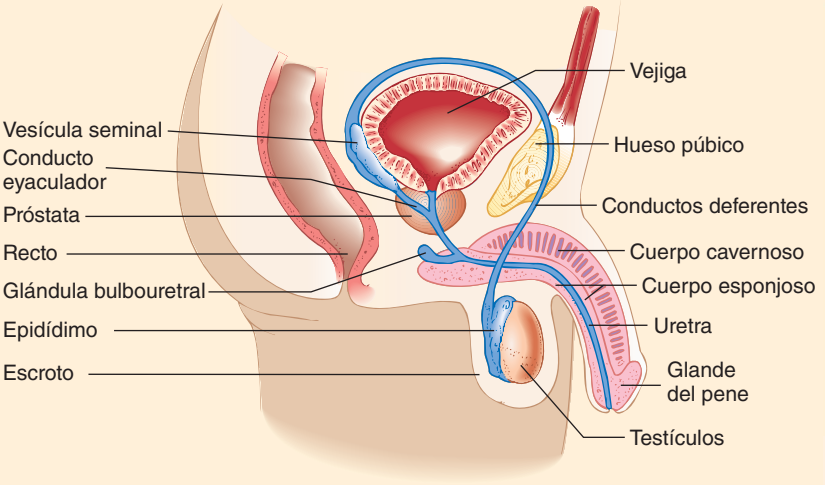
Los testículos producen gametos y hormonas

En los humanos y otros vertebrados, la **espermatogénesis**, el proceso de producción de células espermáticas, ocurre en el par de gónadas masculinas o testículos (**FIGURA 50-3a**). La espermatogénesis se lleva a cabo dentro de una enorme maraña de conductos huecos, los **túbulos seminíferos**, dentro de cada testículo (**FIGURA 50-3b**). La espermatogénesis empieza con células indiferenciadas, las **espermatogonias** en la pared de los túbulos (**FIGURA 50-4**).

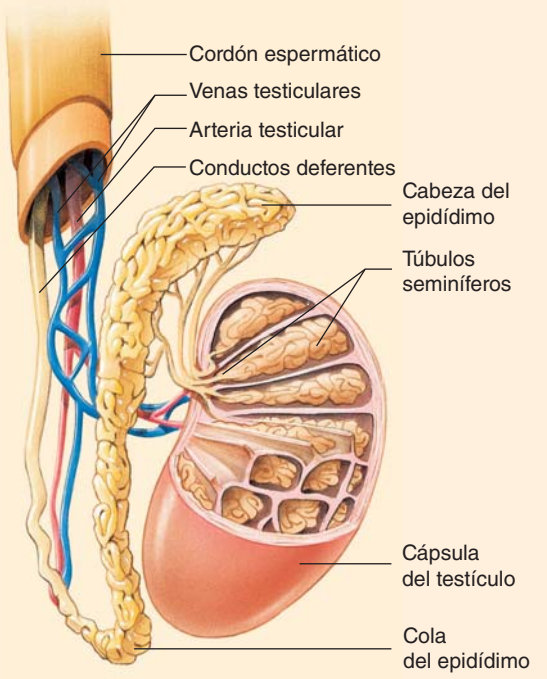
Las espermatogonias, que son células diploides, se dividen por mitosis y producen más espermatogonias. Algunas crecen y se convierten en **espermatocitos primarios**, que experimentan **meiosis** y producen gametos haploides. (Tal vez considere conveniente revisar el análisis de la meiosis en el capítulo 10). En muchos animales, la producción de gametos ocurre sólo en primavera u otoño, aunque los humanos no tienen una temporada de reproducción especial. En el macho adulto humano, la espermatogénesis se realiza de manera continua y cada día se producen millones de espermatozoides.

Cada espermatocito primario pasa por una primera división meiótica, que produce dos **espermatocitos secundarios** haploides (**FIGURA 50-5**). Durante la segunda división meiótica, cada uno de los dos espermatocitos secundarios origina dos **espermátidas** haploides. A partir del espermatocito primario original se producen cuatro espermátidas. Cada espermátida se diferencia en un espermatozoide maduro. A continuación se muestra la secuencia:

espermatogonio (diploide) ⟶ espermatocito primario (diploide) ⟶ dos espermatocitos secundarios (haploides) ⟶ cuatro espermátidas (haploides) ⟶ cuatro espermatozoides maduros (haploides)

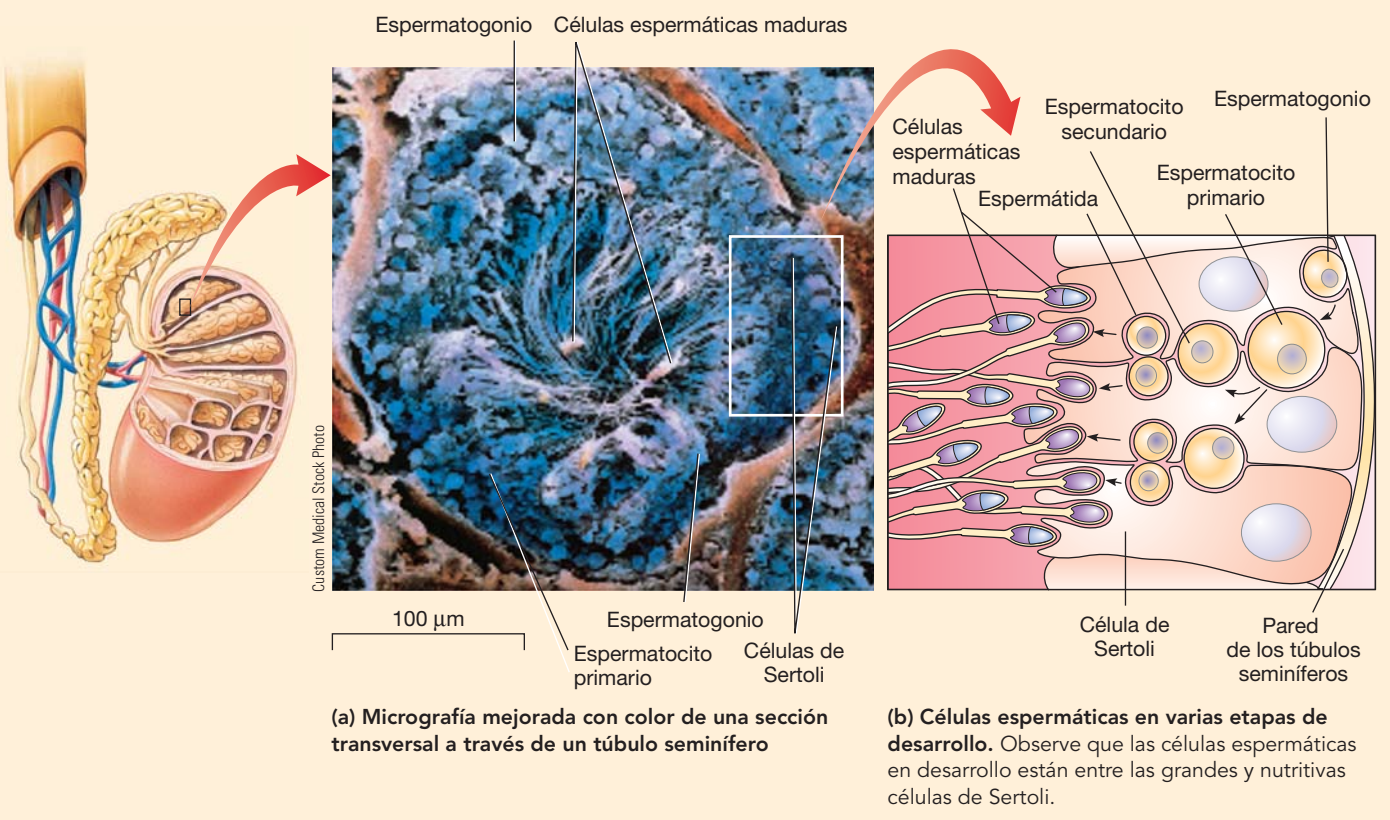


(a) El escroto, el pene y la región pélvica del macho humano se muestran en sección sagital para ilustrar su estructura interna.



(b) Los testículos, el epidídimo y el cordón espermático se muestran en disección parcial y expuestos. Los testículos se muestran en sección sagital para ilustrar la disposición de los túbulos seminíferos.

FIGURA 50-3 ***Animada*** **Sistema reproductor masculino**



(a) Micrografía mejorada con color de una sección transversal a través de un túbulo seminífero

(b) Células espermáticas en varias etapas de desarrollo. Observe que las células espermáticas en desarrollo están entre las grandes y nutritivas células de Sertoli.

FIGURA 50-4 ***Animada*** **Espermatogénesis en los túbulos seminíferos**

Cada espermatozoide maduro consta de una cabeza, una parte intermedia y un flagelo (**FIGURA 50-6**). La cabeza consta casi completamente del núcleo. Parte del núcleo está cubierta por el **acrosoma**, una gran vesícula que se diferencia del complejo de Golgi. El acrosoma contiene enzimas que ayudan al espermatozoide a penetrar en el óvulo.

Las mitocondrias, localizadas en la parte intermedia del espermatozoide, suministran la energía para el movimiento del flagelo. El flagelo del espermatozoide tiene la típica disposición eucarionte de microtúbulos de 9 + 2. Durante su desarrollo, la mayoría del citoplasma del espermatozoide es eliminado y fagocitado por las **células de Sertoli** que rodean el lumen lleno de líquido del túbulo seminífero. Estas células proporcionan nutrientes para el desarrollo de las células espermáticas. Las células de Sertoli también secretan hormonas y otras moléculas de señalización.

Cada célula de Sertoli se extiende desde la membrana exterior del túbulo seminífero hasta su lumen. Las células de Sertoli están unidas entre sí por *uniones estrechas* en un sitio justo dentro de la membrana exterior del túbulo (vea en el capítulo 5 un análisis de las uniones estrechas). Juntas, las células de Sertoli forman una barrera sangre-testículo que impide que sustancias dañinas entren al túbulo e interfieran con la espermatogénesis. Esta barrera también evita que el esperma salga del túbulo hacia la sangre, donde podría estimular una respuesta inmunológica. Las uniones estrechas entre las células de Sertoli forman compartimientos que separan las células espermáticas en varias etapas de desarrollo.

Las células espermáticas humanas no pueden desarrollarse a la temperatura del cuerpo. Aunque los testículos se generan dentro de la cavidad abdominal del embrión masculino, aproximadamente dos meses antes de nacer descienden hacia el **escroto**, una bolsa cubierta de piel suspendida de la ingle. El escroto sirve como una unidad de enfriamiento que mantiene el esperma por debajo de la temperatura del cuerpo. En casos raros, los testículos no descienden. Si esta condición no es corregida con cirugía o tratamiento hormonal, los túbulos seminíferos terminan por degenerarse y el hombre se vuelve **estéril,** incapaz de producir descendientes.

El escroto es una cubierta externa de la cavidad pélvica y se encuentra conectada a ésta por los **canales inguinales**. A medida que los testículos descienden, jalan sus vasos sanguíneos, nervios y tubos conductores detrás de ellos. La región inguinal es un sitio débil en la pared abdominal. Esforzar los músculos abdominales al levantar objetos pesados algunas veces desgarra el tejido inguinal. Luego, un lazo de intestino puede sobresalir en el escroto a través del desgarre, condición conocida como *hernia inguinal*.

Una serie de conductos almacena y transporta el esperma

Las células espermáticas salen de los túbulos seminíferos de cada testículo y pasan hacia un tubo más largo enrollado, el **epidídimo**. Ahí, el esperma termina de madurar y es almacenado. Durante la eyaculación, el esperma pasa de cada epidídimo hacia un conducto espermático, el **conducto deferente**. Éste se extiende desde el escroto a través de la región inguinal y hacia la cavidad pélvica.

Cada conducto deferente se vacía en un corto **conducto eyaculatorio** que pasa por la próstata y luego se abre hacia la **uretra**. Ésta, que en instantes diferentes conduce orina y semen, pasa a través del pene hacia el exterior del cuerpo. Así, el esperma pasa por las siguientes estructuras:

túbulos seminíferos ⟶ epidídimo ⟶ conducto deferente ⟶ conducto eyaculatorio ⟶ uretra ⟶ liberación desde el cuerpo

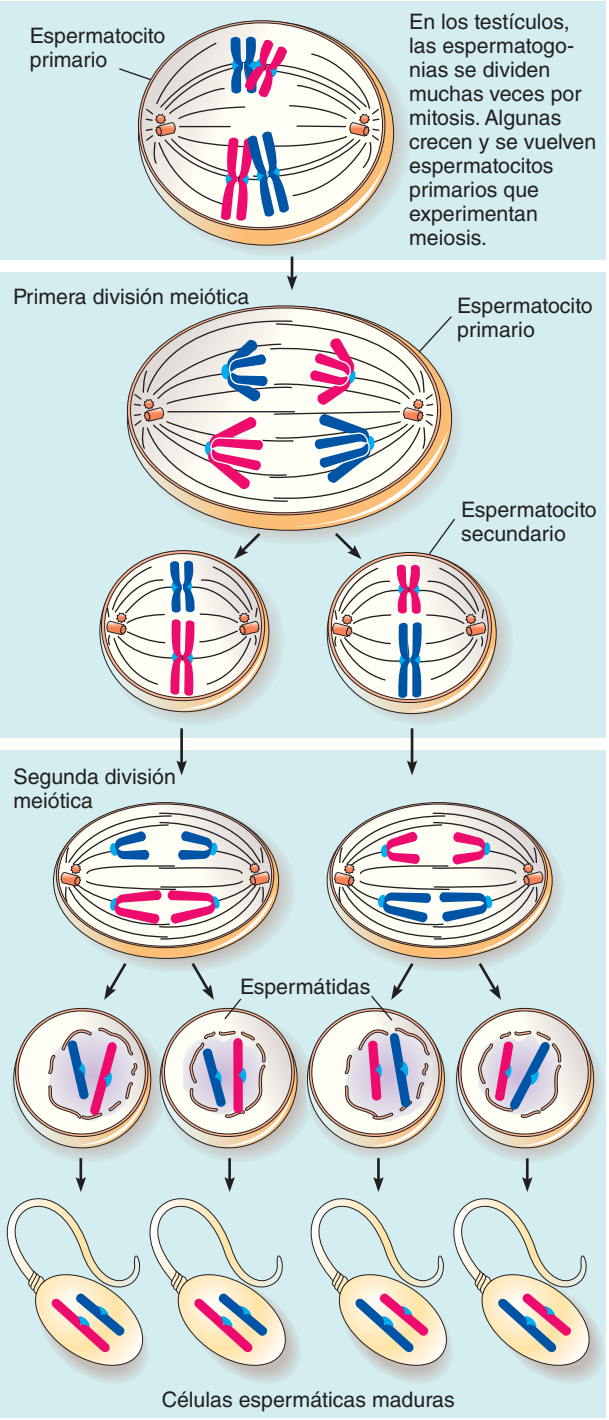
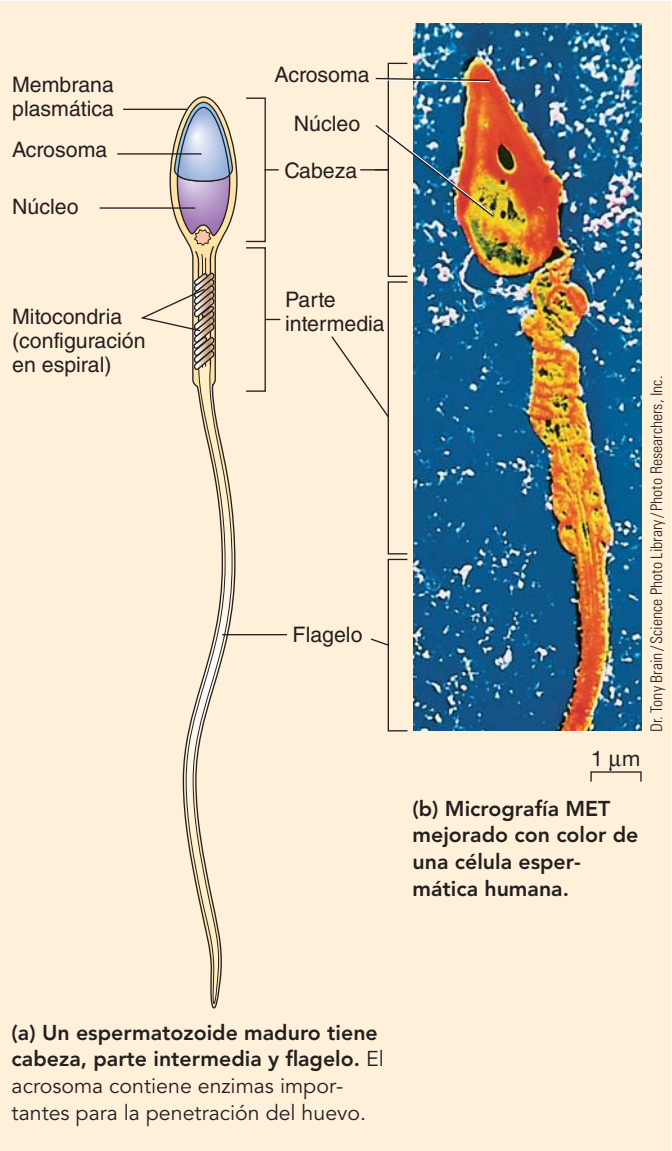


FIGURA 50-5 Espermatogénesis

Observe en este ejemplo que en el espermatocito primario están presentes cuatro cromosomas ($2n$=4) y que la meiosis produce el número (2) haploide (n=2) en los espermatocitos secundarios, espermátidas y células espermáticas maduras.



(b) Micrografía MET mejorado con color de una célula espermática humana.

(a) Un espermatozoide maduro tiene cabeza, parte intermedia y flagelo. El acrosoma contiene enzimas importantes para la penetración del huevo.

FIGURA 50-6 Estructura de un espermatozoide maduro

Glándulas accesorias producen la porción líquida del semen

A medida que los espermatozoides se desplazan por los tubos conductores, se mezclan con secreciones de tres tipos de glándulas accesorias. Durante el clímax sexual se eyaculan aproximadamente 3 mL de **semen**. Éste consta de alrededor de 200 millones de células espermáticas suspendidas en las secreciones de estas glándulas.

El par de **vesículas seminales** secretan un líquido rico en fructosa y prostaglandinas hacia los conductos deferentes (vea la figura 50-3). La fructosa proporciona energía para el esperma una vez que es eyaculado. Las prostaglandinas estimulan las contracciones del músculo liso en los tractos reproductores masculino y femenino. Estas contracciones ayudan a transportar el esperma hacia abajo por el tracto reproductor masculino y hacia arriba por el tracto reproductor femenino hacia el oviducto, donde ocurre la fertilización. Las vesículas seminales también secretan fibrinógeno, que coagula el semen. El fluido secretado por las vesículas seminales representa alrededor de 60% del volumen del semen.

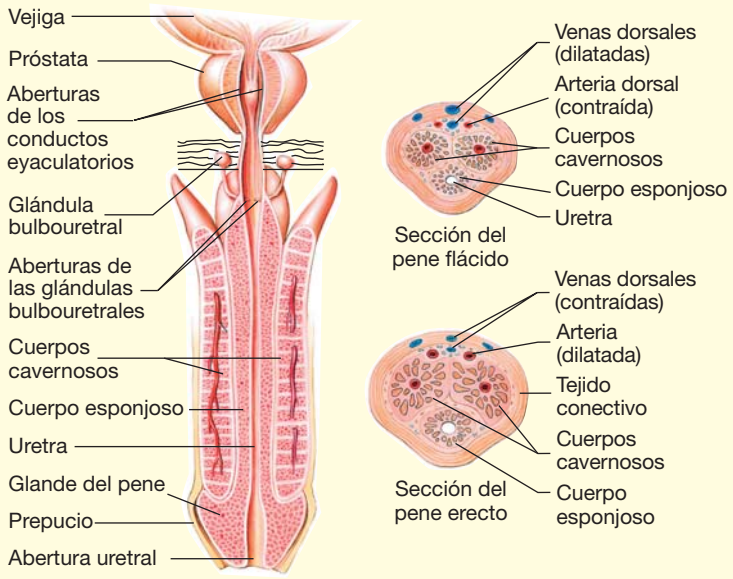
La **glándula próstata** o próstata secreta un fluido alcalino que neutraliza las secreciones ácidas de la vagina. Esto es importante porque el esperma es más activo y sobrevive más en un entorno ligeramente alcalino. La secreción de la próstata también contiene enzimas de coagulación y **antígeno prostático específico (APE)**. Las enzimas de coagulación actúan sobre el fibrinógeno proveniente de las vesículas

seminales y producen fibrina. Tal vez el lector recuerde del capítulo 44 que los hilos de fibrina forman los coágulos de sangre. En este caso, la fibrina coagula el semen. Cuando éste es eyaculado, su coagulación ayuda a mantener el esperma en el tracto reproductivo femenino mientras el pene es retirado. Luego, el coágulo es descompuesto por el antígeno prostático específico y el esperma móvil sigue su camino por el tracto reproductivo femenino hacia el óvulo.

En Estados Unidos, el cáncer de próstata es el más común en hombres y es también la causa principal de muerte por cáncer en varones. Así como con todos los tipos de cáncer, la detección temprana es importante. Pruebas de detección para el cáncer de próstata incluyen el examen rectal directo (ERD) y la prueba sanguínea de antígeno prostático específico (APE) que mide la concentración de dicho antígeno en la sangre. Altas concentraciones de APE son asociadas con cáncer o infección de la próstata, y ciertos cambios benignos en ella. Un APE alto indica la necesidad de análisis adicionales, por lo general biopsia de próstata. El cáncer de próstata puede ser tratado con cirugía, terapia hormonal o con radiación.

Durante la excitación sexual, el par de **glándulas bulbouretrales**, ubicadas cada una al lado de la uretra, liberan una secreción mucosa. Este fluido lubrica el pene, facilitando su penetración en la vagina.

Una causa fundamental de infertilidad del hombre es la producción insuficiente de espermatozoides. Cuando dicha producción es inferior a 35 millones por mililitro de semen, la fertilidad está dañada y hombres cuya cantidad de espermatozoides es inferior a 20 millones por mililitro suelen ser considerados estériles. Cuando los intentos de una pareja por gestar un niño son infructuosos, puede realizarse un análisis de conteo de espermatozoides y de su calidad en un laboratorio clínico. Algunas veces se encuentra que el semen contiene una cantidad anormal de espermatozoides o, en ocasiones, no los hay en absoluto.



(a) Sección longitudinal a través de la próstata y el pene. Observe las tres columnas paralelas de tejido eréctil, los dos cuerpos cavernosos y el cuerpo esponjoso en el pene.

(b) Secciones transversales a través de un pene flácido y erecto. Los tejidos eréctiles se congestionan con la sangre en el pene erecto.

FIGURA 50-7 Estructura interna del pene

En Estados Unidos, en la década de 1970, un hombre joven y sano promedio producía alrededor de 100 millones de espermatozoides por mililitro de semen. Hoy, la media ha bajado aproximadamente a 60 millones. Aunque se ignora la causa de este descenso, los bajos conteos de espermatozoides han sido vinculados con una variedad de factores ambientales, incluyendo el uso crónico de mariguana, abuso de alcohol y fumar tabaco. Los estudios también muestran que los fumadores tienen mayor probabilidad que los no fumadores de producir esperma anormal. La exposición a toxinas industriales y del ambiente como DDT (diclorodifeniltricloroetano) y PCB (bifenilos policlorados) puede contribuir a la producción de bajas cantidades de espermatozoides y a la esterilidad. El uso de esteroides anabólicos por atletas para acelerar el desarrollo muscular puede provocar esterilidad tanto en hombres como en mujeres (vea en el capítulo 49 *Preguntas acerca de: Esteroides anabólicos y otras hormonas de las que se abusa*).

El pene transfiere esperma a la mujer

El **pene** es un órgano copulatorio eréctil que suministra esperma al tracto reproductor femenino. Se trata de un largo eje que se agranda para formar una punta dilatada, el **glande**. Parte de la piel floja del pene se pliega y cubre la porción proximal del glande, formando un capuchón denominado **prepucio**. El prepucio es retirado durante la circuncisión, procedimiento que suele realizarse en los bebés por razones higiénicas o religiosas. Se ha documentado en estudios que la circuncisión masculina reduce de manera importante el riesgo de adquirir VIH durante las relaciones sexuales vaginales.

Bajo la piel, el pene consta de tres columnas paralelas de **tejido eréctil:** dos **cuerpos cavernosos** y un **cuerpo esponjoso** (FIGURA 50-7). El cuerpo esponjoso rodea la porción de la uretra que pasa por el pene. El tejido eréctil contiene numerosos vasos sanguíneos. Cuando el hombre está estimulado sexualmente, neuronas parasimpáticas dilatan las arterias en el pene. A medida que la sangre llena los vasos sanguíneos del tejido eréctil, el tejido se hincha. Esto comprime las venas que sacan la sangre del pene, aminorando el flujo de salida de la sangre. Así, entra más sangre al pene de la que sale, hinchando aún más el tejido eréctil con sangre. Ocurre la **erección del pene**; con la cual éste aumenta su longitud, diámetro y firmeza. Aunque el pene humano no contiene hueso, éste se halla presente en el pene de otros mamíferos, como murciélagos, roedores y algunos primates.

La disfunción eréctil, la incapacidad crónica de sostener una erección, evita las relaciones sexuales eficaces. Este trastorno común asociado con varias causas físicas y psicológicas, ahora es tratado con sildenafil (Viagra) y fármacos relacionados (Levitra, Cialis). Estos fármacos bloquean la acción de una enzima que descompone la molécula de señalización que sostiene la erección (vea en el capítulo 6 un análisis más detallado).

La testosterona tiene múltiples efectos

La **testosterona** es el **andrógeno**, u hormona masculina, más importante. Es un esteroide producido por las **células intersticiales** entre los túbulos seminíferos en los testículos. La testosterona tiene muchas fun-

ciones, empezando durante el temprano desarrollo embrionario cuando estimula la gestación de los órganos reproductores masculinos primarios (**TABLA 50-1**). Más adelante en el desarrollo, la testosterona estimula el descenso de los testículos hacia el escroto.

La **pubertad** es el período de maduración sexual durante el cual las características sexuales secundarias comienzan a desarrollarse y el individuo se vuelve capaz de reproducirse. En los hombres, la pubertad suele empezar entre los 10 y 12 años de edad y continúa hasta entre los 16 y 18. La testosterona afecta directamente el músculo y el hueso, y estimula el estirón de la adolescencia en los hombres púberes. Produce las **características sexuales primarias** masculinas: el crecimiento de los órganos reproductores y la espermatogénesis. La testosterona también estimula el desarrollo de las **características sexuales secundarias** en la pubertad, incluyendo el crecimiento del vello facial y corporal, y el incremento en la longitud y grosor de las cuerdas vocales, lo cual ocasiona que la voz se vuelva más grave. La testosterona es necesaria para el deseo sexual normal.

En algunos de sus tejidos objetivo, la testosterona se convierte en otros esteroides. Algo interesante es que en las células cerebrales la testosterona se transforma en *estradiol*, la hormona sexual femenina más importante. Las implicaciones de esta conversión aún no se comprenden.

El hipotálamo, la glándula pituitaria y los testículos regulan la reproducción masculina

A medida que lea la siguiente descripción de la acción y regulación hormonal masculina, siga los pasos en la **FIGURA 50-8**. Cuando un muchacho tiene aproximadamente 10 años de edad, el hipotálamo empieza a secretar **hormona liberadora de gonadotropina (HLGn)**. Ésta estimula a la pituitaria anterior para secretar **hormona estimulante del folículo (HSF)** y **hormona luteinizante (HL)**, denominadas *hormonas gonadotrópicas*. Tanto la HSF como la HL son glicoproteínas que usan AMP cíclico como segundo mensajero (vea el capítulo 49). La HSF estimula a las células de Sertoli para que secreten **proteína unida a los andrógenos (PUA)** y otras moléculas de señalización que son necesarias para la espermatogénesis. La HL estimula a las células intersticiales para secretar testosterona.

La HSF, la HL y la testosterona estimulan directa o indirectamente la secreción de testosterona y la espermatogénesis. Para esta última se requiere una alta concentración de testosterona en los testículos. La testosterona y la HSF estimulan a las células de Sertoli para producir PUA, que se une con la testosterona y la concentra en los túbulos. La testosterona también mantiene las características sexuales secundarias masculinas.

Las concentraciones de la hormona reproductiva son reguladas por mecanismos de retroalimentación negativa (vea la figura 50-8b). La testosterona actúa sobre el hipotálamo, disminuyendo su secreción de HLGn, lo cual disminuye la secreción de HSF y HL por la pituitaria. La testosterona también inhibe directamente el lóbulo anterior de la pituitaria al bloquear las acciones normales de la HLGn sobre la síntesis y liberación de HL.

La secreción de HSF es inhibida principalmente por la **inhibina**, una hormona peptídica secretada por las células de Sertoli. La HSF misma estimula la secreción de inhibina. La regulación endocrina de la función reproductiva es compleja y es probable que sean identificadas otras hormonas y moléculas de señalización.

La insuficiencia de testosterona da por resultado esterilidad. Si un hombre es **castrado**; es decir, si le extirpan los testículos, antes de la pubertad, se le priva de la testosterona y se vuelve un eunuco. Mantiene órganos sexuales semejantes a los de un niño y no desarrolla características sexuales secundarias. Si la castración ocurre después de la pubertad, el aumento en la secreción de hormonas masculinas por las glándulas suprarrenales ayuda a mantener la masculinidad.

Repaso

- ¿Cuáles son las funciones de los testículos?
- ¿Por cuáles estructuras debe pasar un espermatozoide en su trayecto desde un túbulo seminífero hasta que sale del cuerpo del hombre por eyaculación?
- ¿Cuál es la base fisiológica para la erección del pene?
- ¿Cuáles son las acciones de la testosterona? Proporcione una visión general de la regulación endocrina de la reproducción masculina.

50.3 REPRODUCCIÓN HUMANA: LA MUJER

OBJETIVOS DE APRENDIZAJE

5 Relacionar la estructura de cada órgano del sistema reproductor femenino con su función.

TABLA 50-1 Principales hormonas reproductoras masculinas

Glándula y hormonas endocrinas	Tejido objetivo principal	Acciones principales
Hipotálamo		
Hormona liberadora de gonadotropina (HLGn)	Pituitaria anterior	Estimula la liberación de HSF y HL
Pituitaria anterior		
Hormona estimulante del folículo (HSF)	Testículos	Estimula el desarrollo de los túbulos seminíferos; estimula la espermatogénesis
Hormona luteinizante (HL)	Testículos	Estimula a las células intersticiales para secretar testosterona
Testículos		
Testosterona	General	**Antes del nacimiento:** estimula el desarrollo de los órganos sexuales primarios y el descenso de los testículos hacia el escroto **En la pubertad:** responsable del estirón de la adolescencia; estimula el desarrollo de las estructuras reproductivas y las características sexuales secundarias **En la etapa adulta:** mantiene las características sexuales secundarias; estimula la espermatogénesis
Inhibina	Pituitaria anterior	Inhibe la secreción de HSF

PUNTO CLAVE **Las hormonas del hipotálamo, la pituitaria anterior y los testículos regulan la reproducción masculina por sistemas de retroalimentación negativa.**

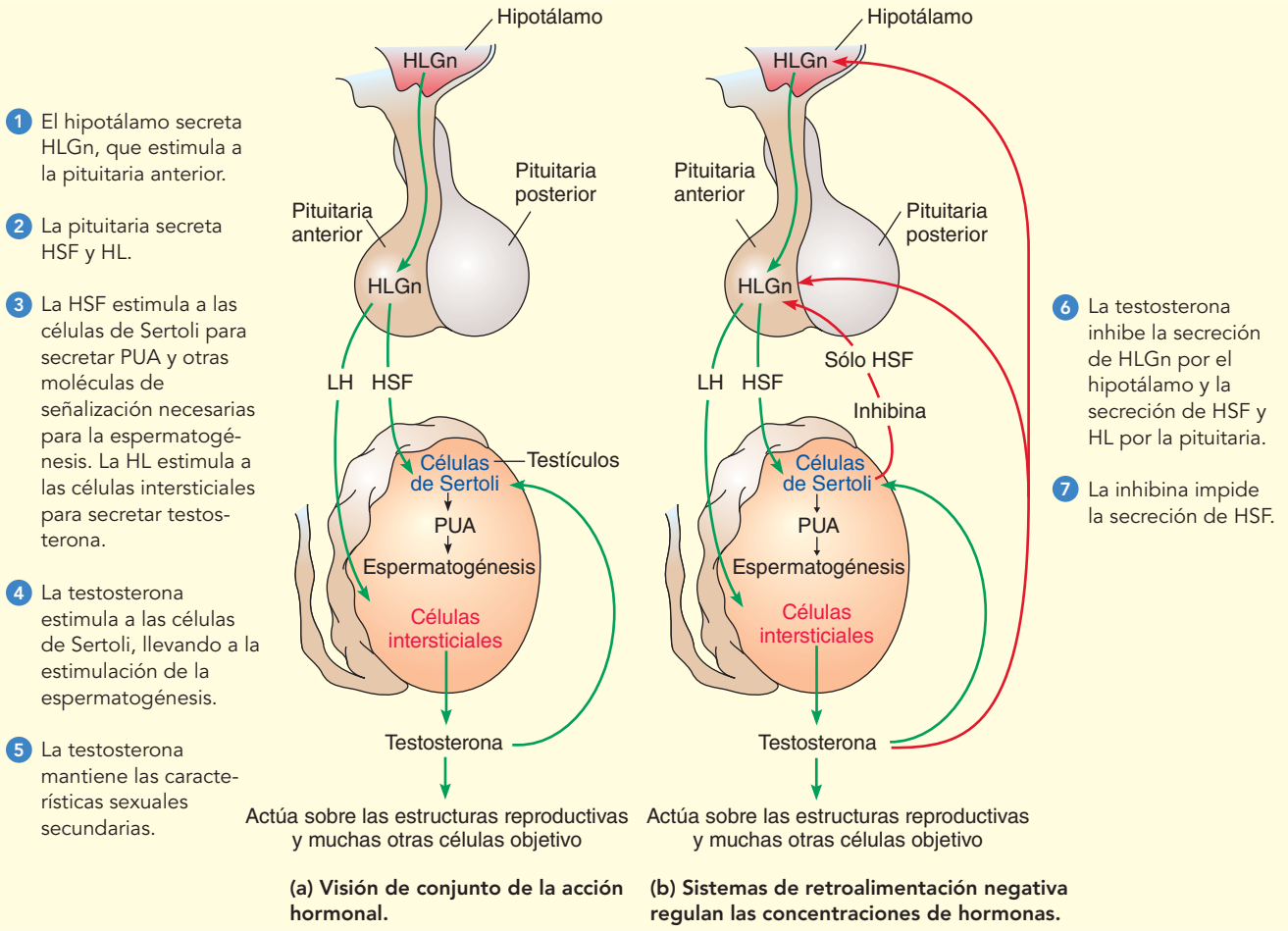


FIGURA 50-8 Regulación de la reproducción masculina

Las flechas verdes indican estimulación; las rojas, inhibición. (HLGn, hormona liberadora de gonadotropina; HSF, hormona estimulante del folículo; HL, hormona luteinizante; PUA, proteína unida a los andrógenos).

6 Seguir el desarrollo de un óvulo humano en su paso por el sistema reproductor femenino hasta que es fertilizado.

7 Describir la regulación endocrina de la reproducción en la mujer e identificar los eventos importantes del ciclo menstrual, como la ovulación y la menstruación.

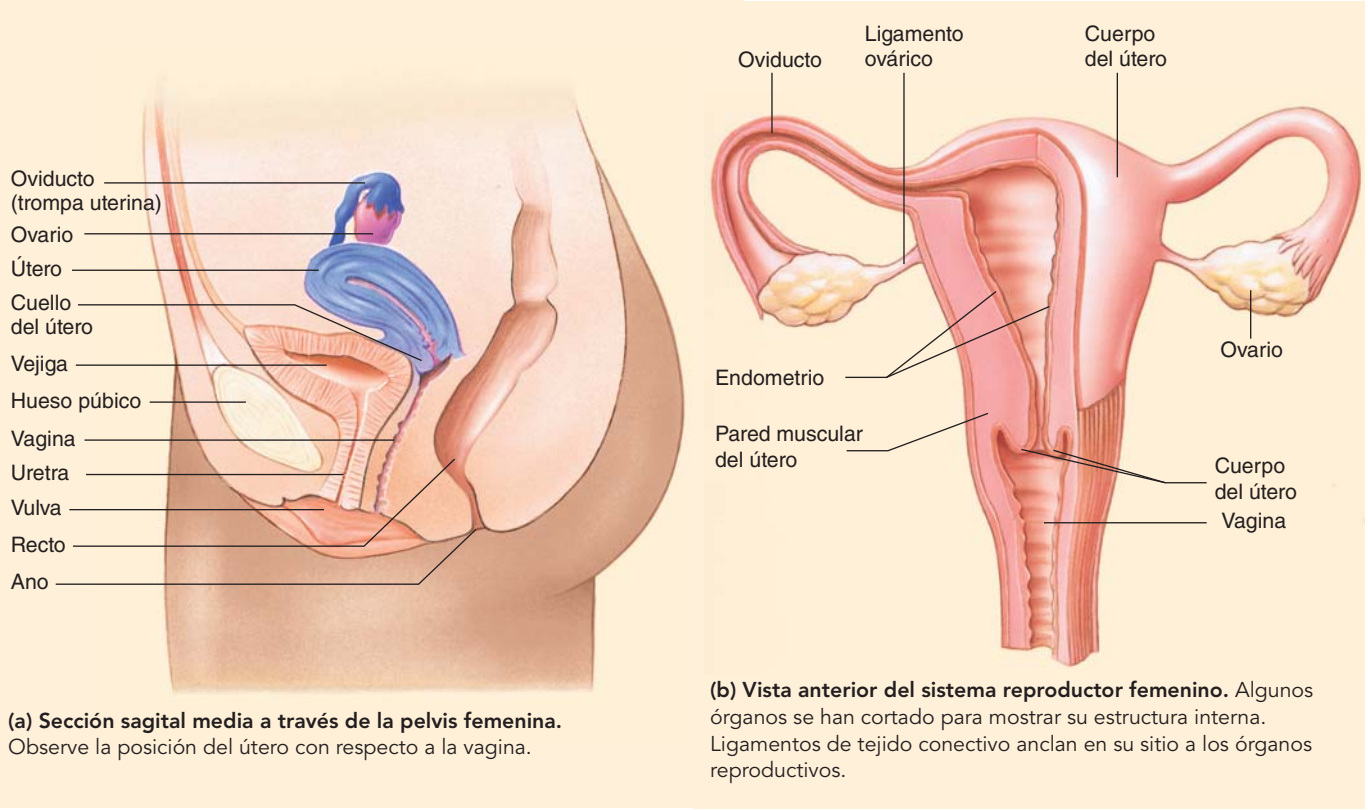
El sistema reproductor femenino produce oocitos (gametos inmaduros), recibe el pene y el esperma liberado por éste durante las relaciones sexuales, aloja y nutre el embrión durante el desarrollo prenatal, da a luz y produce leche para el bebé (lactación). Las hormonas secretadas por el hipotálamo, la glándula pituitaria y los ovarios interactúan para regular y coordinar estos procesos.

Los ovarios producen gametos y hormonas sexuales

Igual que las glándulas masculinas, las gónadas femeninas, u **ovarios**, producen tanto gametos como hormonas sexuales. Similares en tamaño y forma a grandes almendras, los ovarios se encuentran cerca de las paredes laterales de la cavidad pélvica y se mantienen en su posición por medio de varios ligamentos de tejido conectivo (**FIGURA 50-9**). En su interior, el ovario consta principalmente de tejido conectivo que contiene óvulos dispersos en varias etapas de maduración.

El proceso de producción de óvulos, denominado **oogénesis**, empieza en los ovarios. Antes del nacimiento, cientos de miles de **oogonias** están presentes en los ovarios. Todas las oogonias femeninas se forman durante el desarrollo embrionario. Después del nacimiento ya no se forman más. Durante el desarrollo prenatal, las oogonias aumentan de tamaño y se vuelven **oocitos primarios**. Para el momento del nacimiento, están en la profase de la primera división meiótica. En esta etapa, entran en una fase de reposo que dura toda la infancia y la vida adulta.

Un oocito primario y las **células granulosas** que lo rodean forman un **folículo** (**FIGURA 50-10**). Las células granulosas están conectadas por uniones estrechas que forman una barrera protectora alrededor del oocito. Con el inicio de la pubertad, unos cuantos folículos comienzan a madurar cada mes en respuesta a la HSF secretada por la glándula pituitaria anterior. A medida que el folículo crece, las células granulosas



(a) Sección sagital media a través de la pelvis femenina. Observe la posición del útero con respecto a la vagina.

(b) Vista anterior del sistema reproductor femenino. Algunos órganos se han cortado para mostrar su estructura interna. Ligamentos de tejido conectivo anclan en su sitio a los órganos reproductivos.

FIGURA 50-9 ***Animada*** **Sistema reproductor femenino**

proliferan, formando varias capas. Las células de tejido conectivo que rodean las células granulosas se diferencian para formar una capa de **células de la teca**.

A medida que el folículo madura, el oocito primario completa su primera división meiótica. Las dos células haploides producidas difieren en tamaño (**FIGURA 50-11**). La más pequeña, el primer **cuerpo polar**, puede dividirse más tarde, formando dos cuerpos polares, que terminan por desintegrarse. La célula más grande, el **oocito secundario**, procede a la segunda división meiótica pero permanece en la fase II hasta su fertilización. Cuando la meiosis continúa, la segunda división meiótica origina un solo óvulo y un segundo cuerpo polar. Los cuerpos polares son pequeños y aparentemente disponen de cromosomas innecesarios con una cantidad mínima de citoplasma. La secuencia es como sigue:

oogonia (diploide) ⟶ oocito primario (diploide) ⟶ oocito secundario + primer cuerpo polar (ambos haploides) ⟶ (después de la fertilización) óvulo + segundo cuerpo polar (ambos haploides)

Recuerde que en el hombre, cada espermatocito primario da origen a cuatro células espermáticas funcionales. Por el contrario, cada oocito primario genera un solo óvulo.

Cuando un oocito se desarrolla, se separa de sus células foliculares circundantes por una capa de glicoproteínas denominada **zona pelúcida**. A medida que el folículo se desarrolla, las células foliculares secretan fluido que se colecta en la cavidad (espacio) entra ellas (vea la figura 50-10). Las células foliculares también secretan **estrógenos**, hormonas sexuales femeninas. El estrógeno principal es el **estradiol** (vea la figura 49-2b). Por lo general, sólo un folículo madura por completo cada mes. Varios otros pueden desarrollarse durante un tiempo y luego se deterioran por apoptosis.

Conforme el oocito madura, se aproxima más a la superficie del ovario y termina por verse como una protuberancia llena de líquido sobre la superficie del ovario. Las células foliculares secretan enzimas proteolíticas que descomponen una pequeña área de la pared del ovario. Durante la **ovulación**, el oocito secundario se proyecta a través de la pared del ovario hacia la cavidad pélvica. La porción del folículo que permanece en el ovario se convierte en el **cuerpo lúteo**, una glándula endocrina temporal que secreta estrógeno y **progesterona**.

Los oviductos transportan al oocito secundario

Casi inmediatamente después de la ovulación, el oocito secundario es barrido hacia la abertura en forma de embudo del **oviducto**, también conocido como **tubo uterino** o *trompa de Falopio*. Células epiteliales ciliadas que revisten el oviducto barren el oocito hacia el oviducto y lo mueven hacia el útero. La fertilización ocurre dentro del oviducto. En caso de que no ocurra la fertilización, el oocito secundario se degenera ahí.

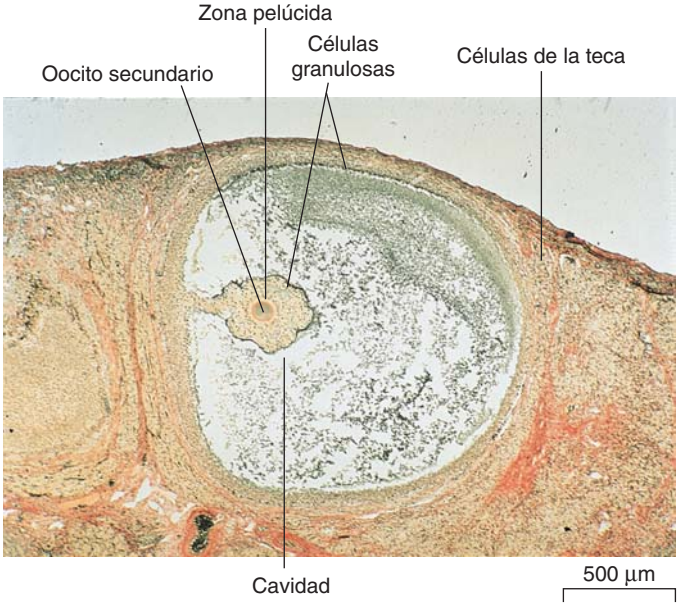
Las cicatrices de los oviductos (por ejemplo, por *enfermedad inflamatoria pélvica*, provocada por una enfermedad de transmisión sexual) pueden bloquear las trompas de modo que el óvulo fertilizado no pueda pasar hacia el útero. Las mujeres que tienen bloqueados los oviductos pueden ser infértiles. Algunas veces la contracción parcial del oviducto resulta en *embarazo de trompa*. El embrión no puede avanzar hacia el útero y empieza a desarrollarse en la pared del oviducto. Debido a que los oviductos no están adaptados para soportar la carga de un embrión en desarrollo, tanto el oviducto como el embrión que contiene deben retirarse quirúrgicamente antes de generar una hernia y poner en peligro la vida de la mujer.

El útero incuba el embrión

Los oviductos se abren hacia las esquinas superiores del **útero** en forma de pera (vea la figura 50-9b). Casi del tamaño de un puño, el útero (o matriz) ocupa una posición central en la cavidad pélvica. Tiene paredes gruesas de músculo liso y un revestimiento epitelial, el **endometrio**, que aumenta de tamaño cada mes en preparación de un posible embarazo. Hasta 15% de las mujeres (más de cinco millones de mujeres en Estados Unidos) padecen **endometriosis**, un trastorno doloroso en el que fragmentos del endometrio migran a otras áreas, como los oviductos u ovarios. Lo mismo que la enfermedad pélvica inflamatoria, la endometriosis provoca cicatrices que pueden ocasionar infertilidad.

Si un oocito secundario es fertilizado, el minúsculo embrión entra en el útero y se implanta en el endometrio. A medida que crece y se desarrolla, es mantenido por nutrientes y oxígeno suministrados por los vasos sanguíneos maternos circundantes. Si la fertilización no ocurre durante el ciclo mensual, el endometrio se desprende y es descargado en el proceso conocido como **menstruación**.

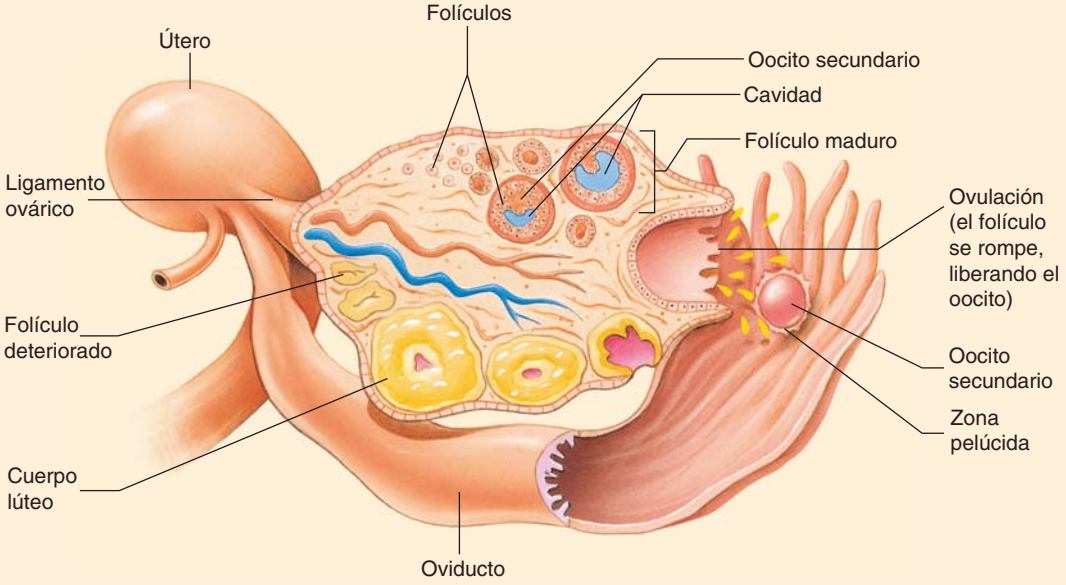
La parte inferior del útero, denominada **cuello del útero**, se extiende ligeramente hacia la vagina. El cáncer cervical es el segundo tipo de cáncer más común en el mundo. Casi todos los casos de cáncer cervical están relacionados con el virus del papiloma humano (VPH). La detección del cáncer cervical suele ser posible mediante la prueba de Papanicolaou, en el que unas cuantas células son raspadas del cuello del útero durante un examen ginecológico regular y estudiadas al microscopio. Cuando se detecta cáncer cervical en una etapa temprana, hay bastantes posibilidades de que la paciente pueda sanar.



(a) Micrografía con microscopio óptico de un folículo en desarrollo. El oocito secundario está rodeado por la zona pelúcida (una capa de glicoproteínas) y por las células granulosas. Las células de tejido conectivo que rodean las células granulosas forman una capa de células de la teca.

La vagina recibe esperma

La **vagina** es un conducto muscular elástico, que se extiende desde el útero hacia el exterior del cuerpo. La abertura vaginal se localiza en la *región perineal* entre la abertura de la uretra (en posición anterior) y la abertura del ano (en posición posterior). La vagina sirve como receptáculo del esperma durante las relaciones sexuales y como parte del canal del parto (vea la figura 50-9).



(b) Folículos en el ovario. Éste es un diagrama compuesto; todas estas etapas de desarrollo no se presentan al mismo tiempo.

FIGURA 50-10 ***Animada*** **Desarrollo del folículo en el ovario**

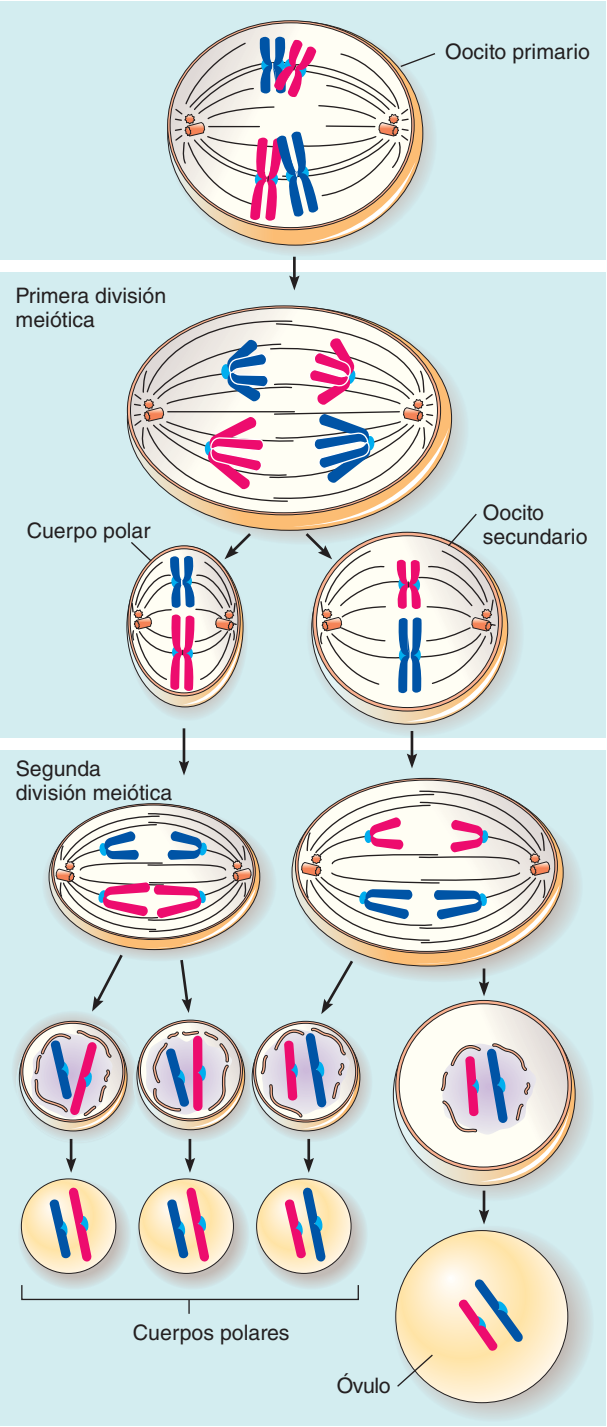


FIGURA 50-11 **Oogénesis**

Antes del nacimiento, las oogonias (*no se muestran*) se dividen muchas veces por mitosis. Algunas oogonias se diferencian para convertirse en oocitos primarios que experimentan meiosis. Sólo un óvulo funcional es producido a partir de cada oocito primario. Las otras células producidas son cuerpos polares que se degeneran. El primer cuerpo polar algunas veces se divide como se muestra pero a menudo simplemente se deteriora. La segunda división meiótica es completada después de la fertilización. Observe en este ejemplo que en el oocito primario hay presentes cuatro cromosomas (2*n*) y que la meiosis produce el número haploide (*n*), dos cromosomas, en los cuerpos polares, el oocito secundario y el óvulo maduro.

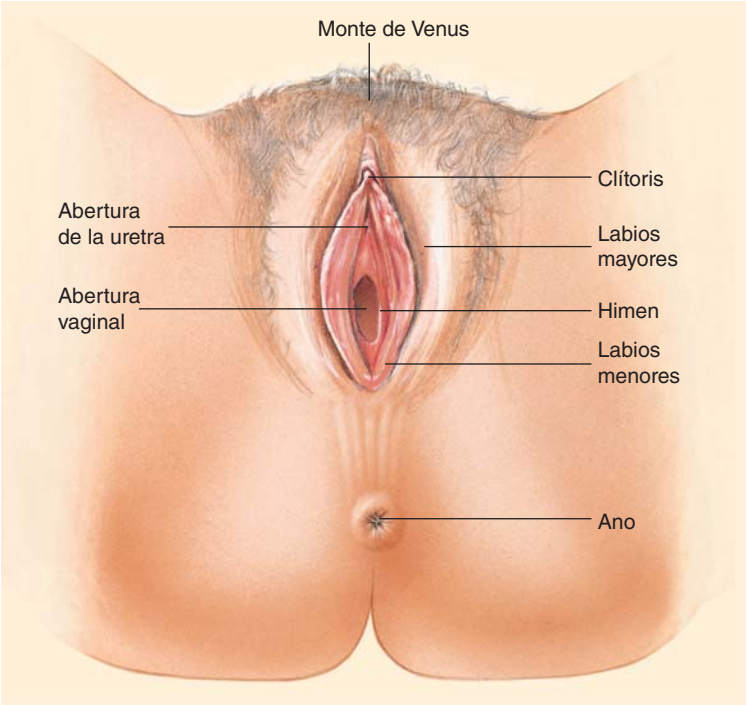


FIGURA 50-12 **Estructuras genitales femeninas externas**

En conjunto, las estructuras mostradas (excluyendo el ano) se conocen como la vulva.

La vulva son estructuras genitales externas

Los genitales externos femeninos, conocidos en su conjunto como la **vulva**, incluyen varias estructuras. Pliegues semejantes a labios, los **labios menores**, rodean las aberturas vaginal y uretral (**FIGURA 50-12**). El área encerrada por los labios menores es el **vestíbulo** de la vagina. Las glándulas vestibulares secretan un moco lubricante dentro del vestíbulo. El **himen** es un delgado aro de tejido que forma una frontera alrededor de la entrada de la vagina.

En posición anterior, los labios menores se unen para formar el prepucio del **clítoris**, una pequeña estructura eréctil comparable con el glande del pene masculino. Así como el pene, el clítoris contiene tejido eréctil que se hincha y endurece con la sangre durante la excitación sexual. Abundante en terminaciones nerviosas, el clítoris es en extremo sensible al tacto, la presión y la temperatura, y sirve como centro de sensación sexual en la mujer.

Externos a los delicados labios menores están los **labios mayores** más gruesos. El **monte de Venus** es el montículo de tejido graso justo arriba del clítoris en la unión de los muslos y el torso. En la pubertad, el monte de Venus y los labios mayores se cubren con vello púbico grueso.

Los pechos funcionan en la lactación

Cada pecho consta aproximadamente de 15 a 20 lóbulos de tejido glandular. La cantidad de tejido adiposo alrededor de estos lóbulos determina el tamaño de los pechos y explica su suavidad. Células glandulares están dispuestas en grupos semejantes a racimos de uvas denominados **alveolos** (**FIGURA 50-13**). Conductos desde cada grupo se unen para formar un solo conducto desde cada lóbulo, produciendo entre 15 y 20 aberturas diminutas sobre la superficie de cada pezón. Los pechos son el sitio más común de cáncer en las mujeres, excepto por la piel (vea *Preguntas acerca de: Cáncer de mama*).

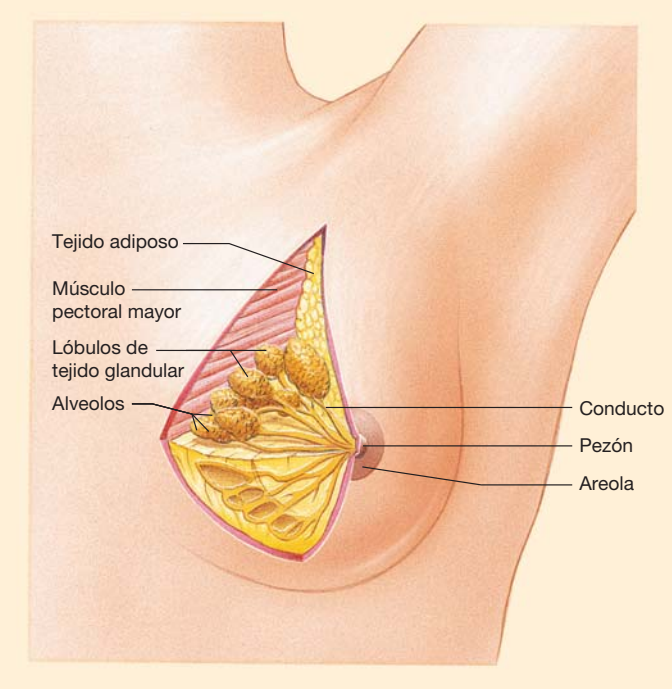


FIGURA 50-13 Estructura del pecho de una mujer madura
El pecho contiene lóbulos de tejido glandular. Este tejido está formado por alvéolos, grupos de células glandulares.

La **lactación** es la producción de leche para alimentar al bebé. Durante el embarazo, altas concentraciones de las hormonas reproductivas femeninas, estrógeno y progesterona, estimulan a los pechos para aumentar su tamaño. Durante los primeros días después del nacimiento del bebé, las glándulas mamarias producen un fluido denominado *calostro*, que contiene proteínas y anticuerpos, aunque poca grasa. Cuando el bebé chupa, la hormona **prolactina**, secretada por la pituitaria anterior, estimula la producción de leche. Amamantar también estimula a la pituitaria posterior para liberar **oxitocina**. Esta hormona estimula la expulsión de leche de los alveolos hacia los conductos.

La alimentación con el pecho promueve la recuperación del útero porque la oxitocina liberada durante la lactación estimula al útero para contraerse al tamaño que tenía antes del embarazo. Asimismo, la lactación ofrece ventajas para el bebé. Promueve el vínculo entre la madre y el hijo, y proporciona leche a la medida de las necesidades del bebé. La leche materna contiene una variedad de células inmunológicas (células B, células T, neutrófilos y macrófagos), así como anticuerpos. Como resultado, los bebés alimentados con leche materna tienen menor incidencia de diarrea, infecciones de los oídos y respiratorias e ingresos al hospital que los niños alimentados con leche de fórmula.

El hipotálamo, la glándula pituitaria y los ovarios regulan la reproducción femenina

Así como en el hombre, la regulación de la reproducción femenina implica muchas hormonas y otras moléculas de señalización. En el hombre, la concentración de hormonas sexuales es mantenida en un intervalo estrecho. Por el contrario, la concentración de hormonas sexuales femeninas cambia notablemente durante el transcurso de cada ciclo mensual.

TABLA 50-2 Principales hormonas reproductivas femeninas

Glándula y hormonas endocrinas	Tejido objetivo principal	Acciones principales
Hipotálamo		
Hormona liberadora de gonadotropina (HLGn)	Pituitaria anterior	Estimula la liberación de HSF y HL
Pituitaria anterior		
Hormona estimulante del folículo (HSF)	Ovario	Estimula el desarrollo de los folículos y la secreción de estrógeno
Hormona luteinizante (HL)	Ovario	Estimula la ovulación y el desarrollo del cuerpo lúteo
Prolactina	Pecho	Estimula la producción de leche (luego de que el pecho ha sido preparado por el estrógeno y la progesterona)
Pituitaria posterior		
Oxitocina	Útero	Estimula la contracción y la liberación de prostaglandina
	Glándulas mamarias	Estimula la expulsión de leche hacia los conductos
Ovarios		
Estrógeno (estradiol)	General	Estimula el crecimiento de los órganos sexuales en la pubertad y el desarrollo de las características sexuales secundarias
	Estructuras reproductivas	Induce la maduración; estimula la preparación mensual del endometrio para el embarazo; hace más delgado y alcalino el moco cervical
Progesterona	Útero	Completa la preparación del endometrio para el embarazo
Inhibina	Pituitaria anterior	Inhibe la secreción de HSF

En la **TABLA 50-2** se enumeran las acciones de las principales hormonas reproductivas femeninas.

Así como la testosterona en el hombre, los *estrógenos* son responsables del crecimiento de los órganos sexuales en la pubertad, del crecimiento del cuerpo y del desarrollo de las características sexuales secundarias. En la mujer, éstas incluyen el desarrollo de los pechos, el ensanchamiento de la pelvis y el desarrollo y distribución característicos de los músculos y grasa responsables de la forma del cuerpo femenino. En las mujeres, la *pubertad* suele empezar entre los 10 y 12 años de edad y continúa hasta entre los 14 y 16.

Las hormonas del hipotálamo, la pituitaria anterior y los ovarios regulan el **ciclo menstrual**, la secuencia mensual de eventos que preparan al cuerpo para un posible embarazo. (El término *ciclo menstrual* algunas veces se usa en un sentido más restringido para referirse a los cambios que ocurren en el útero; aquí se le usa para incluir los ciclos ovárico y uterino). El ciclo menstrual se presenta cada mes desde la pubertad hasta la *menopausia*, que ocurre aproximadamente a los 50 años de edad.

Preguntas acerca de

CÁNCER DE MAMA

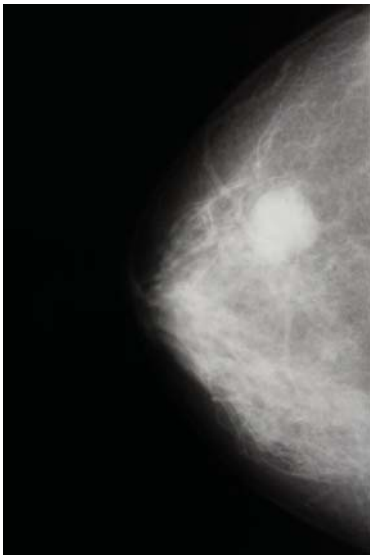
¿Cuán común es el cáncer de mama? Según la American Cancer Society, el cáncer de mama es el más común entre las mujeres, aparte del cáncer de piel. Es una de las causas principales de muerte por cáncer en las mujeres, sólo después del cáncer de pulmón. Cada año se diagnostican casi 200,000 nuevos casos de cáncer de mama invasivo sólo en Estados Unidos. Algunos factores de riesgo para el cáncer de mama incluyen el sobrepeso (especialmente después de la menopausia), el uso de alcohol (más de dos tragos al día) y la falta de ejercicio. Algunos estudios muestran que fumar también es un factor de riesgo.

Las mujeres con una historia familiar de cáncer de mama están en mayor riesgo. Se estima que 10% de los casos de cáncer de mama son familiares y alrededor de la mitad de estas pacientes tienen mutaciones en un gen supresor de cáncer, el *BRCA1* o el *BRCA2*. Cuando el producto proteínico *normal* del gen *BRCA1* es fosforilado por una proteína quinasa específica, interactúa con el producto proteínico normal del gen *BRCA2* y otros compuestos para reparar el daño al ADN. Las mujeres con una historia familiar de cáncer de mama (o de ovarios) deben buscar asesoría genética y considerar someterse a pruebas genéticas. Para quienes el resultado es positivo, ahora hay fármacos comerciales que disminuyen el riesgo de cáncer. Algunas mujeres escogen la cirugía preventiva.

Aproximadamente 50% de los casos de cáncer de mama empiezan en el cuadrante superior externo del seno. A medida que un tumor maligno crece, puede adherirse al tejido profundo de la pared torácica. Algunas veces se extiende hacia la piel, provocando hoyuelos. Por último, el cáncer se extiende al sistema linfático. Alrededor de dos tercios de los casos de cáncer de mama presentan metástasis (dispersión) hacia los nodos linfáticos para la época en que son diagnosticados por primera vez. Cuando el diagnóstico y el tratamiento comienzan temprano, 86% de las pacientes sobreviven durante 5 años y 65% sobreviven durante 20 años o más. Las pacientes sin tratamiento tienen una tasa de supervivencia de sólo 20%.

Los métodos comunes para el tratamiento del cáncer de mama incluyen la mastectomía (extirpación quirúrgica del seno), quimioterapia y tratamiento de radiación. La lumpectomía (extirpación quirúrgica sólo de la parte afectada del seno) en conjunción con tratamiento de radiación parece ser tan eficaz como la mastectomía en algunos casos. La *quimioterapia* es un tratamiento con fármacos que mata las células cancerosas. La quimioterapia a menudo se administra después de una intervención quirúrgica para matar cualquier célula cancerosa que hubiera podido desprenderse del tumor principal y escapado a la extirpación quirúrgica. Incluso en las primeras etapas del cáncer puede ocurrir *metástasis*; las células cancerosas pueden alejarse del tumor principal y establecer nuevos tumores en otras partes del cuerpo.

La *terapia dirigida* implica el uso de fármacos más recientes especialmente dirigidos a ciertos cambios en las células cancerosas. La terapia dirigida a menudo se usa junto con quimioterapia. Por ejemplo, en alrededor una de cada cinco personas con cáncer de mama, la HER2, una proteína que promueve el crecimiento, está presente en cantidades anormalmente grandes sobre la superficie de las células cancerosas. Las células cancerosas con HER2 se dispersan de manera más agresiva que otras del mismo tipo sin HER2. Un anticuerpo monoclonal denominado Herceptina ayuda a hacer más lento el crecimiento de estas células. La Herceptina también podría estimular al sistema inmunológico para destruir de manera más eficaz el cáncer. Ahora se dispone también de anticuerpos monoclonales dirigidos a los nuevos vasos sanguíneos que abastecen a los tumores.



© Doctor Kan/Dreamstime

Mamograma que muestra la zona del cáncer de mama. El cáncer se ve como una masa densa (*azul*) en este mamograma coloreado. El tejido fibroso sano (*lavanda*) sostiene las estructuras glandulares.

Aproximadamente dos tercios de los cánceres de mama tienen receptores de estrógeno o progesterona. El crecimiento de este tipo de cáncer es mejorado por la circulación de estrógenos y progesterona. La extirpación de los ovarios de las pacientes con estos tumores alivia los síntomas y puede ocasionar la remisión de la enfermedad durante meses e inclusive años. Se han desarrollado fármacos (por ejemplo tamoxifeno e inhibidores de la aromatasa) que se contraponen a la acción de los receptores de estrógeno.

Según la American Cancer Society, cuando el cáncer de mama está confinado al seno, la tasa de supervivencia de 5 años es casi de 100%. Puesto que la detección temprana del cáncer de mama incrementa bastante las posibilidades de cura y sobrevivencia, la autoexaminación y la detección son importantes. La American Cancer Society recomienda que las mujeres entre 20 y 39 años de edad deben someterse a un examen clínico de mama realizado por un profesional por lo menos cada tres años. Después de los 40 años de edad, las mujeres deben practicarse un examen anual de mama por parte de un profesional de la salud. Las mujeres de 40 años de edad o más deben realizarse un mamograma al año. La *mamografía*, un estudio radiológico del tejido suave de seno, es útil para la detección de lesiones muy pequeñas que pudieran no ser identificadas por exámenes rutinarios. En la mamografía, las lesiones aparecen en una placa de rayos X como áreas de densidad incrementada (vea la figura).

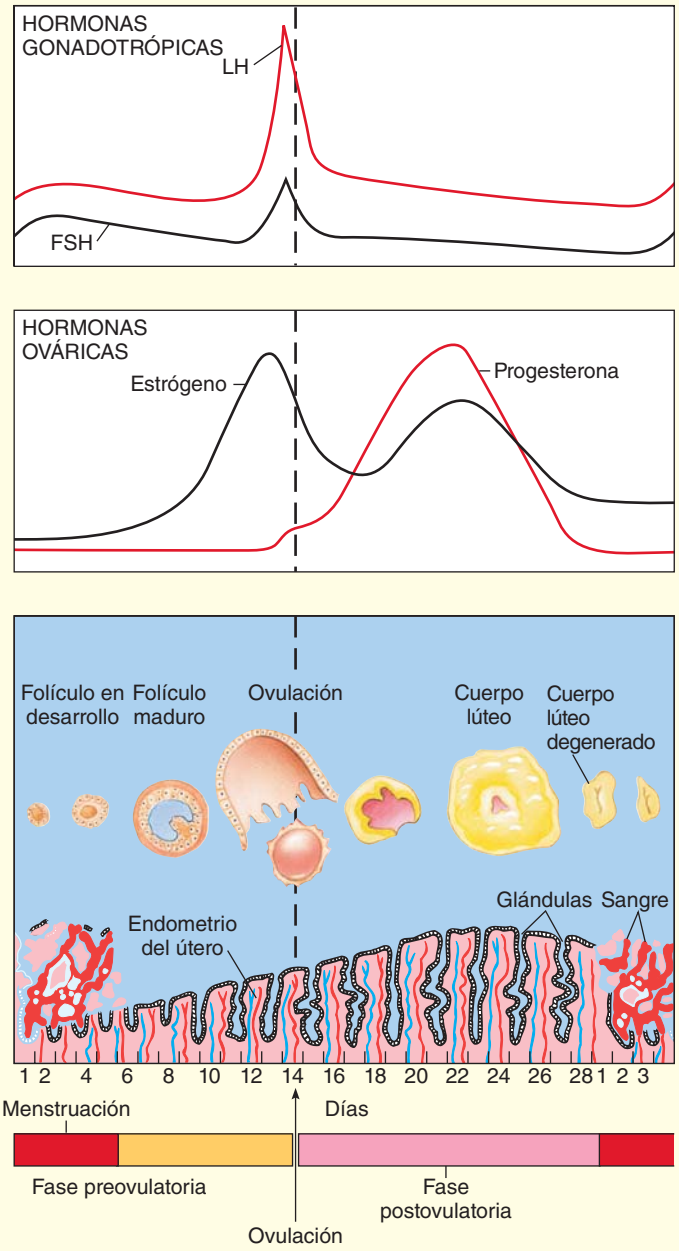
Aunque hay grandes variaciones, un ciclo menstrual típico dura 28 días (**FIGURA 50-14**).

Las dos primeras semanas del ciclo menstrual constituyen la **fase preovulatoria**. La ovulación ocurre alrededor del decimocuarto día del ciclo. Las semanas tercera y cuarta del ciclo menstrual son la **fase postovulatoria**. A medida que lea la siguiente descripción del ciclo menstrual, siga los pasos ilustrados en la **FIGURA 50-15**.

La fase preovulatoria comprende las dos primeras semanas del ciclo

Los primeros cinco días de la fase preovulatoria se conocen como *fase menstrual*. De hecho, el primer día del ciclo menstrual está marcado por la aparición de la *menstruación*, la descarga mensual de sangre y tejido del endometrio a través de la vagina. Durante la primera parte de la fase preovulatoria, el hipotálamo libera *hormona liberadora de gonadotropina*

PUNTO CLAVE **Las hormonas gonadotrópicas y las hormonas ováricas regulan la secuencia mensual de eventos que tienen lugar dentro del ovario y el útero.**



(a) Concentración de hormonas gonadotrópicas pituitarias. Observe que las concentraciones de HSF y de HL alcanzan un pico justo antes de la ovulación (*línea punteada*).

(b) Concentración de hormonas ováricas. La concentración de estrógeno alcanza un pico durante la fase preovulatoria tardía. La progesterona, secretada principalmente por el cuerpo lúteo, alcanza su concentración máxima durante la fase postovulatoria.

(c) Ciclos ovárico y uterino. Las concentraciones de hormonas se correlacionan con cambios que ocurren en los ovarios y el útero. Si ocurre fertilización, el cuerpo lúteo continúa secretando estrógeno y progesterona, y no ocurre la menstruación.

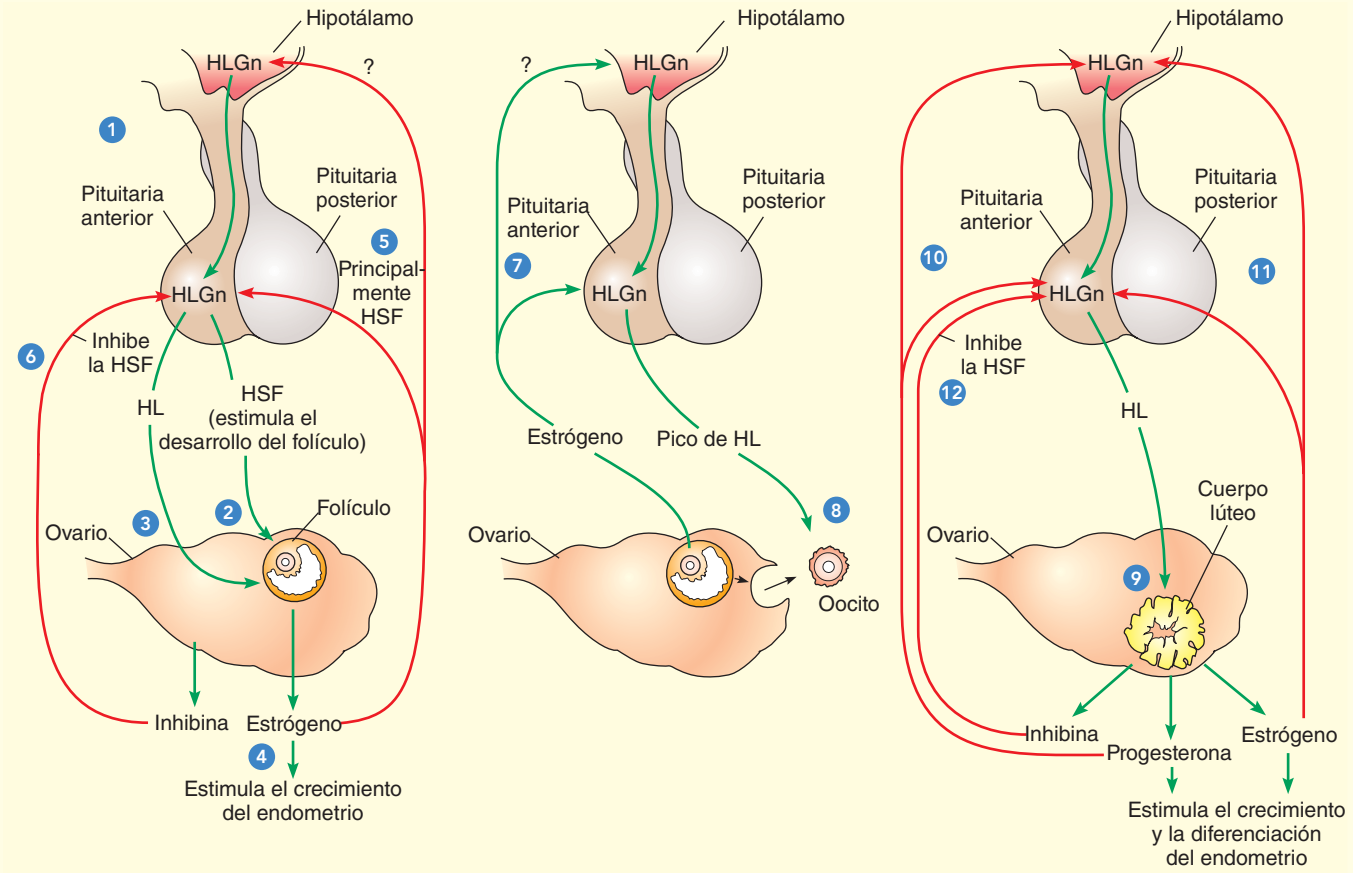
FIGURA 50-14 ***Animada*** **Regulación endocrina del ciclo menstrual**

Cuando no ocurre la fertilización, el ciclo menstrual se repite aproximadamente cada 28 días. Observe los cambios en las concentraciones de hormona durante el ciclo menstrual. (HSF, hormona estimulante del folículo; HL, hormona luteinizante).

(*HLGn*). Ésta estimula a la pituitaria anterior para liberar hormonas gonadotrópicas: *hormona estimulante del folículo* (*HSF*) y *hormona luteinizante* (*HL*). Las hormonas HLGn, HSF y HL son las mismas que ayudan a regular la reproducción en el hombre.

La fase preovulatoria también se conoce como *fase folicular*, porque durante este período la HSF estimula a unos cuantos folículos para empezar su desarrollo. La HSF también estimula a las células granulosas del folículo para que se multipliquen y produzcan estrógeno. Algo del estrógeno se difunde hacia la sangre, pero la hormona también posee una acción *autocrina* sobre las células granulosas que la producen y un efecto *paracrino* sobre las células granulosas próximas (vea en el capítulo 49 más detalles acerca granulosas autocrina y paracrina). La cantidad de estrógeno secretada por las células granulosas es mejorada por la acción de la HL sobre las células de la teca. La HL estimula la proliferación de las células de la teca y su producción de andrógenos, los cuales se difunden hacia las células granulosas donde se convierten en estrógeno. El estró-

PUNTO CLAVE **El hipotálamo, la pituitaria anterior y el ovario secretan hormonas que regulan el ciclo menstrual por medio de sistemas de retroalimentación.**



(a) Fase preovulatoria.

1. El hipotálamo libera HLGn
2. La HSF estimula el desarrollo del folículo
3. La HL estimula indirectamente la producción de estrógeno
4. El estrógeno estimula el engrosamiento del endometrio
5. El estrógeno tiene un efecto de retroalimentación negativa sobre la pituitaria y el hipotálamo.
6. La inhibina impide la secreción de HSF por parte de la pituitaria.

(b) Fase preovulatoria tardía.

7. Una elevada concentración de estrógeno posee un efecto de retroalimentación positiva sobre la pituitaria y el hipotálamo.
8. Un pico de HL estimula la ovulación.

(c) Fase postovulatoria.

9. La HL estimula el desarrollo del cuerpo lúteo.
10. Una elevada concentración de progesterona inhibe fuertemente al hipotálamo y la pituitaria anterior. Disminuye la secreción de HSF y HL.
11. El estrógeno tiene un efecto de retroalimentación negativa sobre el hipotálamo y la pituitaria anterior.
12. La inhibina impide la secreción de HSF por la pituitaria.

FIGURA 50-15 Mecanismos de retroalimentación en la regulación endocrina de la reproducción femenina
Las flechas verdes indican estimulación; las rojas, inhibición. (HLGn, hormona liberadora de gonadotropina; HSF, hormona estimulante del folículo; HL, hormona luteinizante).

geno estimula el crecimiento del endometrio, que empieza a engrosarse y a desarrollar nuevos vasos y glándulas sanguíneos.

En términos generales, después de la primera semana del ciclo menstrual, sólo un folículo continúa desarrollándose. Sus células granulosas se vuelven sensibles a la HL y también a la HSF. Este folículo dominante ahora secreta suficiente estrógeno para provocar un incremento en la concentración de estrógeno en la sangre. *Aunque aún sigue a una concentración relativamente baja,* el estrógeno inhibe la secreción de HSF de la pituitaria y también puede actuar sobre el hipotálamo, disminuyendo la secreción de HLGn. Además, las células granulosa secretan *inhibina,* una hormona que inhibe principalmente la secreción de HSF. Como resultado de estas señales de retroalimentación negativa, la concentración de HSF disminuye.

A medida que su concentración en la sangre alcanza un pico durante la fase preovulatoria tardía, el estrógeno señala a la pituitaria anterior que secrete HL. Éste es un mecanismo de retroalimentación positiva. El pico

de HL secretada a la mitad del ciclo menstrual estimula la maduración final del folículo. El pico de HL también estimula la *ovulación*, la expulsión del oocito secundario del ovario. Las células granulosas del folículo disminuyen su producción de estrógeno, resultando en un decremento temporal en la concentración de estrógeno.

El cuerpo lúteo se desarrolla durante la fase postovulatoria

La fase postovulatoria, también denominada *fase lútea*, empieza después de la ovulación. La HL estimula el desarrollo del cuerpo lúteo, que secreta una gran cantidad de progesterona y estrógeno, así como de inhibina. Estas hormonas estimulan al útero para que prosiga su preparación hacia el embarazo. La progesterona estimula glándulas diminutas en el endometrio para que secreten un fluido rico en nutrientes.

Durante la fase postovulatoria, la elevada concentración de progesterona en la sangre, junto con el estrógeno, inhibe la secreción de HLGn, HSF y HL. Se cree que la progesterona actúa principalmente sobre el hipotálamo. La inhibina actúa sobre la pituitaria para inhibir aún más la secreción de HSF. Como resultado de estos sistemas de retroalimentación negativa, las concentraciones de HSF y HL son bajas durante la fase postovulatoria y no se desarrollan folículos nuevos.

En caso de que el oocito secundario no sea fertilizado, el cuerpo lúteo comienza a degenerarse al cabo de aproximadamente ocho días. Aunque el mecanismo responsable de la degeneración del cuerpo lúteo todavía no se comprende a plenitud, un factor puede ser la disminución de HL. Además, el cuerpo lúteo puede volverse menos sensible a la HL.

Cuando el cuerpo lúteo deja de secretar progesterona y estrógeno, la concentración de estas hormonas en la sangre desciende notoriamente. Como resultado, pequeñas arterias en el endometrio se contraen, reduciendo el suministro de oxígeno. La menstruación, que señala el inicio de un nuevo ciclo, empieza cuando las células mueren y los vasos sanguíneos dañados se rompen y sangran. Las concentraciones de estrógeno y progesterona ahora son demasiado bajas para inhibir la pituitaria anterior, de modo que la secreción de HSF y HL crece de nuevo.

El ciclo menstrual se detiene en la menopausia

Alrededor de los 51 años de edad, la mujer entra en la **menopausia,** un período en que ya no se producen óvulos y la mujer se vuelve infértil. Aparentemente, un cambio en el hipotálamo dispara la menopausia. Aunque se producen hormonas gonadotrópicas, los ovarios se vuelven menos sensibles a éstas y los oocitos en los ovarios empiezan a degenerarse. Los ovarios secretan menos estrógeno y progesterona, y el ciclo menstrual se vuelve irregular y termina por detenerse.

Las mujeres en la menopausia algunas veces experimentan una sensación de calor ("bochornos"), quizá debido a una regulación menos estable del flujo de sangre a través de los vasos sanguíneos en la piel. Los incrementos periódicos de sangre caliente por estos vasos sanguíneos pueden provocar la sensación de bochorno. Otros cambios fisiológicos asociados con la menopausia incluyen sudores nocturnos, cambios en el estado de ánimo y aumento de peso. Aunque su uso es controvertido, la terapia de sustitución de hormonas con estrógeno y progesterona alivia muchos de los síntomas de la menopausia.

En contraste con los humanos, las hembras de otras especies mantienen su capacidad de reproducirse a lo largo de toda su existencia. No experimentan menopausia. Los investigadores han sugerido que el período postmenopáusico infértil permite que las mujeres mayores ayuden a sus hijas con los nietos, aumentando su tasa de supervivencia. Esta práctica ayuda a asegurar que los genes de las mujeres más ancianas sean transmitidos a las generaciones futuras.

La mayoría de los mamíferos tienen ciclo estral

Sólo los humanos y algunos otros primates tienen ciclos menstruales. La mayoría de los otros mamíferos tienen **ciclos estrales**. Aunque sus órganos y hormonas reproductivos suelen ser semejantes, hay algunas diferencias importantes. En los animales con ciclos estrales, el útero reabsorbe el revestimiento engrosado del endometrio en caso de no ocurrir concepción. Como acaba de aprender, en animales con ciclo menstrual, el endometrio es expulsado durante la menstruación.

Las hembras animales con ciclos estrales están sexualmente receptivas ("en celo") sólo durante la fase **estral** del ciclo. La frecuencia y duración de la fase estral varía. En las perras, la fase estral suele ocurrir dos veces al año y dura entre 4 y 13 días. En las hembras de los roedores, el estro ocurre cada 4 o 5 días. En las gatas, los ciclos pueden ocurrir aproximadamente cada 3 semanas y la fase estral promedia 7 días. La etapa de reposo del ciclo es prolongada en otoño y a principios del invierno. (¿Por qué este hecho podría ser ventajoso?) Los animales con ciclos estrales suelen mostrar cambios fisiológicos y psicológicos que señalan su preparación sexual a las parejas potenciales.

Repaso

- ¿En qué se diferencia la oogénesis de la espermatogénesis? ¿Por qué se producen tantos espermatozoides en el hombre y tan pocos óvulos en la mujer?
- ¿Cuál es la función del cuerpo lúteo? ¿Cuál es el destino del cuerpo lúteo cuando el óvulo no es fertilizado?
- ¿Cuáles son las acciones específicas de la HSF y la HL en la hembra? ¿Y de los estrógenos? ¿Y de la progesterona?

50.4 FERTILIZACIÓN, EMBARAZO Y NACIMIENTO

OBJETIVO DE APRENDIZAJE

8 Describir el proceso de fertilización humana y resumir las acciones de las hormonas que regulan el embarazo y el nacimiento.

Las hormonas desempeñan papeles cruciales en la preparación del cuerpo para la fertilización y el embarazo. Estas moléculas de señalización también son críticas para iniciar el proceso de nacimiento.

La fertilización es la unión del espermatozoide y el huevo

Juntos, la **fertilización** y el establecimiento consecuente del embarazo se conocen como concepción. Después de la eyaculación hacia al tracto reproductivo femenino, los espermatozoides suelen permanecer vivos y preservar su capacidad de fertilizar el óvulo durante alrededor de 48 horas. Sin embargo, los espermatozoides pueden sobrevivir hasta 5 días en el tracto reproductivo femenino. El óvulo permanece fértil por entre 12 y 24 horas después de la ovulación. En consecuencia, en un ciclo menstrual muy regular de 28 días, las relaciones sexuales a la mitad de este ciclo tienen bastantes probabilidades de resultar en fertilización. Sin embargo, muchas mujeres no tienen ciclos menstruales regulares y una variedad de factores pueden provocar un ciclo irregular incluso en mujeres que suelen ser constantes.

Cuando las condiciones en la vagina y en el cuello del útero son favorables, los espermatozoides comienzan a llegar al sitio de fertilización

Preguntas acerca de

NUEVOS ORÍGENES

¿Cuáles son algunos beneficios de la tecnología reproductiva? Aproximadamente cinco millones de parejas en Estados Unidos padecen infertilidad, la incapacidad de lograr la concepción a pesar de no usar ningún anticonceptivo por lo menos durante un año. Alrededor de 30% de los casos implican factores tanto masculinos como femeninos. La infertilidad masculina algunas veces está asociada con una baja cantidad de espermatozoides. Entre las causas comunes de infertilidad femenina están la falta de ovulación, la producción de huevos infértiles (común en las mujeres mayores) y cicatrices en el oviducto (a menudo ocasionadas por enfermedad pélvica inflamatoria). Las mujeres con oviductos bloqueados suelen ovular e incubar un embrión normalmente aunque requieren asistencia clínica para llevar el joven embrión al útero.

En Estados Unidos, más de tres millones de parejas infértiles consultan a profesionales de la salud cada año. Algunas reciben ayuda con tratamiento convencional; por ejemplo, con terapia hormonal que regula la ovulación o con medicamentos para la fertilidad. Pero más de 40,000 parejas necesitan ayuda clínica más complicada. Acuden a técnicas reproductivas asistidas de alta tecnología que han sido desarrolladas mediante investigación sobre la reproducción y embriones humanos. Por ahora estas técnicas son costosas y su tasa de éxito es baja, inferior a un tercio.

El procedimiento reproductivo asistido más común es la **inseminación artificial**, en la que se usa un catéter para inyectar esperma directamente hacia el cuello del útero. La transferencia hacia el útero se denomina **inseminación intrauterina** (**IUI** por sus siglas en inglés). Anualmente se practican más de 600,000 inseminaciones intrauterinas con una tasa de éxito aproximada de 10%. Si un hombre es infértil debido a la baja producción de esperma, éste puede ser concentrado o, de manera alternativa, es posible usar el de un donante. Aunque el esperma del donante suele permanecer anónimo para los padres biológicos potenciales, sus calificaciones genéticas son revisadas por médicos.

Con una **fertilización in vitro** (**FIV**), una mujer toma un medicamento para la fertilidad que induce la ovulación de varios huevos. Los huevos son recuperados mediante aspiración con aguja a través de la vagina y son colocados en un disco con esperma, la fertilización se lleva a cabo in vitro (fuera del cuerpo de la paciente). Los embriones son cultivados durante tres días y luego revisados para detectar anomalías cromosómicas o genéticas. Los que están sanos son transferidos hacia el útero a través de la vagina. La inseminación in vitro se practicó por primera vez en Inglaterra en 1978 para ayudar a una pareja que había intentado infructuosamente tener un hijo durante varios años. Desde esa época, miles de "bebés de probeta" han sido concebidos de esta manera y nacido de mujeres previamente infértiles. La tasa de éxito de la fertilización in vitro es superior a 30%; las mujeres menores de 35 años tienen la tasa más alta de embarazo, la cual declina con la edad.

En la **transferencia intratubárica de gametos** (**GIFT** por sus siglas en inglés), un laparoscopio (un instrumento de fibra óptica) se usa para guiar la transferencia de huevos y esperma hacia el oviducto de una mujer por medio de una pequeña incisión en el abdomen. Cada año se realizan más de 4000 de estos procedimientos costosos con una tasa de éxito aproximada de 28%. En la **transferencia intratubárica de cigotos** (**ZIFT** por sus siglas en inglés), los óvulos son fertilizados en el laboratorio y se usa un laparoscopio para guiar la transferencia de los cigotos resultantes hacia el oviducto. En estos procedimientos es posible usar los propios óvulos de la mujer. Sin embargo, si ella no produce huevos fértiles, pueden obtenerse de una donante (**donación de oocitos**).

Otro procedimiento nuevo es la **madre sustituta**. Un embrión es extirpado de la madre natural e implantado en otra mujer. La madre adoptiva puede acoger el embrión en desarrollo hasta su nacimiento o temporalmente hasta que es implantado de nuevo en la madre original o en una sustituta. Esta técnica ha demostrado ser útil para los criadores de animales. Por ejemplo, los embriones de ovejas de concurso pueden implantarse temporalmente en conejas para su fácil traslado aéreo y su posterior implante en una oveja anfitriona, quizá de menor calidad. La madre sustituta permite que un animal con rasgos genéticos superiores produzca más descendencia de lo que sería posible de manera natural. Este procedimiento también se usa para incrementar las poblaciones de ciertas especies en peligro (vea la figura).

Ya hay tecnología para congelar los gametos o embriones de muchas especies, incluso humanos, y luego trasplantarlos a sus donantes o madres anfitrionas. El congelamiento de huevos puede ser una estrategia eficaz para mujeres con cáncer que siguen un tratamiento de quimioterapia o para jóvenes mujeres que aún no están listas para ser madres pero desean preservar huevos jóvenes con menor riesgo de tener anomalías cromosómicas. Estos huevos pueden implantarse más adelante.

Cortesía de Betsy Dresser

Bongo recién nacido con su madre sustituta, un elan. Cuando era un joven embrión, el bongo fue trasplantado en el útero del elan, donde se implantó y desarrolló. Los bongos son una especie rara y elusiva que habita los bosques densos en África. Los elan, que son más grandes y comunes, habitan en áreas abiertas.

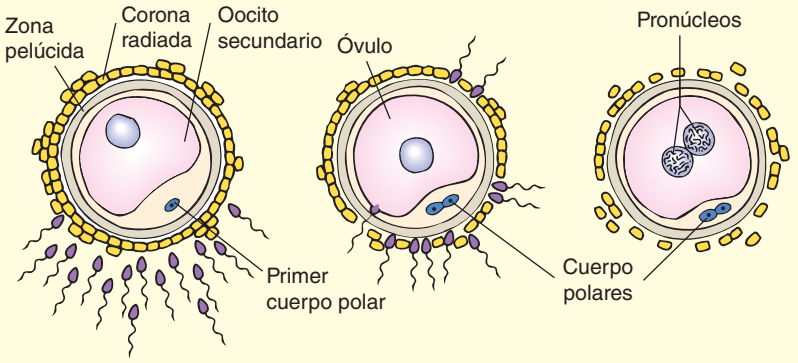
en el oviducto superior menos de 30 minutos después de la eyaculación. En el instante de la ovulación, cuando la concentración de estrógeno es alta, el moco cervical tiene una consistencia delgada que permite el paso del esperma de la vagina hacia el útero. Durante el resto del ciclo menstrual, el moco cervical es demasiado grueso y pegajoso para la penetración de los espermatozoides.

Una vez que los espermatozoides entran en el útero, contracciones de la pared muscular uterina ayudan a transportarlos. Cuando llegan al oviducto, contracciones del músculo liso en la pared del oviducto ayudan a los espermatozoides a desplazarse hacia el huevo. Las contracciones uterina y del oviducto son inducidas por la elevada concentración de estrógeno presente justo antes de la ovulación. Las prostaglandinas en el semen contribuyen a la contracción de este músculo. La motilidad propia de los espermatozoides es importante, especialmente para acercarse y fertilizar el oocito secundario. También, se cree que el oocito secundario libera un compuesto que atrae a los espermatozoides.

Cuando un espermatozoide encuentra un huevo, en su acrosoma se desarrollan aberturas, exponiendo enzimas que digieren un camino a través de la zona pelúcida que rodea al oocito secundario. Tan pronto como un espermatozoide penetra en el oocito secundario, ocurren cambios que impiden la entrada de otro. Cuando el espermatozoide fertilizador entra, suele perder su flagelo (**FIGURA 50-16**). El ingreso del espermatozoide estimula al oocito secundario para completar su segunda división meiótica. Luego, la cabeza del espermatozoide haploide se hincha para formar el **pronúcleo masculino** y se une con el **pronúcleo femenino** para formar el núcleo diploide del cigoto. El proceso de fertilización se describe con mayor detalle en el capítulo 51 (vea también *Preguntas acerca de: Nuevos orígenes*).

Si sólo un espermatozoide es necesario para fertilizar un oocito secundario, ¿por qué son eyaculados casi 200 millones? Muchos mueren como resultado de un pH desfavorable o al ser fagocitados por glóbulos blancos y macrófagos en el tracto femenino. Sólo unos cuantos cientos tienen éxito para llegar al oviducto correcto y alcanzar la vecindad del oocito secundario. Además, las enzimas liberadas por los acrosomas de muchos espermatozoides son necesarias para vencer las barreras que rodean al oocito secundario.

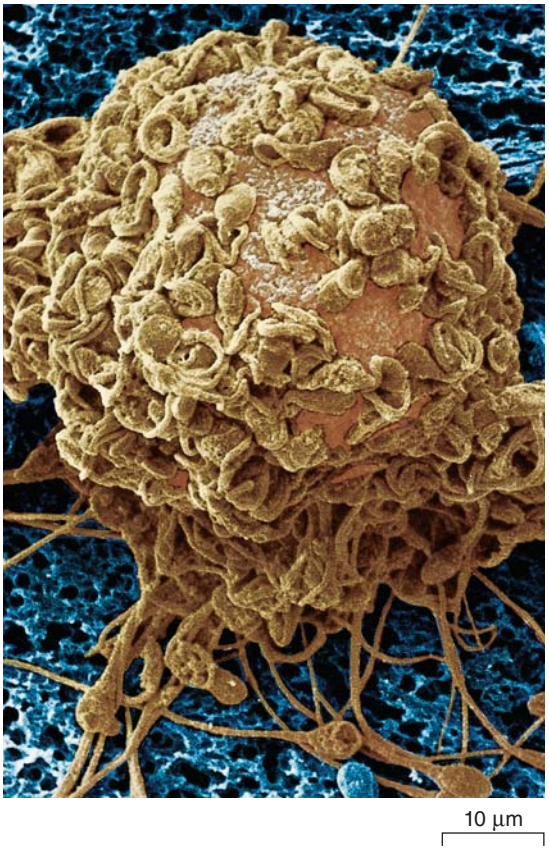
Si el oocito secundario es fertilizado, se inicia el desarrollo mientras el embrión aún se encuentra en el oviducto. Después de tres o cuatro días, la concentración de progesterona es suficientemente alta para inducir cambios que permiten que el oviducto mueva el embrión hacia el útero. El embrión es desplazado por contracciones musculares y por los cilios que revisten el oviducto. Para cuando entra en el útero, ha ocurrido una escisión y el embrión consta de una bola de aproximadamente 32 células. Después de flotar con libertad en el útero durante otros tres o cuatro días, el embrión (que se ha desarrollado en un *blastocito*), empieza a implantarse en el grueso endometrio. La implantación ocurre alrededor del séptimo día después de la fertilización (**FIGURA 50-17**). (Vea en el capítulo 51 el análisis del desarrollo).



(a) El espermatozoide libera una enzima que ayuda a dispersar la capa de células del folículo (corona radiada) que rodean al oocito secundario.

(b) Después que la célula espermática entra, el oocito secundario completa su segunda división meiótica, produciendo un óvulo y un cuerpo polar.

(c) Los pronúcleos del espermatozoide y el óvulo se unen, produciendo un cigoto con el número diploide de cromosomas.



David Scharf/Peter Arnold, Inc.

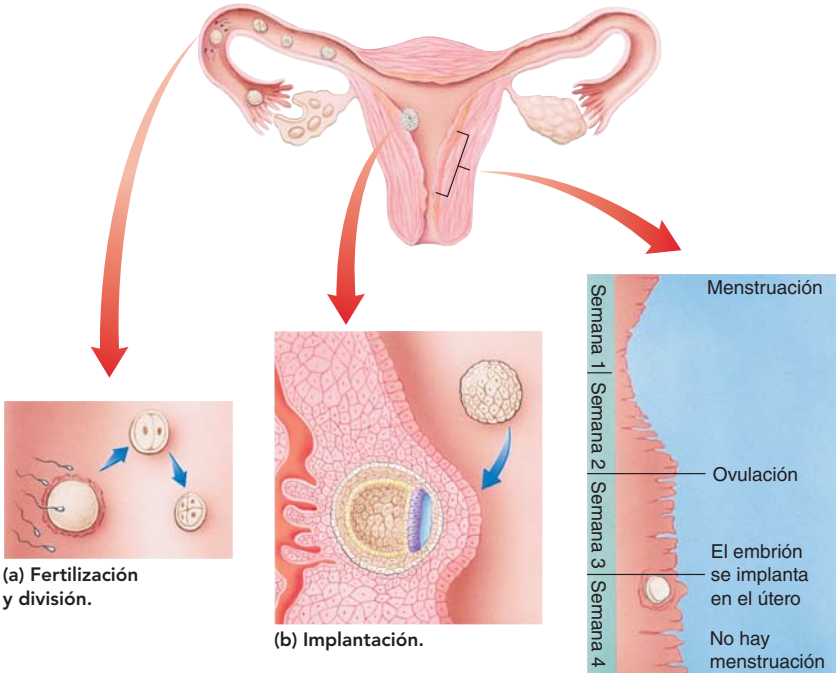
(d) Micrografía MEB mejorada con color de células espermáticas humanas rodeando un óvulo de prueba. El esperma está siendo probado en cuanto a viabilidad.

FIGURA 50-16 ***Animada*** **Fertilización**

Las hormonas son necesarias para mantener el embarazo

El estrógeno y la progesterona son necesarios para mantener las condiciones requeridas para el embarazo. El estrógeno estimula el desarrollo de la pared uterina, incluyendo el músculo necesario para expulsar al feto durante el parto. La progesterona inhibe las contracciones uterinas de modo que el feto no sea expulsado demasiado pronto. Debido a que estas hormonas también inhiben la HSF y la HL, no se desarrollan nuevos folículos y el ciclo menstrual se detiene durante el embarazo.

Las membranas que se desarrollan alrededor del embrión secretan **gonadotropina coriónica humana** (**GCh**), una hormona peptídica que envía señales al cuerpo lúteo de la madre para que continúe funcionando. (La presencia de GCH en la orina o la sangre se usa como una prueba temprana de embarazo). La concentración de estrógeno y progesterona



(a) Fertilización y división.

(b) Implantación.

(c) Cambios en el endometrio.

FIGURA 50-17 Eventos que siguen a la fertilización

Los ciclos ovárico y uterino son interrumpidos cuando ocurre el embarazo. El cuerpo lúteo no se degenera y la menstruación no se presenta. En lugar de ello, la pared del útero se engruesa todavía más, permitiendo que el embrión se implante y desarrolle en su interior. (La división es la primera serie de particiones por mitosis que convierten el cigoto en un embrión multicelular).

permanece alta en todo el embarazo. Durante los dos primeros meses, el cuerpo lúteo secreta casi todo el estrógeno y la progesterona necesarios para mantener el embarazo. Durante este tiempo, las membranas que rodean al embrión, junto con el tejido uterino, forman la **placenta**, el órgano de intercambio entre la madre y el embrión en desarrollo. Para la décima semana de embarazo, la secreción de GCh disminuye y el cuerpo lúteo comienza a deteriorarse. La placenta asume el control y secreta grandes cantidades de estrógeno y progesterona.

El proceso de nacimiento depende de un sistema de retroalimentación positiva

La duración de un embarazo humano normal es de aproximadamente 38 semanas, a partir del día de fertilización, o alrededor de 40 semanas desde el primer día del último ciclo menstrual. Los mecanismos que terminan el embarazo e inician el proceso de nacimiento, denominados **parto**, dependen de varias hormonas. Altos niveles de estrógeno secretado por la placenta incrementan bastante el número de receptores de oxitocina en la pared del útero. Como resultado, el útero se vuelve aproximadamente cien veces más sensible a la oxitocina, la hormona que estimula las contracciones. (Participan otras hormonas, pero el análisis de su papel rebasa el alcance de este capítulo).

Al final del embarazo, el estiramiento del músculo uterino por el crecimiento del feto en combinación con los efectos de un aumento en la concentración de estrógeno y oxitocina produce intensas contracciones uterinas. Una larga serie de contracciones involuntarias del útero se experimentan como **trabajo de parto**. El verdadero trabajo de parto empieza cuando ocurren las contracciones uterinas en un patrón frecuente y regular que provoca que el cuello del útero cambie en preparación para el parto.

El parto puede dividirse en tres etapas. Durante la primera, que suele durar entre 8 y 10 horas, las contracciones el útero mueven el feto hacia el cuello del útero, provocando que éste se *dilate* (se abra) hasta un diámetro máximo de 10 cm. El cuello del útero se vuelve *borroso*; es decir, se adelgaza de modo que la cabeza del feto puede pasar por ahí. Durante la primera etapa del parto, el amnios (la membrana que forma una bolsa llena de fluido alrededor del embrión o feto) suele romperse y liberar aproximadamente un litro de líquido amniótico que fluye a través de la vagina.

Durante el proceso de parto opera un ciclo de retroalimentación positiva. A medida que la cabeza del bebé empuja contra el cuello del útero, un acto reflejo hace que el útero se contraiga. La contracción fuerza de nuevo la cabeza contra el cuello del útero, lo cual resulta en otra contracción, y el ciclo de retroalimentación positiva se repite una y otra vez hasta que el bebé desciende por el cuello del útero.

Durante la segunda etapa, que en condiciones normales suele durar entre 20 minutos y una hora, el feto pasa por el cuello del útero y la vagina, y nace (**FIGURA 50-18**). Con cada contracción uterina, la mujer puja, de modo que el feto es expulsado por las fuerzas combinadas de las contracciones del útero y de los músculos abdominales.

Al nacer, el bebé sigue unido a la placenta por el cordón umbilical. Las contracciones del útero empujan mucha de la sangre fetal de la placenta hacia el bebé. El cordón es atado y cortado, separando el bebé de la madre. (El muñón del cordón se seca gradualmente hasta que no queda sino la cicatriz, el **ombligo**).

Durante la tercera etapa del parto, que puede durar de 5 a 30 minutos después del nacimiento, la placenta y las membranas fetales se desprenden del revestimiento del útero por medio de otra serie de contracciones y son expulsadas. (El proceso se conoce como **expulsión de la placenta**). En esta etapa se les denomina colectivamente **placenta** a los tejidos que son expulsados de la vagina una vez que el bebé ha nacido.

Durante el parto, el obstetra puede administrar oxitocina para incrementar las contracciones del útero o puede ayudar en el parto con fórceps especiales o una aspiradora. En algunas mujeres, la abertura entre los huesos pélvicos es demasiado pequeña para permitir el paso del bebé por la vía vaginal. En esta situación, el obstetra lleva a cabo una sección **cesárea**, un procedimiento quirúrgico en el que el bebé nace a través de una incisión hecha en las paredes abdominales y uterinas. Una sección cesárea también puede efectuarse si la posición del bebé impide el parto normal o si existen señales de sufrimiento fetal.

Repaso

- Si sólo se requiere un espermatozoide para fertilizar un huevo, ¿por qué se liberan tantos?
- ¿Cuál es la función de la GCh?
- ¿Cuáles son las acciones del estrógeno y la progesterona para mantener el embarazo?
- ¿Cuál es el papel del estrógeno para iniciar el proceso de parto? ¿Y de la oxitocina?

Cortesía de Dan Atchinson

(a) La madre puja fuerte con sus músculos abdominales, ayudando a empujar al bebé hacia afuera. Cuando la cabeza aparece por completo, el médico o la partera la toma con delicadeza y guía la entrada del bebé hacia el mundo exterior.

Cortesía de Dan Atchinson

(b) Una vez que la cabeza ha emergido, el resto del cuerpo suele salir fácilmente. El médico aspira suavemente la boca y la faringe para limpiar la vía respiratoria superior de fluido amniótico, moco o sangre. Es en este instante que el recién nacido respira por primera vez.

Cortesía de Dan Atchinson

(c) El bebé, todavía unido a la placenta mediante el cordón umbilical, es presentado a su madre.

Cortesía de Dan Atchinson

(d) Durante la tercera etapa del parto, el alumbramiento, la placenta es expulsada.

FIGURA 50-18 El proceso de parto

Las contracciones uterinas durante el parto expulsan el feto del útero. En aproximadamente el 95% de todos los nacimientos humanos, el bebé desciende a través del cuello uterino y de la vagina en la posición cabeza abajo.

50.5 RESPUESTA SEXUAL HUMANA

OBJETIVO DE APRENDIZAJE

9 Describir los cambios fisiológicos que se llevan a cabo durante la respuesta sexual humana.

Durante las **relaciones sexuales**, también denominadas *coito* o *copulación*, el macho deposita semen en el extremo superior de la vagina. Las complejas estructuras de los sistemas reproductivos masculino y femenino, así como los procesos fisiológicos, endocrinos y psicológicos asociados con la actividad sexual, son adaptaciones que promueven la fertilización del oocito secundario y el desarrollo del embrión resultante.

La estimulación sexual resulta en dos respuestas fisiológicas básicas: (1) vasocongestión, la concentración de sangre en las estructuras reproductivas, así como en otras áreas determinadas del cuerpo y (2) aumento en la tensión muscular. La respuesta sexual incluye cuatro fases: excitación sexual, meseta, orgasmo y resolución. El *deseo* de tener actividad sexual puede estar motivado por fantasías o pensamientos sexuales. Esta anticipación puede conducir a excitación sexual (física) y a una sensación de placer sexual.

Fisiológicamente, la **fase de excitación sexual** implica la vasocongestión y un aumento en la tensión muscular. La erección del pene es la primera respuesta masculina a la excitación sexual. El pene debe estar erecto para penetrar en la vagina y funcionar en el coito. En la mujer, la vasocongestión ocurre en la vagina, el clítoris y en los senos, y el epitelio vaginal secreta un lubricante espeso. La lubricación vaginal es la primera respuesta femenina a la estimulación sexual efectiva. Durante la fase de excitación, la vagina crece y se expande en preparación para recibir el pene.

Si la estimulación erótica continúa, la excitación sexual alcanza la **fase de meseta**. La vasocongestión y la tensión muscular aumentan notoriamente. En ambos sexos, el ritmo cardiaco, la presión arterial y la tasa de respiración crecen. La relación sexual suele iniciarse durante la fase de meseta. El pene crea fricción a medida que se mueve hacia dentro y fuera de la vagina, en acciones denominadas empujes pélvicos. Las sensaciones físicas resultantes de esta fricción y la experiencia fisiológica de la intimidad emocional conducen al **orgasmo**, el intenso placer físico que es el clímax de la excitación sexual. En la mujer, la estimulación del clítoris aumenta la excitación sexual que lleva al orgasmo.

Aunque sólo dura unos cuantos segundos, el orgasmo es la fase de máxima tensión sexual y su liberación. En ambos sexos, el orgasmo está marcado por contracciones rítmicas de los músculos del suelo pélvico y las estructuras reproductivas. Estas contracciones musculares continúan en intervalos aproximados de 0.8 segundos durante varios segundos. Después de las primeras contracciones, su intensidad disminuye, y se vuelven menos regulares y frecuentes.

El ritmo cardiaco y la respiración aumentan a más del doble y la presión arterial se incrementa de manera notable, justo antes del orgasmo y durante éste. En todo el cuerpo ocurren contracciones musculoesqueléticas. En el hombre, el orgasmo está marcado por la *eyaculación* de semen desde el pene. Al orgasmo femenino no lo acompaña la eyaculación de fluidos. El orgasmo es seguido por la **fase de resolución,** un estado de bienestar durante el cual el cuerpo es restituido a su estado de no estimulación.

Repaso

- ¿Qué cambios fisiológicos ocurren durante el ciclo de respuesta sexual?

50.6 MÉTODOS ANTICONCEPTIVOS Y ABORTO

OBJETIVO DE APRENDIZAJE

10 Comparar los modos de acción, eficacia, ventajas y desventajas de los métodos anticonceptivos analizados, incluyendo la esterilización y los anticonceptivos de emergencia; distinguir entre abortos espontáneos e inducidos.

En todo el mundo ocurren alrededor de 180 millones de embarazos al año, lo cual resulta en aproximadamente 100 millones de nacimientos cada año. Los expertos en estudios de población estiman que alrededor de la cuarta parte de estos nacimientos no son planeados. Se estima que cada año se realizan 41 millones de abortos inducidos. Aunque la mayoría de las parejas en el mundo estaría de acuerdo en que es mejor tener hijos por decisión propia que por causas fortuitas, la mayoría no dispone de anticonceptivos. (Más de 100 millones de mujeres casadas en países en desarrollo tienen una necesidad no cumplida de anticonceptivos).

En Estados Unidos, casi la mitad de todos los embarazos son no planeados. El embarazo de adolescentes constituye un grave problema. Más de 700,000 adolescentes se embarazan cada año en Estados Unidos, y más de 400,000 dan a luz. Miles de estas muchachas tienen 14 años de edad o menos. La mayoría de los partos de estas jóvenes son no intencionales. Las adolescentes a menudo carecen de medios para protegerse de embarazos no deseados.

Existen muchos métodos anticonceptivos disponibles

Cuando una mujer heterosexual activa fértil no usa ninguna forma de anticonceptivo, sus posibilidades de quedar embarazada durante el transcurso de un año son alrededor de 90%. Cualquier método para separar de manera deliberada las relaciones sexuales de la reproducción es un **anticonceptivo** (literalmente "contra la concepción").

Desde tiempos remotos los humanos han buscado métodos eficaces para impedir la fertilización y el embarazo. Por supuesto, se pueden evitar al abstenerse de las relaciones sexuales. Algunas parejas evitan tener relaciones sexuales alrededor del período en que ocurre la ovulación. La abstinencia cíclica temporal se denomina **método del ritmo** o **planeación familiar natural**. Debido a que es difícil determinar cuándo ocurre la ovulación, dicho método tiene una elevada tasa de fracaso (alrededor de 25%).

Los científicos continúan produciendo una variedad de anticonceptivos con un alto porcentaje de confiabilidad. Algunos de los métodos anticonceptivos más comunes se describen en los siguientes párrafos y en la **TABLA 50-3** (vea también la **FIGURA 50-19**). Anticonceptivos orales, dispositivos intrauterinos (DIU) y esterilización femenina representan aproximadamente dos tercios de todas las anticoncepciones practicadas en todo el mundo.

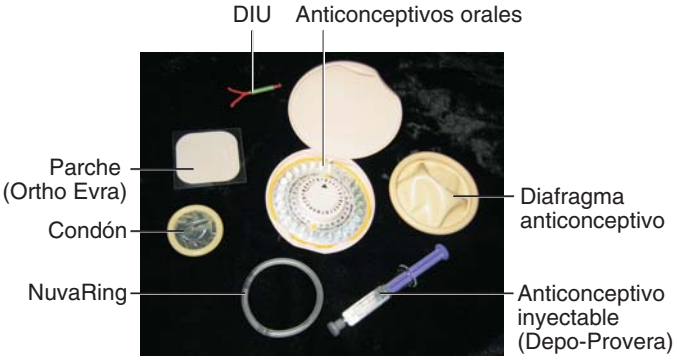
La mayoría de las hormonas anticonceptivas impiden la ovulación

Las **hormonas anticonceptivas** incluyen anticonceptivos orales, inyectables, y en parches, anillos e implantes. Más de 80 millones de mujeres en todo el mundo (más de 8 millones sólo en Estados Unidos) usan anticonceptivos orales. Cuando se toman correctamente, los anticonceptivos orales son eficaces en aproximadamente 99.7% para impedir el embarazo. Se usan para regular los ciclos menstruales, controlar el sangrado y ayudar con los síntomas del menstruo. Las preparaciones más comunes son combinaciones de progestina (progesterona sintética) y estrógeno sintético. (Las hormonas naturales son destruidas por el hígado casi de inmediato, pero las sintéticas son modificadas químicamente durante su producción, de modo que pueden ser absorbidas eficazmente y metabolizadas lentamente). En un régimen usual, una mujer toma una píldora al día durante alrededor de tres semanas. Luego, durante una semana toma una píldora de azúcar que permite que ocurra la menstruación como resultado de la retirada de las hormonas. Un tipo de anticonceptivo oral funciona con base en un régimen de 91 días, reduciendo la menstruación a cuatro veces por año. Otros nuevos anticonceptivos orales están siendo comercializados como métodos para manipular los ciclos menstruales a fin de que la menstruación sea más breve.

Los anticonceptivos orales impiden la ovulación. Cuando los niveles postovulatorios de las hormonas de los ovarios se mantienen en la sangre, el cuerpo es engañado para responder como si la menstruación hubiese ocurrido. La glándula pituitaria es inhibida y no produce la oleada de HL que estimula la ovulación

Algunos estudios sugieren que las mujeres mayores de 35 años de edad, las fumadoras o las que tienen otros factores de riesgo, como hipertensión no tratada, no deben ingerir anticonceptivos orales. Las mujeres en esta categoría que toman anticonceptivos orales tienen un riesgo incrementado de morir por accidente cerebrovascular e infarto al miocardio. Dosis bajas de anticonceptivos orales parecen seguras para no fumadoras hasta la época de la menopausia. Los anticonceptivos orales están vinculados con fallecimientos en alrededor de 3 por cada 100,000 usuarias. Este cifra se compara favorablemente con la tasa de mortalidad de 9 por cada 100,000 embarazos.

Las tendencias en anticoncepción están orientadas hacia la conveniencia y un mejor cumplimiento. El parche anticonceptivo (Ortho Evra)



McMurray Photography

FIGURA 50-19 Algunos anticonceptivos de uso común
El único método anticonceptivo para el hombre es el condón, pero los investigadores están desarrollando otros.

TABLA 50-3 Selección de métodos anticonceptivos

Método	Tasa de fracaso*	Modo de acción	Ventajas	Desventajas
Anticonceptivos orales	0.3; 5	Inhibe la ovulación; puede afectar el endometrio y el moco cervical e impedir la implantación	Altamente eficaces, regulan el ciclo menstrual	Incomodidad menor en algunas mujeres; no deben usarlo mujeres mayores de 35 años de edad que fuman o tienen otros factores de riesgo
Anticonceptivos inyectables	Alrededor de 1	Inhibe la ovulación	Eficaces, de larga duración	Sangrado menstrual irregular; la fertilidad puede no volver por entre 6 y 12 meses después que se deja de usar el anticonceptivo
Dispositivo intrauterino (DIU)	1; 1	Impide la fertilización, algunos DIU pueden impedir la ovulación	Proporciona protección continua, bastante eficaz durante varios años	Calambres, incremento en el flujo menstrual, aumento del riesgo de enfermedad pélvica inflamatoria e infertilidad, no se recomienda para mujeres que no han tenido hijos
Espermicidas; espumas, jaleas, cremas	3; 20	Matan químicamente el esperma	No se conocen efectos colaterales, pueden usarse con un condón o diafragma para mejorar su eficacia	Complicados, deben aplicarse antes de la relación sexual
Diafragma anticonceptivo (con jalea)†	3; 14	El diafragma bloquea mecánicamente la entrada al cuello del útero; la jalea es espermicida	No hay efectos colaterales	Debe insertarse antes de la relación sexual y dejarse en su sitio durante varias horas después
Condón	2.6; 14	Impide mecánicamente que el esperma penetre en la vagina	No hay efectos laterales; algo de protección contra enfermedades de trasmisión sexual, incluyendo VIH	Ligera disminución de la sensación en el hombre; puede romperse
Ritmo‡ (planeación familiar natural)	7; 35	Abstinencia durante el período fértil	No se conocen efectos colaterales	No muy confiable
Retiro (coitus interruptus)	9; 30	El hombre retira el pene de la vagina antes de eyacular	Sin efectos colaterales	No es confiable; el esperma en el fluido secretado antes de la eyaculación puede ser suficiente para la concepción
Esterilización				
(ligadura de trompas)	0.04	Impide que el oocito salga del oviducto	El método más confiable	Requiere cirugía; se considera permanente
Vasectomía	0.15	Impide que el esperma salga del conducto deferente	El método más confiable	Requiere cirugía; se considera permanente
Azar (sin anticonceptivo)	Alrededor de 90			

*La cifra menor es la tasa de fracaso del método; la mayor es el fracaso del método más la falla del usuario en la aplicación correcta del método. Con base en el número de fracasos por cada 100 mujeres que usan el método cada año en Estados Unidos.

†La tasa de fracaso es menor cuando el diafragma se usa con espermicidas

‡Hay muchas variantes del método del ritmo. Para quienes usan sólo el método del calendario, la tasa de fracaso es aproximadamente de 35. Si se toma a diario la temperatura del cuerpo y se lleva un registro cuidadoso (la temperatura sube después de la ovulación) es posible reducir la tasa de fracaso. Cuando las mujeres usan un método para determinar el tiempo de ovulación y tienen relaciones sexuales *sólo* más de 48 horas *después* de la ovulación, la tasa de fracaso puede reducirse a alrededor de 7.

libera estrógeno y progestina a través de la piel. El parche se aplica semanalmente durante tres semanas y se retira en la cuarta. Durante la semana sin parche, la menstruación suele ocurrir porque se ha retirado la hormona. Otro método es un anillo de plástico delgado y flexible (NuvaRing) que las mujeres pueden aplanar como una banda elástica e insertarlo en la vagina una vez al mes. El anillo libera progestina y estrógeno en las cantidades presentes en los anticonceptivos orales de dosis bajas.

La progestina inyectable (Depo-Provera) se administra vía intramuscular cada tres meses. Impide la ovulación al suprimir la función de la pituitaria anterior; también engruesa el moco cervical (lo cual dificulta más que el esperma llegue al huevo). Implanon, un sistema de implante, consta de una simple barra plástica de progestina (del tamaño de una cartera de cerillos de cartón). La progestina es liberada durante un período de tres semanas. Implanon se considera uno de los métodos anticonceptivos más eficaces que hay.

Los dispositivos intrauterinos se usan ampliamente

El **dispositivo intrauterino (DIU)** es el método anticonceptivo reversible de mayor uso en todo el mundo, se estima que lo usan 90 millones de mujeres. Sin embargo, en Estados Unidos sólo lo lleva un pequeño porcentaje de mujeres. El DIU es un pequeño dispositivo que es insertado en el útero por un médico profesional. Se ha demostrado la seguridad del DIU que se usa actualmente y es eficaz en alrededor de 99%. Algunas desventajas del DIU incluyen calambres uterinos y sangrado en un pequeño porcentaje de mujeres.

Un DIU que se usa en el presente en Estados Unidos, el T380 de cobre (ParaGard), puede dejarse insertado durante 10 años. Otro DIU (Mirena), otro dispositivo pequeño de plástico en forma de T, libera una cantidad muy pequeña de progestina sobre la pared interior del útero. Este DIU puede dejase en su sitio hasta por cinco años y puede mitigar los síntomas de los períodos menstruales de la mujer.

Aparentemente, el DIU impide la fertilización. La hormona liberada en forma lenta por ciertos DIU puede impedir la ovulación. Algunos DIU hacen que el moco cervical sea más espeso, lo que impide el paso del esperma hacia el útero. El cobre en un DIU aparentemente también reduce la capacidad del esperma para fecundar el óvulo. Además, los glóbulos blancos movilizados en respuesta al cuerpo extraño (DIU) en el útero pueden producir sustancias tóxicas para el esperma.

Los métodos anticonceptivos de barrera incluyen el diafragma y el condón

El **diafragma anticonceptivo** bloquea mecánicamente el paso del esperma desde la vagina hacia el cuello del útero. Está cubierto con jalea o crema espermicida y se inserta justo antes de la relación sexual.

El **condón** es otro método anticonceptivo mecánico. Al ser el único dispositivo anticonceptivo comercial disponible para el hombre, el condón constituye una barrera que contiene el semen, de modo que el esperma no puede penetrar en el tracto femenino. El condón de látex es el único anticonceptivo que proporciona algo de protección contra la infección por el **virus de inmunodeficiencia humana (VIH)** y otras enfermedades de transmisión sexual (ETS). El condón femenino es una bolsa o funda resistente y suave de poliuretano que se inserta en la vagina antes de la relación sexual. Cuando se usa correctamente, proporciona protección contra el embarazo e infecciones de transmisión sexual.

Ya hay disponibles anticonceptivos de emergencia

El anticonceptivo de emergencia se emplea después de haber consumado el acto sexual para víctimas de violación y otras personas que han tenido relaciones sin protección. El uso de los anticonceptivos de emergencia ha reducido de manera significativa el número de abortos. Si los médicos lo recomendaran activamente y más mujeres usaran los anticonceptivos de emergencia, sería posible evitar muchos más embarazos no deseados cada año (como resultado del fracaso de anticonceptivos, relaciones sexuales sin protección o abuso sexual) y también sería posible evitar miles de abortos más sólo en Estados Unidos.

Los tipos más comunes de anticonceptivos de emergencia son las píldoras de progestina, conocidas como Plan B, o píldoras de progestina y estrógeno combinados. Las píldoras anticonceptivas de emergencia algunas veces se denominan píldoras del día siguiente, aunque en realidad pueden tomarse hasta cinco días después de haber tenido una relación sexual sin protección. Las píldoras anticonceptivas de emergencia impiden la fertilización u ovulación. Las píldoras de progestina disminuyen la probabilidad de embarazo en aproximadamente 89%. El Plan B ahora está disponible en centros de salud y puede adquirirse en farmacias sin necesidad de presentar receta médica.

Un tipo menos común de anticonceptivos de emergencia es la inserción de un DIU de cobre en un lapso inferior a una semana después de haber tenido una relación sexual sin protección. Este método es eficaz en más de 99% para impedir el embarazo.

La esterilización hace que una persona sea incapaz de tener descendencia

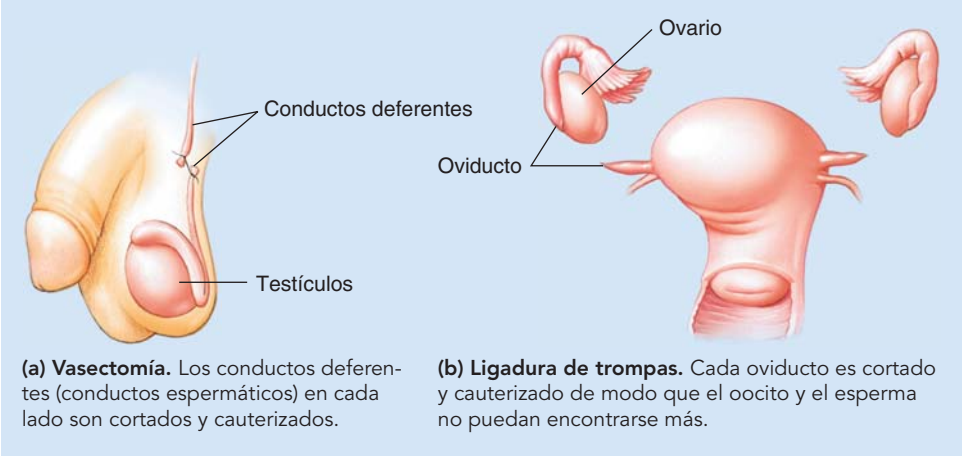
La **esterilización** es el único método anticonceptivo no afectado por incumplimiento o falla en el uso correcto de un método anticonceptivo. En todo el mundo, la esterilización femenina es el método de anticoncepción más común y representa la tercera parte de todos los anticonceptivos usados.

La esterilización masculina se realiza por vasectomía

Se ha estimado que en Estados Unidos se realiza un millón de vasectomías cada año. Después de usar anestesia local, el médico realiza una pequeña incisión en el escroto. Luego, cada conducto deferente es cortado y sellado en sus extremos a fin de impedir que vuelvan a crecer juntos (**FIGURA 50-20a**). Debido a que la secreción de testosterona y su transporte no son afectados, la vasectomía no afecta la masculinidad. La producción de esperma continúa, aunque a un ritmo mucho más lento y es destruido por macrófagos en los testículos. No se percibe ningún cambio en la cantidad de semen eyaculado porque el esperma representa muy poco del volumen del semen.

Al reunir quirúrgicamente los extremos de los conductos deferentes, los cirujanos pueden exitosamente revertir la esterilización en aproximadamente 50% de los hombres. Algunos hombres esterilizados terminan por desarrollar anticuerpos contra su propio esperma y permanecen estériles inclusive después de que sus vasectomías han sido revertidas quirúrgicamente. En consecuencia, las tasas de fertilidad son bajas (alrededor de 30%) en hombres sometidos a reversión de la vasectomía después de 10 años o más.

Una alternativa a la reversión de la vasectomía es el almacenamiento de esperma congelado en bancos de esperma. Éstos se han establecido en todo Estados Unidos. Si el hombre decide ser padre de otro hijo después de haber sido esterilizado, "retira" su esperma para inseminar artificialmente a su pareja. No obstante, el esperma no siempre sobrevive al congelamiento e inclusive si permanece viable, puede haber un aumento en el riesgo de defectos genéticos.



(a) Vasectomía. Los conductos deferentes (conductos espermáticos) en cada lado son cortados y cauterizados.

(b) Ligadura de trompas. Cada oviducto es cortado y cauterizado de modo que el oocito y el esperma no puedan encontrarse más.

FIGURA 50-20 Esterilización

La esterilización femenina es por ligadura de trompas

La **ligadura de trompas** es el método anticonceptivo más común en Estados Unidos. Un cirujano lleva a cabo este procedimiento mientras la paciente se encuentra bajo anestesia general al efectuar una pequeña incisión abdominal y usar un laparoscopio para localizar y cortar los oviductos (**FIGURA 50-20b**). Luego, los tubos son quemados (cauterizados), o pueden ser recortados o ligados. Algunas veces se extirpa una pequeña sección del tubo. Este procedimiento suele ser efectuado cuando se realiza una sección cesárea (seccionamiento C).

La ligadura de trompas puede realizarse sin necesidad de practicar una incisión. El médico inserta dos pequeñas bobinas metálicas a través de la vagina, el cuello del útero, el útero y hasta llegar a los oviductos. Las bobinas provocan el desarrollo de tejido cicatricial, que bloquea los oviductos. Así como en el hombre, el equilibrio hormonal y el desempeño sexual de la mujer no se ven afectados.

En el futuro los anticonceptivos podrían controlar los péptidos regulatorios

Los anticonceptivos ideales aún no se han desarrollado. Entre las cuestiones que deben considerarse en el desarrollo de anticonceptivos se encuentran seguridad, eficacia, costo, conveniencia y facilidad de uso. Los riesgos de cáncer, defectos de nacimiento en caso de que el método falle y la mujer quede embarazada, infertilidad permanente y efectos colaterales, como las anomalías menstruales, deben minimizarse.

Algunos investigadores pronostican que los futuros métodos anticonceptivos controlarán los péptidos regulatorios y los genes que los codifican. Por ejemplo, los genes que codifican ciertas señales hormonales podrían interrumpirse. Otro método en estudio es el desarrollo de vacunas anticonceptivas que podrían estimular al sistema inmunológico para producir anticuerpos contra la GCh o alguna otra proteína esencial para la reproducción. Algunos investigadores están explorando métodos para interferir la motilidad del esperma o la fertilización. Es probable que los métodos anticonceptivos actuales sean reemplazados por métodos moleculares más elaborados en los próximos años.

El aborto puede ser espontáneo o inducido

El **aborto** es la terminación del embarazo que resulta en la muerte del embrión o feto. Los **abortos espontáneos** (algunas veces denominados abortos involuntarios) ocurren sin intervención. Los embriones que son abortados de manera espontánea suelen ser anormales. Los **abortos inducidos** son realizados en forma deliberada por razones terapéuticas o como medio de control de la natalidad. Los **abortos terapéuticos** se realizan cuando la vida de la madre está en peligro o cuando hay razones para sospechar que el embrión es anormal.

El aborto algunas veces se usa como control de la natalidad. En todo el mundo ocurren más embarazos no planeados que planeados cada año, y más de la mitad de los primeros terminan en un aborto. Se estima que cada año se practican más de 40 millones de abortos inducidos (más de un millón en Estados Unidos).

La mayoría de los abortos de primer trimestre (los que se practican durante los tres primeros meses de embarazo) se efectúan por un método de succión o por la administración de medicamentos que interrumpen el embarazo e inducen la expulsión del embrión. En el método de succión para abortar, el cuello del útero es dilatado y se inserta en el útero un aspirador por succión. El embrión y otros productos de la concepción son aspirados.

Para interrumpir el embarazo también se usan medicamentos. El fármaco *RU-496* (mifepristona) se une competitivamente con los receptores de progesterona en el útero pero no los activa. Puesto que las acciones normales de la progesterona están bloqueadas, el endometrio se descompone y ocurren contracciones uterinas. Estas condiciones impiden la implantación del embrión. La acción del metotrexato, un fármaco usado para el tratamiento de cáncer, es semejante al *RU-496*. Estos dos fármacos interrumpen el embarazo. Luego es posible administrar prostaglandinas para inducir las contracciones uterinas que expulsan el embrión.

Después del primer trimestre el aborto es practicado sobre todo debido a anomalías en el feto o enfermedad de la madre. El método más comúnmente usado es la dilatación y evacuación. Se dilata el cuello del útero, se usan fórceps para extirpar el feto y se usa succión para aspirar el resto del contenido del útero. Fármacos como las prostaglandinas también se usan para inducir el parto en abortos de segundo trimestre.

Cuando los abortos son practicados por personal médico calificado, son relativamente seguros. La tasa de mortalidad en Estados Unidos es inferior a 1 por cada 100,000. En países donde el aborto es ilegal (e inseguro), la tasa de mortalidad es tan alta como 700 por cada 100,000. Estos datos pueden contrastarse con la tasa de mortalidad por embarazo y nacimientos de alrededor de 9 por cada 100,000. La Organización Mundial de la Salud estima que un tercio de las muertes maternas resultan de abortos practicados en forma deficiente.

Repaso

- ¿Cómo trabajan las hormonas anticonceptivas?
- ¿Qué es la anticoncepción de emergencia?
- ¿Qué es el aborto espontáneo? ¿Y el aborto terapéutico?

50.7 ENFERMEDADES DE TRANSMISIÓN SEXUAL

OBJETIVO DE APRENDIZAJE

11 Identificar enfermedades de transmisión sexual comunes y describir sus síntomas, efectos y tratamientos.

Las **enfermedades de transmisión sexual (ETS)** también denominadas *enfermedades venéreas* (*EV*) o *infecciones de transmisión sexual* (*ITS*) son, cerca del resfriado común, las enfermedades comunicables más frecuentes en el mundo. La Organización Mundial de la Salud ha estimado que más de 62 millones de personas son infectadas cada año por **gonorrea** y más de 12 millones por **sífilis**. En el mundo, más de 33 millones de personas viven con VIH y más de 30 millones han fallecido por SIDA desde 1981 (esto se estudia en el capítulo 45).

En Estados Unidos, más de 65 millones de personas viven actualmente con ETS y más de 12 millones (incluidos 3 millones de adolescentes) son diagnosticados con nuevas ETS cada año. Una de cada tres personas jóvenes sexualmente activas adquirirá una ETS cuando tenga alrededor de 24 años de edad.

El **virus del papiloma humano (VPH)** es ahora la ETS más común en Estados Unidos. Se estima que 20 millones de personas en Estados Unidos están infectadas actualmente por el VPH. Por lo menos 50% de hombres y mujeres sexualmente activos se infectarán con este virus en algún momento de su vida. En la mayoría de los individuos infectados el sistema inmunológico destruye el virus antes de que provoque serios problemas a la salud.

Sin embargo, el VPH puede ocasionar frotis de Papanicolaou anormales y cáncer cervical. Algunas cepas del VPH provocan verrugas genitales. Dos vacunas (Gardasil y Cervarix) previenen la infección oca-

TABLA 50-4 Algunas enfermedades de transmisión sexual comunes

Enfermedad y organismo causante	Curso de la enfermedad	Tratamiento
Virus del papiloma humano (VPH); alrededor de 30 cepas de VPH pueden infectar los órganos reproductivos)	Provoca frotis de Papanicolaou anormales y cáncer cervical, algunas cepas provocan verrugas genitales	Modificadores inmunes; interferona, no se dispone de vacunas
Clamidia (*Chlamydia trachomatis*, una bacteria)	Supuración y ardor al orinar, o asintomático; los hombres entre 15 y 30 años de edad con varias parejas sexuales corren más riesgo; en mujeres puede ocasionar enfermedad pélvica inflamatoria (EPI), la infección de los órganos reproductivos y la cavidad pélvica puede ocasionar esterilidad (> 15% de los casos)	Antibióticos
Gonorrea (*Neisseria gonorrhoeae*, una bacteria gonococo)	La toxina bacteriana puede producir enrojecimiento e hinchazón en el sitio de infección; los síntomas en hombres son dolor al orinar y descarga de pus en el pene; en aproximadamente 60% de las mujeres infectadas no hay síntomas al inicio; puede dispersarse a epidídimo (en hombres) o a los oviductos y ovarios (en mujeres), provocando esterilidad; puede ocasionar una infección extendida; daño a las válvulas cardiacas, meninges (cubiertas exteriores del cerebro y la médula espinal) y articulaciones	Antibióticos
Sífilis (*Treponema pallidum*, una bacteria espiroqueta)	Las bacterias entran al cuerpo por algún defecto en la piel; chancro primario (pequeña úlcera indolora) en el sitio de la infección inicial; bastante infecciosa en esta etapa; etapa secundaria, comezón generalizada y síntomas semejantes a los de la influenza; pueden ocurrir lesiones escamosas altamente infecciosas; el estado latente que sigue puede durar 20 años; finalmente, pueden formarse lesiones denominadas gomas que dañan el hígado, cerebro, hueso o bazo; entre 5% y 10% de los casos no tratados resultan en muerte	Penicilina
Herpes genital (virus de herpes simple tipo 2)	Puede no haber síntomas o ser mínimos. Cuando ocurren los síntomas, incluyen ampollas dolorosas en la zona genital que se desarrollan en úlceras; los síntomas se repiten en forma periódica; amenaza para el feto o el recién nacido	No hay cura efectiva; algunos fármacos pueden acortar brotes o reducir la gravedad; pueden tomarse medicamento para prevenir los brotes
Tricomoniasis (un protozoo)	Comezón, supuración, dolor; puede contraerse de inodoros y toallas de baño sucias; puede ser asintomática en los hombres	Metronidazol (un antibiótico)
Infecciones por hongos (candidiasis genital; *Candida albicans*)	Irritación, dolor, supuración; especialmente común en mujeres; rara en hombres; puede contraerse por una vía no sexual	Medicamentos antihongos
Síndrome de inmunodeficiencia adquirida (SIDA)* (provocado por el virus de inmunodeficiencia humana, VIH).	Síntomas semejantes a los de la influenza, glándulas linfáticas inflamadas, fiebre, sudores nocturnos, pérdida de peso, disminución de la inmunidad, ocasionando neumonía y formas raras de cáncer	No hay cura efectiva; una variedad de fármacos reduce los síntomas para prolongar la vida

*(provocado por el virus de inmunodeficiencia humana, VIH)

sionada por varias cepas dañinas del VPH. Los profesionales de la salud anticipan que estas vacunas conducirán a la declinación de las verrugas genitales y el cáncer cervical. Para que la vacuna sea más efectiva, las personas deben vacunarse antes de volverse sexualmente activas. Las vacunas son recomendadas para niñas de 11 y 12 años de edad y está disponible para mujeres hasta de 26 años de edad. El Gardasil protege a los hombres adolescentes y adultos contra verrugas genitales y está disponible para varones de entre 9 y 26 años de edad.

La **clamidia**, otra ETS común, no presenta síntomas en aproximadamente 50% de los hombres infectados y 75% de las mujeres infectadas. Los hombres infectados pueden tener supuración en el pene y las mujeres infectadas flujo vaginal. En las mujeres, la infección puede distribuirse y provocar **enfermedad pélvica inflamatoria (EPI)**. Esta grave infección conduce a infertilidad en alrededor de 20% de las mujeres infectadas.

Una de cada cuatro mujeres y uno de cada cinco hombres están infectados con **herpes genital**, ocasionado por un virus. La mayoría de las personas infectadas presentan síntomas mínimos o ninguno. Cuando ocurre el brote, los síntomas incluyen ampollas alrededor de la zona genital.

En la **TABLA 50-4** se describen algunas ETS comunes. (Vea en el capítulo 45 un análisis del VIH).

Repaso

- ¿Cuál es ahora la ETS más común en Estados Unidos?
- ¿Qué es la EPI? ¿Qué la provoca?

RESUMEN: ENFOQUE EN LOS OBJETIVOS DE APRENDIZAJE

50.1 *(página 1078)*

1 Comparar los beneficios de la reproducción asexual y sexual, y describir cada modo de reproducción, proporcionando ejemplos específicos.

- En la **reproducción asexual**, un solo padre dota a su descendencia de un conjunto de genes idénticos a los suyos. La reproducción asexual es energéticamente eficaz y es más exitosa en entornos estables.
- En la **gemación**, una parte del cuerpo del progenitor crece y se separa del resto del cuerpo. En la **fragmentación**, el cuerpo del progenitor puede separarse en varias piezas; cada una puede desarrollarse en un nuevo animal. En la **partenogénesis**, un huevo no fertilizado se desarrolla en un adulto.
- En la **reproducción sexual**, la descendencia es producida por la fusión de dos tipos de gametos: **óvulo** y **espermatozoide**. Cuando el esperma-

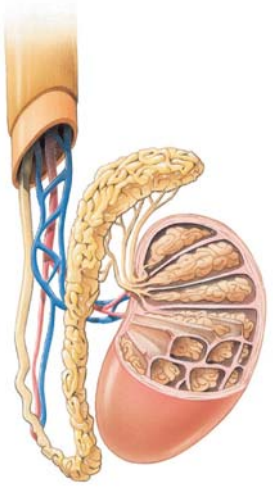
tozoide y el óvulo se unen, se produce un huevo fertilizado o **cigoto**. La reproducción sexual promueve la variedad genética y es especialmente adaptativa en entornos inestables y cambiantes.

- En la **fertilización externa**, los compañeros de apareamiento suelen liberar huevos y esperma hacia el agua en forma simultánea. En la **fertilización interna**, el macho entrega esperma en el cuerpo de la hembra.
- En el **hermafroditismo**, un solo individuo produce huevos y esperma.

50.2 *(página 1080)*

2 Relacionar la estructura de cada órgano del sistema reproductor masculino con su función.

- El sistema reproductivo masculino humano incluye los testículos, que producen esperma y testosterona; una serie de conductos, glándulas accesorias y el **pene**.
- Los **testículos**, alojados en el **escroto**, contienen los túbulos seminíferos, donde se lleva a cabo la **espermatogénesis** (producción de esperma). Las **células intersticiales** en los testículos secretan testosterona. Las **células de Sertoli** producen moléculas de señalización y un fluido que nutre las células espermáticas.
- El esperma completa su maduración y es almacenado en el **epidídimo** y en los **conductos deferentes**. Durante la eyaculación, el esperma pasa de los vasos deferentes al **conducto eyaculatorio** y luego hacia la **uretra**, que pasa a través del pene.



- El pene consta de tres columnas de **tejido eréctil**, dos **cuerpos cavernosos** y un **cuerpo esponjoso,** que rodean la uretra. Cuando su tejido eréctil es inundado con sangre, el pene se erecta y funciona como el órgano copulatorio.

CENGAGENOW™ **Aprenda más sobre el sistema reproductivo masculino al hacer clic en las figuras en CengageNOW.**

3 Seguir el paso de las células espermáticas por el sistema reproductor masculino desde su origen en los túbulos seminíferos hasta su expulsión del cuerpo en el semen. (Incluir una descripción de la espermatogénesis).

- La espermatogénesis se lleva a cabo en los túbulos seminíferos de los testículos. Las **espermatogonias** se dividen por mitosis; algunas se diferencian y se convierten en **espermatocitos primarios**, que experimentan **meiosis**. La primera división meiótica produce dos **espermatocitos secundarios**. En la segunda división meiótica, cada espermatocito secundario produce dos espermátidas. Cada espermátida se diferencia para formar un espermatozoide maduro. La cabeza de un espermatozoide consta de un núcleo y una tapa, o **acrosoma**, que contiene enzimas que le ayudan a penetrar en el óvulo.
- El esperma pasa en secuencia a través de los túbulos seminíferos de los testículos, epidídimo, conductos deferentes, conducto eyaculatorio y uretra.
- Cada eyaculación de semen contiene alrededor de 200 millones de espermatozoides suspendidos en la secreción de las **vesículas seminales** y la **glándula próstata**. Las **glándulas bulbouretrales** liberan una secreción mucosa.

CENGAGENOW™ **Aprenda más sobre la espermatogénesis al hacer clic en la figura en CengageNOW.**

4 Describir la regulación endocrina de la reproducción en el varón.

- La **testosterona** establece y mantiene las **características sexuales primarias** masculinas, el crecimiento de órganos reproductivos y la espermatogénesis. La testosterona también estimula el desarrollo de las **características sexuales secundarias** en la pubertad; el crecimiento del vello facial y corporal, el desarrollo muscular y el engrosamiento de la voz.
- La regulación endocrina de la reproducción masculina implica al hipotálamo, la glándula pituitaria y los testículos. El hipotálamo secreta **hormona liberadora de gonadotropina (HLGn)**, que estimula a la pituitaria anterior para secretar las hormonas gonadotrópicas: **hormona estimulante del folículo (HSF)** y **hormona luteinizante (HL)**.
- La HSF, la HL y la testosterona estimulan directa o indirectamente la producción de esperma. La HL estimula a las células intersticiales de los testículos para que produzcan testosterona. La HSF estimula a las células de Sertoli para producir (1) **proteína unida a los a andrógenos (PUA)**, que se une a la testosterona y la concentra, y (2) **inhibina**, una hormona que inhibe la secreción de HSF.

CENGAGENOW™ **Aprenda más sobre el control hormonal de la producción de esperma al hacer clic en la figura en CengageNOW.**

50.3 *(página 1084)*

5 Relacionar la estructura de cada órgano del sistema reproductor femenino con su función.

- Los **ovarios** producen gametos y las hormonas esteroides **estrógeno** y **progesterona**. La fertilización se lleva a cabo en los **oviductos** (conductos uterinos).
- El **útero** sirve como una incubadora para el embrión en desarrollo. El revestimiento epitelial del útero, el **endometrio** aumenta de grosor cada mes en preparación para un posible embarazo. La parte inferior del útero, el **cuello del útero**, se extiende hacia la vagina.
- La **vagina** recibe al pene durante la relación sexual y es la parte inferior del canal de parto. La **vulva** incluye los **labios mayores**, los **labios menores**, el **vestíbulo de la vagina**, el **clítoris** y el **monte de Venus**.
- La función de los pechos es la **lactación**, la producción de leche para el bebé. Cada seno consta de 15 a 20 lóbulos de tejido glandular. La hormona **prolactina** estimula la producción de leche; la **oxitocina** estimula la expulsión de leche de los alveolos hacia los conductos, poniéndola a disposición del lactante.

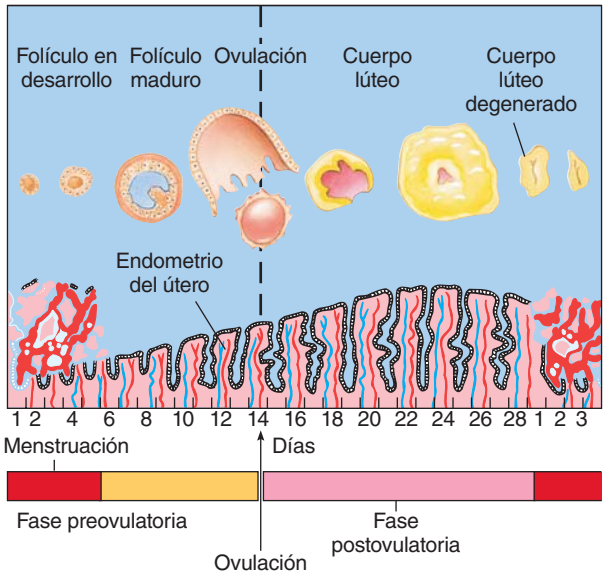
CENGAGENOW™ **Aprenda más sobre el sistema reproductivo femenino al hacer clic en la figura en CengageNOW.**

6 Seguir el desarrollo de un óvulo humano en su paso por el sistema reproductor femenino hasta que es fertilizado.

- La **oogénesis** se lleva a cabo en los ovarios. Las oogonias se diferencian en **oocitos primarios**. Un oocito primario y las **células granulosas** que lo rodean forman un **folículo**.
- A medida que el folículo crece, las células de tejido conectivo que rodean las células granulosas forman una capa de **células de la teca**. Cuando el folículo madura, el oocito primario experimenta la primera división meiótica, dando origen a un **oocito secundario** y un **cuerpo polar**.
- Durante la **ovulación**, el oocito secundario es expulsado del ovario y entra en uno de los dos oviductos, donde puede ser fertilizado. La parte de folículo que queda en el ovario se desarrolla en un **cuerpo lúteo**, una glándula endocrina temporal.

CENGAGENOW™ **Aprenda más sobre la oogénesis al hacer clic en la figura en CengageNOW.**

7 Describir la regulación endocrina de la reproducción en la mujer e identificar los eventos importantes del ciclo menstrual, como la ovulación y la menstruación.



- La regulación endocrina de la reproducción femenina implica al hipotálamo, la glándula pituitaria y los ovarios. El primer día del **ciclo menstrual** está marcado por el inicio del sangrado menstrual. La ovulación ocurre aproximadamente el día 14 en un ciclo menstrual típico de 28 días.
- Durante la **fase preovulatoria**, la hormona liberadora de gonadotropina (HLGn) del hipotálamo estimula al lóbulo anterior de la glándula pituitaria para secretar hormona estimulante del folículo (HSF) y hormona luteinizante (HL). La HSF estimula el desarrollo del folículo y estimula a las células granulosas para producir estrógeno. La HL estimula a las células de la teca para multiplicarse y producir andrógenos, que son convertidos en estrógeno.
- El estrógeno es responsable de las características sexuales femeninas primarias y secundarias y estimula el desarrollo del endometrio.
- Después de la primera semana, sólo un folículo continúa desarrollándose. Aunque a concentraciones relativamente bajas, el estrógeno inhibe la secreción de HSF por retroalimentación negativa. Las células granulosas producen inhibina, que también impide la secreción de HSF.
- Durante la fase preovulatoria tardía, la concentración de estrógeno alcanza un pico. Por medio de un mecanismo de retroalimentación positiva, el estrógeno señala a la glándula anterior pituitaria que secrete HL. Esta hormona estimula la maduración final del folículo y la ovulación.
- Durante la **fase postovulatoria**, la HL promueve el desarrollo del cuerpo lúteo que secreta progesterona y estrógeno, hormonas que estimulan la preparación final del útero para el embarazo. Durante la fase postovulatoria, la progesterona junto con el estrógeno inhiben la secreción de HLGn, HSF y HL.
- En caso de que no ocurra fertilización, el cuerpo lúteo se degenera, la concentración de estrógeno y progesterona en la sangre baja y ocurre la menstruación.

CENGAGENOW™ **Explore el control hormonal del ciclo menstrual al hacer clic en la figura en CengageNOW.**

50.4 *(página 1093)*

8 Describir el proceso de fertilización humana y resumir las acciones de las hormonas que regulan el embarazo y el nacimiento.

- La **fertilización** humana es la unión del oocito secundario y el espermatozoide para formar un cigoto. Los procesos de fertilización y el establecimiento del embarazo en conjunto se denominan **concepción**.
- Si el oocito secundario es fertilizado, se inicia el desarrollo y el embrión se implanta en el útero. Las membranas que se desarrollan alrededor del embrión secretan **gonadotropina coriónica humana** (**GCh**), una hormona que mantiene el cuerpo lúteo. Durante los primeros dos o tres meses de embarazo, el cuerpo lúteo secreta las grandes cantidades de estrógeno y progesterona necesarias para mantener el embarazo. Al cabo de tres meses, la **placenta**, el órgano de intercambio entre la madre y el embrión, asume esta función.

CENGAGENOW™ **Aprenda más sobre la fertilización al hacer clic en la figura en CengageNOW.**

- Varias hormonas, incluidas estrógeno, oxitocina y prostaglandinas, regulan el **parto**, el proceso de nacimiento. El trabajo de parto puede dividirse en tres etapas: el bebé nace durante la segunda etapa.

50.5 *(página 1097)*

9 Describir los cambios fisiológicos que se llevan a cabo durante la respuesta sexual humana.

- La vasocongestión y el aumento en la tensión muscular son respuestas fisiológicas a la estimulación sexual. Las fases de la respuesta sexual incluyen **excitación sexual**, **meseta**, **orgasmo** y **resolución**.

50.6 *(página 1098)*

10 Comparar los modos de acción, eficacia, ventajas y desventajas de los métodos anticonceptivos analizados, incluyendo la esterilización y los anticonceptivos de emergencia; distinguir entre abortos espontáneos e inducidos.

- Los métodos efectivos de **anticoncepción** incluyen **anticonceptivos hormonales**, como los de administración oral y la progestina inyectable; **dispositivos intrauterinos (DIU)**, **condones**, **diafragma anticonceptivo** y **esterilización** (**vasectomía** en el hombre y **ligadura de trompas** en la mujer); vea la tabla 50-3. Los anticonceptivos de emergencia pueden usarse para evitar el embarazo indeseado después de una violación o por haber tenido relaciones sexuales sin protección.
- Los **abortos espontáneos** (involuntarios) ocurren sin intervención. Los **abortos inducidos** incluyen **abortos terapéuticos**, practicados cuando la salud de la madre está en peligro o cuando se considera que el embrión es anormal. Los abortos también son inducidos como medio de control de la natalidad.

50.7 *(página 1101)*

11 Identificar enfermedades de transmisión sexual comunes y describir sus síntomas, efectos y tratamientos.

- Entre los tipos comunes de **enfermedades de transmisión sexual (ETS)** se encuentran el **virus del papiloma humano (VPH)**, la **clamidia** (la causa más común de **enfermedad pélvica inflamatoria**, el herpes genital, la gonorrea, la sífilis y el **virus de inmunodeficiencia humana**, **VIH** (vea la tabla 50-4).

EVALÚE SU COMPRENSIÓN

1. El hermafroditismo (a) es una forma de reproducción asexual (b) ocurre cuando un huevo no fertilizado se desarrolla en un animal adulto (c) es una forma de reproducción sexual en la cual el animal produce óvulos y esperma (d) suele implicar la autofertilización (e) suele requerir sólo un animal macho

2. En contraste con la reproducción asexual, la reproducción sexual (a) es una manera más rápida de producir descendencia (b) es más eficiente (c) es más eficaz para aumentar el éxito reproductivo (d) es menos eficiente para eliminar mutaciones dañinas de una población (e) limita la variedad genética entre los miembros de una población

3. Los túbulos seminíferos (a) son el sitio de la espermatogénesis (b) producen la mayor parte del fluido seminal (c) se vacían directamente en el conducto deferente (d) están ubicados dentro del cuerpo cavernoso (e) reciben fluido de las glándulas bulbouretrales

4. Ordene las siguientes etapas en la secuencia correcta.
1. espermatogonio 2. espermátida 3. espermatocito primario 4. espermatocito secundario 5. esperma
(a) 2, 1, 3, 4, 5 (b) 5, 1, 3, 4, 2 (c) 4, 3, 1, 2, 5 (d) 1, 4, 3, 2, 5 (e) 1, 3, 4, 2, 5

5. ¿Cuál secuencia describe mejor el paso del esperma?
1. túbulos seminíferos 2. conductos deferentes 3. epidídimo 4. conducto eyaculatorio 5. uretra
(a) 3, 1, 2, 4, 5 (b) 1, 3, 2, 4, 5 (c) 5, 4, 2, 3, 1 (d) 1, 3, 4, 2, 5 (e) 3, 1, 4, 2, 5

6. ¿Cuál de las siguientes células es haploide? (a) oocito primario (b) oogonia (c) oocito secundario (d) células del cuerpo lúteo (e) célula del folículo

7. El cuerpo lúteo (a) está rodeado por óvulos (b) se degenera si ocurre fertilización (c) se desarrolla en la fase preovulatoria (d) es mantenido por prostaglandinas (e) sirve como glándula endocrina temporal

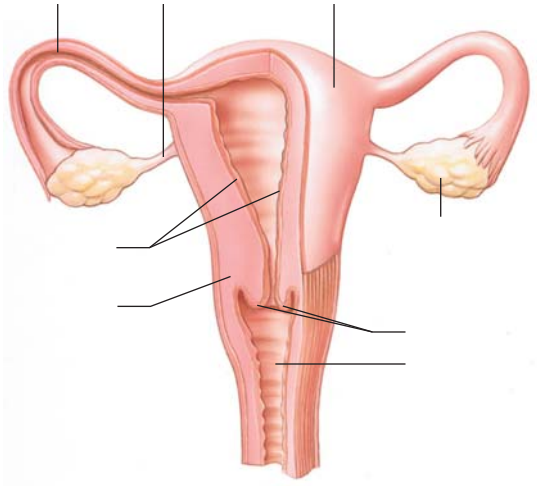
8. Después de la ovulación, el oocito secundario entra en (a) el oviducto (b) el cuerpo lúteo (c) el cuello del útero (d) el ovario (e) la vagina

9. La contracción uterina es enérgicamente estimulada por la (a) progesterona (b) HSF (c) HL (d) oxitocina (e) inhibina

10. Las hormonas anticonceptivas (a) impiden la ovulación (b) disminuyen la concentración de estrógeno en la sangre (c) no son tan efectivos como los métodos anticonceptivos de barrera (d) disminuyen el riesgo de ETS (e) a y b

11. La enfermedad pélvica inflamatoria suele ser provocada por (a) la sífilis (b) la gonorrea (c) el herpes genital (d) el VIH (e) la clamidia

12. Rotule el diagrama. Use la figura 50-9 para comprobar sus respuestas.



PENSAMIENTO CRÍTICO

1. ¿Cómo se vería afectada una mujer si ocurriese ovulación pero el cuerpo lúteo no se desarrollara?

2. **VÍNCULO CON LA EVOLUCIÓN.** Contraste las ventajas biológicas del hermafroditismo que implican la fertilización cruzada con el hermafroditismo que implica la autofertilización.

3. **VÍNCULO CON LA EVOLUCIÓN.** La reproducción asexual es más común en hábitats con pocos parásitos. La reproducción sexual es más común en hábitats con mayor número de parásitos. Establezca una hipótesis para explicar por qué.

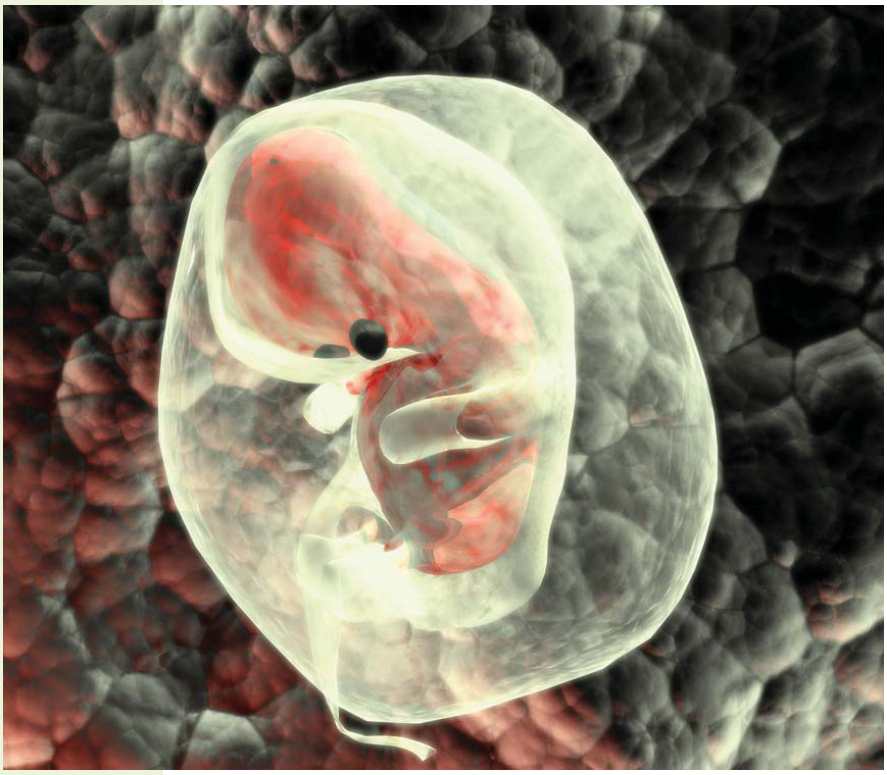
4. **ANÁLISIS DE DATOS.** Analice la figura 50-14. ¿Qué hormonas están presentes en mayor concentración justo antes de la ovulación? ¿Durante qué parte del ciclo menstrual el endometrio está más preparado para recibir un embrión? ¿Qué hormonas estimulan el engrosamiento del endometrio?

5. **CIENCIA, TECNOLOGÍA Y SOCIEDAD.** ¿Por qué cree que no se ha desarrollado una variedad de métodos anticonceptivos masculinos? Si usted fuese un investigador, ¿cuáles serían algunos métodos que podría adoptar para desarrollar un método anticonceptivo masculino?

6. **CIENCIA, TECNOLOGÍA Y SOCIEDAD.** La incidencia de abortos ha declinado más en países donde el aborto es legal (y seguro) que en países donde es ilegal (e inseguro). ¿Puede sugerir una explicación?

CENGAGENOW™ **Preguntas adicionales están disponibles en CengageNOW en www.cengage.com/login.**

51 Desarrollo animal



© Christian Darkin/Shutterstock

Embrión humano en su séptima semana de desarrollo, mide 2 cm de longitud.

CONCEPTOS CLAVE

51.1 El desarrollo de la forma requiere no sólo la división celular sino también la determinación y la diferenciación celulares; así como la formación de patrones y la morfogénesis.

51.2 La fecundación incluye el contacto y reconocimiento entre el óvulo y el espermatozoide, la regulación de la entrada de éste, la activación del óvulo fertilizado y la unión de los pronúcleos del óvulo y el espermatozoide.

51.3 La segmentación, una serie de rápidas divisiones celulares sin crecimiento, provee los bloques de construcción celulares para el desarrollo.

51.4 La gastrulación establece ectodermo, mesodermo y endodermo; cada uno da origen a tipos de tejido específicos.

51.5 Uno de los primeros eventos en la organogénesis (desarrollo de órganos) es la neurulación, el origen del sistema nervioso central.

51.6 Las membranas extraembrionarias (amnios, corión, alantoides y saco vitelino) han evolucionado en los vertebrados terrestres como adaptaciones a la reproducción en la tierra.

51.7 El desarrollo humano sigue el patrón de los mamíferos placentarios.

El desarrollo incluye todos los cambios que ocurren durante la vida completa de un individuo. Sin embargo, en este capítulo el enfoque se centra principalmente en la fecundación del óvulo para formar un cigoto y el desarrollo ulterior del joven animal antes de nacer o eclosionar.

Exactamente, ¿cómo un cigoto unicelular microscópico da origen a los huesos, músculos, cerebro y otras estructuras de un animal complejo? El cigoto se divide por mitosis, formando un **embrión** que más tarde experimenta una secuencia ordenada de divisiones celulares. En los animales, el crecimiento (es decir, el aumento de masa) ocurre primordialmente por un incremento en el número de células; pero también ocurre en esencia por un aumento en el tamaño celular, como en las células grasas. Aunque el embrión más temprano no suele crecer, las divisiones celulares posteriores suelen contribuir al crecimiento. Sin embargo, la división celular por sí misma, la cual está regida por un programa genético que interactúa con las señales del entorno (vea el capítulo 10), produciría sólo un conjunto amorfo de células semejantes. En consecuencia, este capítulo empieza con un análisis de los procesos fundamentales presentados en el capítulo 17 que contribuyen al desarrollo de la forma: la determinación y diferenciación celulares, y la formación de patrones y la morfogénesis.

La fotografía muestra un embrión humano, así como parte de la placenta (la gran masa esponjosa en el ángulo inferior derecho). En este ca-

pítulo se tiene la oportunidad de comparar y contrastar las secuencias de eventos del desarrollo en varios animales diferentes, además de en los humanos. Los investigadores han escogido estos organismos modelo porque poseen ciertas características deseables. Por ejemplo, los embriones de ciertos tipos de animales, como equinodermos y anfibios, pueden obtenerse en grandes cantidades, lo que facilita los estudios en los cuales los cambios bioquímicos están correlacionados con hitos del desarrollo. Los embriones de equinodermos son particularmente fáciles de observar porque son transparentes. Los embriones de equinodermos, anfibios y aves se desarrollan con facilidad en el laboratorio. A medida que lea, observe las estrechas relaciones entre los procesos de desarrollo secuenciales, así como las semejanzas fundamentales entre los primeros eventos de desarrollo en los diferentes grupos de animales destacados. Muchas décadas de esmeradas investigaciones sobre estas semejanzas se convirtieron en los fundamentos de la ciencia de la biología del desarrollo evolutivo, conocida popularmente como **Evo Devo**, presentada en los capítulos 17 y 30.

51.1 DESARROLLO DE LA FORMA

OBJETIVOS DE APRENDIZAJE

1 Analizar las relaciones entre la determinación y la diferenciación celulares, y entre la formación de patrones y la morfogénesis.
2 Relacionar la expresión génica diferencial con la equivalencia nuclear.

El desarrollo de la forma de un animal es una consecuencia de una combinación balanceada de varios procesos fundamentales que van más allá de la división y el crecimiento celular: la determinación y la diferenciación celulares, así como la formación de patrones y la morfogénesis.

A medida que el desarrollo del embrión prosigue, la división celular origina un número creciente de células, las cuales sirven como los bloques de construcción del desarrollo. En varios momentos, ciertas células se vuelven química y estructuralmente especializadas en llevar a cabo funciones específicas por medio de un proceso conocido como **diferenciación celular**. En el análisis sobre control genético del desarrollo que se llevó a cabo en el capítulo 17 aprendió que la diferenciación celular ocurre por medio de **determinación celular**, una serie de eventos moleculares en los que las actividades de ciertos genes son alteradas de manera que una célula se comprometa progresivamente en una vía de diferenciación celular. Este proceso se lleva a cabo aun cuando puede no haber cambios inmediatos en la morfología de la célula. También se evaluó evidencia que sustenta el principio de **equivalencia nuclear**, el cual establece que en la mayoría de los casos ninguna determinación o diferenciación celular implica una pérdida de información genética del núcleo de la célula. Es decir, los núcleos de virtualmente todas las células diferenciadas de un animal contienen información genética presente en el cigoto, pero cada tipo de célula *expresa* un subconjunto diferente de esa información. De hecho, la equivalencia nuclear es el principio que subyace en la clonación de organismos.

Por tanto, la diferenciación celular es una expresión de los cambios en la actividad de genes específicos, lo que a su vez es influido por una variedad de factores dentro y fuera de la célula. Esta **expresión génica diferencial** es responsable de variaciones en la química, el comportamiento y la estructura entre las células. A través de este proceso, un embrión puede desarrollarse en un organismo con más de 200 tipos de células, cada una especializada en llevar a cabo funciones específicas. Sin embargo, no todas las células se diferencian. Algunas, conocidas como **células madre**, permanecen en un estado relativamente indiferenciado y preservan la capacidad de originar varios tipos de células.

La diferenciación celular por sí misma no explica el desarrollo. Las células diferenciadas deben volverse progresivamente organizadas, dando forma al intrincado patrón de tejidos y órganos que caracterizan un animal multicelular. Este desarrollo de la forma, conocido como **morfogénesis**, se realiza mediante el proceso de formación de patrones. La **formación de patrones** es una serie de pasos que requiere señalización entre células, cambios en la forma de ciertas células, migraciones de células precisas, interacción con la matriz extracelular e incluso la **apoptosis** (muerte celular programada; vea el capítulo 4) de algunas células.

Repaso

- ¿Qué suele presentarse primero, la diferenciación celular o la determinación celular?
- ¿Cuáles son algunos tipos de eventos que contribuyen a la formación de patrones? ¿De qué manera la formación de patrones lleva a la morfogénesis?

51.2 FECUNDACIÓN

OBJETIVOS DE APRENDIZAJE

3 Describir los cuatro procesos implicados en la fecundación.
4 Describir la fecundación en equinodermos y señalar algunas formas en las que difiere de la fecundación en mamíferos.

En el capítulo 50 se estudiaron la **espermatogénesis** y la **oogénesis**, los procesos por los cuales la meiosis conduce a la formación de células haploides, que se diferencian como espermatozoides y óvulos, respectivamente. En la **fecundación**, un espermatozoide usualmente flagelado y móvil se une con un óvulo mucho más grande e inmóvil para producir un **cigoto** u óvulo fecundado.

La fecundación tiene dos consecuencias genéticas importantes: la restauración del número de cromosomas diploides y, en los mamíferos y muchos otros animales, la determinación del sexo de la descendencia (vea el capítulo 11). La fecundación también tiene profundos efectos fisiológicos porque activa el óvulo, iniciando así reacciones que permiten el desarrollo.

La fecundación implica cuatro eventos, algunos de los cuales pueden ocurrir de manera simultánea: (1) el espermatozoide entra en contacto con el óvulo y ocurre reconocimiento, (2) el espermatozoide o el núcleo espermático entra en el óvulo, (3) el óvulo se vuelve activo y empiezan ciertos cambios de desarrollo, y (4) los núcleos del espermatozoide y el óvulo se unen. Estos eventos no necesariamente siguen la misma secuencia temporal en todos los animales. A menos que se indique otra cosa, este análisis es válido para los erizos de mar y otros equinodermos como estrellas de mar, que han sido estudiadas intensamente porque producen grandes cantidades de gametos y porque la fecundación es externa.

El primer paso en la fecundación implica contacto y reconocimiento

Aunque los óvulos son inmóviles, son participantes activos en la fecundación. Un óvulo está rodeado por una membrana plasmática y una o más cubiertas externas que son importantes en la fecundación. Por ejemplo, un óvulo de mamífero está encerrado por una espesa **zona pelúcida**

no celular que está rodeada por una capa de células derivadas del folículo en que se desarrolla el óvulo.

Las cubiertas del óvulo no sólo facilitan la fecundación por espermatozoides de la misma especie sino que también restringen la fecundación interespecífica, una función especialmente importante en las especies que practican fecundación externa. En el exterior de la membrana plasmática de un erizo de mar hay dos capas acelulares que interactúan con los espermatozoides: una muy delgada **envoltura vitelina** y, fuera de ésta, una densa capa de glicoproteína denominada **cobertura gelatinosa**. El espermatozoide del erizo de mar se vuelve móvil cuando se libera en agua de mar y su movilidad aumenta cuando llega a la vecindad de un óvulo de erizo de mar. La movilidad mejora la probabilidad de que el espermatozoide encuentre el óvulo, aunque la movilidad por sí misma podría no ser suficiente para asegurar el contacto real con el óvulo. En los erizos de mar, así como en ciertos peces y algunos cnidarios, el óvulo o alguna de sus cubiertas secreta una sustancia quimiotáctica que atrae a los espermatozoides de la misma especie. Sin embargo, para muchas especies, los investigadores no han encontrado un producto químico específico que atraiga el espermatozoide al óvulo.

Cuando el espermatozoide de un erizo de mar entra en contacto con la capa de gelatina, experimenta una **reacción del acrosoma**, en la que las membranas que rodean al acrosoma (la tapa en la cabeza del espermatozoide; vea la figura 5-6) se unen y los poros en la membrana se agrandan. Los iones calcio del agua de mar se mueven hacia el acrosoma, que se hincha y empieza a desorganizarse. Luego, el acrosoma libera enzimas proteolíticas que digieren una vía a través de la capa de gelatina hacia la envoltura vitelina del óvulo. Si el espermatozoide y el óvulo son de la misma especie, la **bindina**, una proteína de unión específica de la especie ubicada en el acrosoma, se adhiere a receptores de unión específicos de la especie situados en la envoltura vitelina del óvulo.

Antes de que el espermatozoide de un mamífero participe en la fecundación, primero experimenta **capacitación**, un proceso de maduración en el tracto reproductivo femenino. Durante la capacitación, que en los humanos puede tomar varias horas, el espermatozoide se vuelve cada vez más móvil y capaz de experimentar una reacción del acrosoma cuando encuentra un óvulo. Las evidencias indican que la fecundación de mamíferos requiere la interacción entre el espermatozoide y las glicoproteínas específicas de la especie en la zona pelúcida del óvulo.

La entrada del espermatozoide es regulada

En los erizos de mar, una vez que ocurre el contacto entre el acrosoma y la envoltura vitelina, las enzimas disuelven un poco de la envoltura vitelina en el área de la cabeza del espermatozoide. La membrana plasmática del óvulo está cubierta de microvellosidades, varias de la cuales se alargan para rodear la cabeza del espermatozoide. A medida que lo hacen, las membranas plasmáticas del espermatozoide y el óvulo se unen, y se forma un **cono de fertilización** que se contrae para atraer el espermatozoide hacia al óvulo (**FIGURA 51-1**).

La fecundación del óvulo por más de un espermatozoide, condición conocida como polispermia, resulta en una descendencia con conjuntos adicionales de cromosomas, lo que suele ser letal. Dos reacciones, conocidas como *bloqueos rápido y lento* de la **polispermia**, evitan este evento. En el bloqueo rápido de la polispermia, la membrana plasmática del óvulo se despolariza, lo que impide la fusión con otro espermatozoide. Un óvulo no fecundado está polarizado; es decir, el citoplasma está cargado negativamente con respecto al exterior. Sin embargo, pocos segundos después de la fusión del espermatozoide, en la membrana plasmática se abren canales iónicos, permitiendo que iones calcio con carga positiva se difundan a través de la membrana y despolaricen el óvulo.

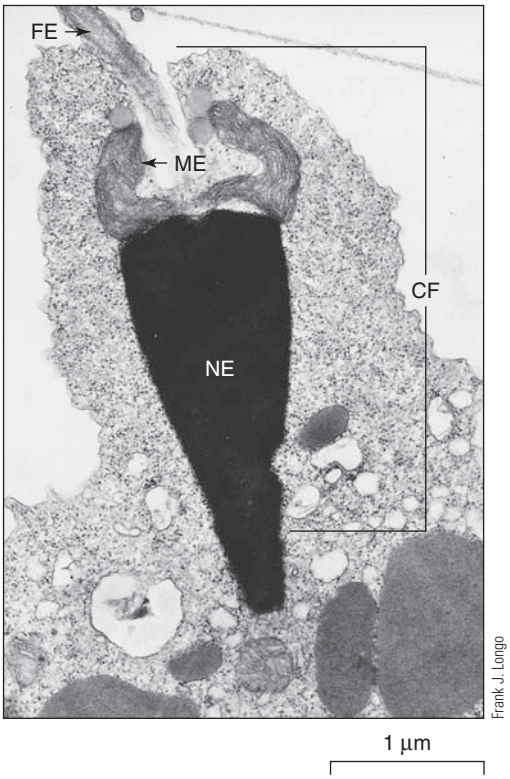


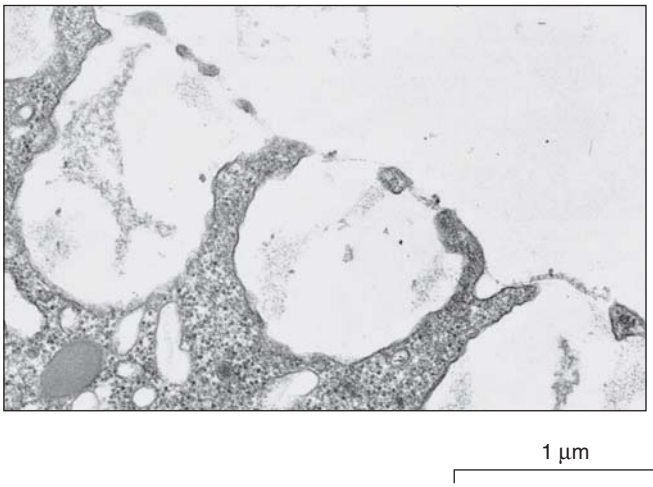
FIGURA 51-1 Fecundación

En esta micrografía, un cono de fertilización (CF) se forma a medida que un espermatozoide penetra en el óvulo de un erizo de mar. (NE, núcleo del espermatozoide; ME, mitocondria del espermatozoide; FE flagelo del espermatozoide).

El bloqueo lento de la polispermia, la **reacción cortical**, requiere varios minutos para completarse, pero se trata de un bloqueo completo. La unión del espermatozoide con los receptores en la envoltura vitelina activa una o más vías de *transducción de señales* (vea el capítulo 6) en el óvulo. Estos acontecimientos provocan la liberación de iones calcio almacenados en el retículo endoplasmático del óvulo hacia el citosol. El aumento en el nivel de calcio intracelular ocasiona que miles de glándulas corticales, vesículas encerradas en la corteza del óvulo (región próxima a la membrana plasmática) liberen por exocitosis enzimas, varias proteínas y otras sustancias hacia el espacio entre la membrana plasmática y la envoltura vitelina (**FIGURA 51-2**). Algunas de las enzimas disuelven la proteína que une ambas membranas; así, el espacio se agranda a medida que sustancias adicionales liberadas por las glándulas corticales aumentan la presión osmótica, provocando afluencia de agua desde los alrededores. Así, la envoltura vitelina se eleva por encima de la membrana plasmática y forma la cubierta de fecundación, un revestimiento endurecido que impide la entrada de un espermatozoide adicional.

En los mamíferos no se forma la cubierta de fecundación, pero las enzimas liberadas durante la exocitosis de los gránulos corticales modifican los receptores espermáticos en la zona pelúcida del óvulo, de modo que ningún espermatozoide adicional se enlaza con ellos.

No todas las especies cuentan con estos tipos de bloqueos de la polispermia. En algunos, como las salamandras, es usual que varios espermatozoides entren en el óvulo, aunque sólo el núcleo de uno se une con el núcleo del óvulo y el resto se degenera.



Tomado de E. Anderson, *The Journal of Cell Biology*, 1968, Vol. 37, pp. 514–539, derechos reservados por the Rockefeller University Press

FIGURA 51-2 Reacción cortical

Tres gránulos corticales experimentan exocitosis en esta micrografía MET de la membrana plasmática del óvulo de un erizo de mar después de la fecundación. Esta liberación del contenido de los gránulos corticales inicia el bloqueo lento de la polispermia.

La fecundación activa al óvulo

La liberación de iones calcio hacia el citoplasma del óvulo hace más que estimular la reacción cortical; también dispara el *programa de activación*, una serie de cambios metabólicos dentro del óvulo. La respiración aeróbica se incrementa, ciertas enzimas maternas y otras proteínas se vuelven activas, y pocos minutos después de la penetración del espermatozoide, ocurre una ráfaga de síntesis de proteínas. Además, el núcleo del óvulo es estimulado para completar la meiosis. (Recuerde del capítulo 50 que en la mayoría de las especies animales, incluyendo los mamíferos, en el momento de la fecundación un óvulo es en realidad un oocito secundario, detenido a principios de la segunda división meiótica).

En algunas especies, un óvulo puede ser activado artificialmente sin la penetración de un espermatozoide al frotarlo con sangre y pinchar la membrana plasmática con una aguja, por inyección de calcio o con otros tratamientos. Estos óvulos haploides pasan por algunas etapas de desarrollo *partenogenéticamente*; es decir, sin fecundación (vea el capítulo 50), aunque no pueden completar el desarrollo. En las especies han evolucionado mecanismos especiales de fecundación que son partenogenéticos por naturaleza.

Los pronúcleos del espermatozoide y el óvulo se unen, restaurando el estado diploide

Una vez que el núcleo del espermatozoide entra en el óvulo, los investigadores creen que es guiado hacia el núcleo del óvulo por un sistema de microtúbulos que se forma dentro del óvulo. El núcleo del espermatozoide se hincha y forma el **pronúcleo masculino**. El núcleo formado durante el completamiento de la meiosis en el óvulo se convierte en el **pronúcleo femenino**. (Recuerde de la figura 50-11 que el otro núcleo formado durante la segunda meiosis en el óvulo se convierte en el segundo cuerpo polar). Luego, los pronúcleos masculino y femenino se unen para formar el núcleo diploide del cigoto, y en preparación para la primera división celular ocurre síntesis de ADN.

Repaso

- ¿De qué manera los mecanismos de fecundación aseguran el control de la calidad (fecundación por un espermatozoide de la misma especie) y la cantidad (fecundación por un solo espermatozoide?)
- ¿Qué ocurre como resultado de la reacción cortical en los equinodermos? ¿Y en los mamíferos?

51.3 SEGMENTACIÓN

OBJETIVOS DE APRENDIZAJE

5 Seguir el patrón generalizado del desarrollo temprano del embrión a partir del cigoto, a través de la primera segmentación, y la formación de la mórula y la blástula.

6 Contrastar el desarrollo, incluyendo la segmentación, en el equinodermo (o en el anfioxo), el anfibio y el ave, prestando atención especial a la importancia de la cantidad y la distribución de la yema.

A pesar de su apariencia simple, el cigoto es **totipotente**; es decir, da origen a todos los tipos de célula del nuevo individuo. Debido a que el óvulo es muy grande en comparación con el espermatozoide, el volumen del citoplasma y los organelos del cigoto proviene del óvulo. Sin embargo, el espermatozoide y el óvulo suelen contribuir con la misma cantidad de cromosomas.

Poco después de la fecundación, el cigoto experimenta **segmentación**, una serie de divisiones meióticas rápidas sin período de crecimiento durante cada ciclo celular. Es por esto que, aunque el número de células aumenta, el embrión no crece en tamaño. El cigoto se divide inicialmente para formar un embrión bicelular. Luego, cada una de estas células experimenta mitosis y se divide, aumentando el número de células a 4. Divisiones repetidas aumentan el número de células, denominadas **blastómeros**, que forman el embrión. Aproximadamente en la etapa de 32 células, el embrión es una esfera sólida de blastómeros conocida como **mórula**. Finalmente, en algún momento entre 64 y varios cientos de blastómeros se forma la **blástula**, que suele ser una bola hueca con una cavidad llena de líquido, el **blastocelo**.

El patrón de segmentación es afectado por la yema

Muchos óvulos de animales contienen **yema**, una mezcla de proteínas, fosfolípidos y grasas que sirven como alimento para el embrión en desarrollo. La cantidad y distribución de yema varían entre diferentes grupos animales, dependiendo de las necesidades del embrión. Los óvulos de los mamíferos contienen poca yema porque el embrión obtiene apoyo nutricional materno a lo largo de la mayor parte de su desarrollo, mientras que los óvulos de las aves deben contener suficiente yema para mantener al embrión hasta su eclosión. Los óvulos de los equinodermos suelen requerir sólo yema suficiente para nutrir al embrión hasta que se convierte en una larva diminuta capaz de obtener su propio alimento.

La mayoría de los invertebrados y los cordados simples tienen **óvulos isolecitales** con cantidades relativamente pequeñas de yema distribuidas uniformemente por el citoplasma. Los óvulos isolecitos se dividen por completo; este hecho se denomina **segmentación holoblástica**. La segmentación de estos óvulos es radial o en espiral. La segmentación radial es característica de los *deuterostomos,* como los cordados y equinodermos; la segmentación en espiral es común en los embriones de *protostomos,* como los anélidos y moluscos (vea la figura 30-5).

En la **segmentación radial**, la primera división es vertical y divide al óvulo en dos células iguales. La segunda división segmentaria, también vertical, es en ángulos rectos de la primera división y separa las dos célu-

PUNTO CLAVE La segmentación en las estrellas de mar es radial y holoblástica.

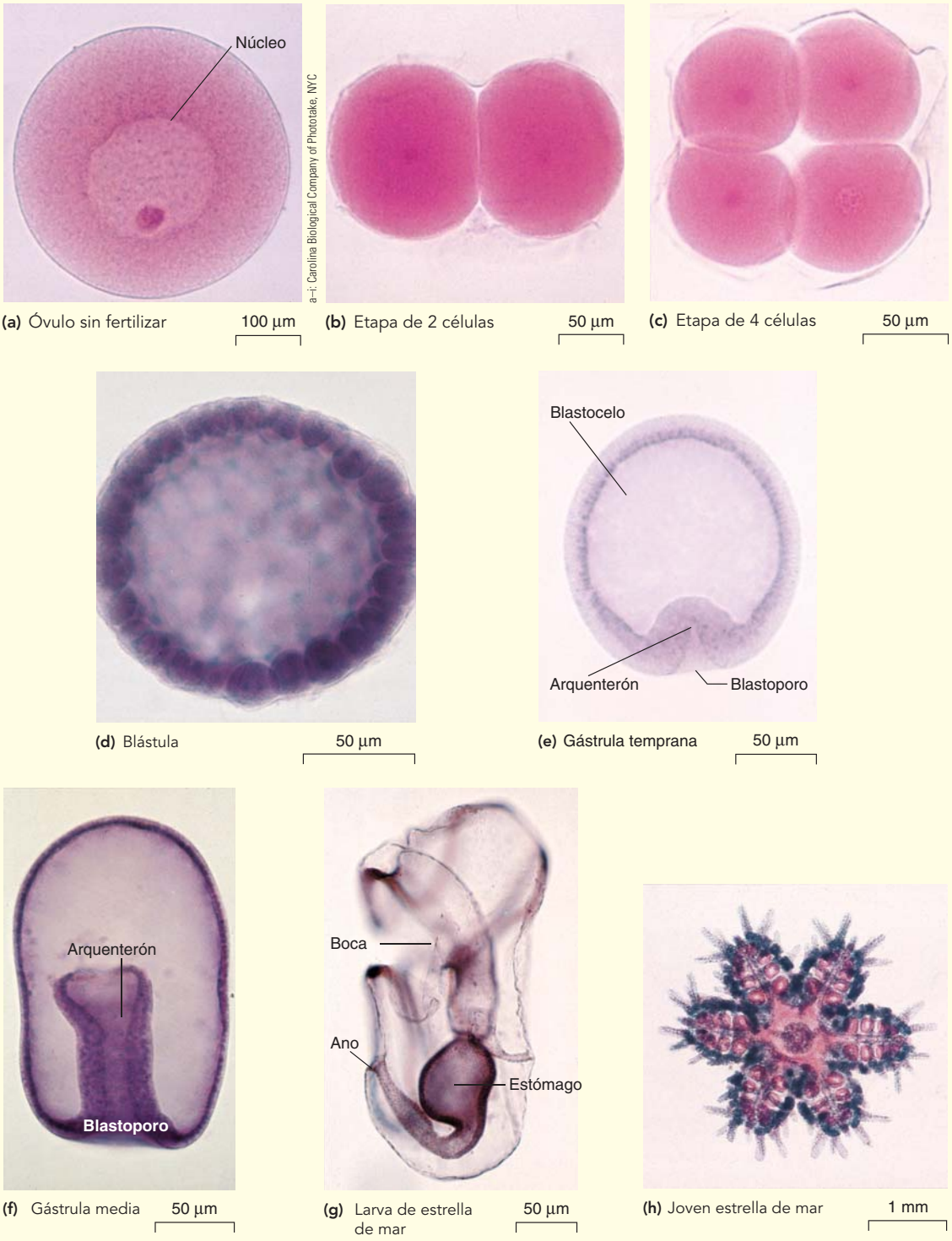


FIGURA 51-3 Micrografías obtenidas con microscopio óptico que muestran el desarrollo de una estrella de mar

(a) El óvulo isolecital posee una cantidad de yema distribuida uniformemente. **(b-d)** El patrón de segmentación es radial y holoblástico (todo el óvulo es particionado en células). **(e, f)** Las tres capas germinales se forman durante la gastrulación. El blastoporo es la abertura hacia la cavidad intestinal en desarrollo, el arquenterón. Los rudimentos de los órganos son evidentes en la larva de la estrella de mar **(h)** y la joven estrella de mar **(i)**. Todas las imágenes son vistas laterales con el polo animal en la parte superior, excepto **(c)** e **(i)**, que son vistas desde arriba. Observe que la larva de la estrella de mar es simétrica bilateralmente, pero el crecimiento diferencial produce una joven estrella de mar radialmente simétrica.

las en cuatro células iguales. La tercera división es horizontal, en ángulos rectos de las otras dos y separa las cuatro células en ocho células; cuatro arriba y cuatro abajo de la tercera línea de segmentación. Este patrón de segmentación radial ocurre en los equinodermos y en los anfioxos cefalocordados (**FIGURAS 51-3** y **51-4**).

En la **segmentación en espiral**, después de las dos primeras divisiones, el plano de citocinesis es diagonal al eje polar (**FIGURA 51-5**). Esto da por resultado una disposición en espiral de células, en la que cada una de éstas se encuentra colocada por arriba y entre dos células subyacentes. Este patrón es común en anélidos y moluscos.

Muchos vertebrados son **telolecitos**, lo que significa que poseen grandes cantidades de yema concentrada en un extremo de la célula, conocida como el **polo vegetal**. El polo opuesto, más activo metabólicamente, es el **polo animal**. Los óvulos de los anfibios son moderadamente telolecitos (mesolecitos). Aunque la segmentación es radial y holoblástica, las divisiones en el hemisferio vegetal son aminoradas por la presencia de yema inerte. Como resultado, la blástula consta de muchas células pequeñas en el hemisferio animal y menos células pero más grandes en el hemisferio vegetal (**FIGURA 51-6**). El blastocelo es desplazado hacia el polo animal.

Los óvulos telolecitos de reptiles y aves tienen cantidades muy grandes de yema en el polo vegetal y sólo una pequeña cantidad de citoplasma concentrado en el polo animal. La yema de tales óvulos nunca se segmenta. La división celular está restringida al **blastodisco**, el pequeño disco de citoplasma en el polo animal (**FIGURA 51-7**); este tipo de segmentación se denomina **segmentación meroblástica**. En aves y algunos reptiles, los blastómeros forman dos capas separadas por la cavidad del blastocelo: un *epiblasto* en la parte superior y una delgada capa inferior de células planas, el *hipoblasto*.

PUNTO CLAVE La segmentación en el anfioxo es radial y holoblástica.

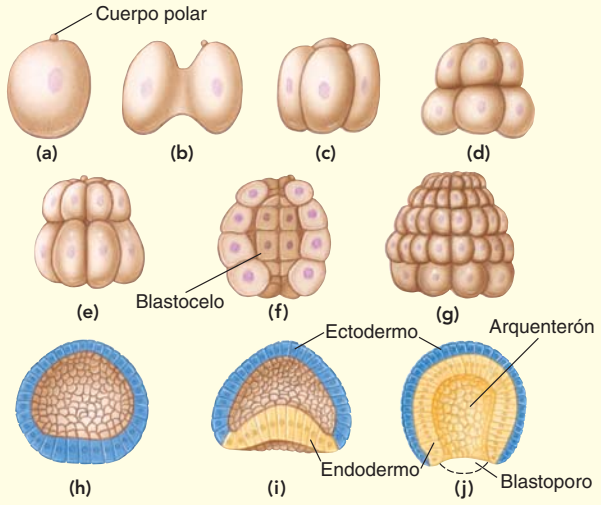


FIGURA 51-4 Segmentación y gastrulación en un anfioxo
Así como en una estrella de mar, la segmentación es holoblástica y radial. Los embriones se muestran de lado. **(a)** Óvulo maduro con cuerpo polar. **(b-e)** Las etapas de 2, 4, 8 y 16 células. **(f)** Corte abierto del embrión para mostrar el blastocelo. **(g)** Blástula. **(h)** Corte abierto de la blástula. **(i)** Gástrula temprana que muestra el principio de la invaginación en el polo vegetal. **(j)** Gástrula tardía. La invaginación está completa y se ha formado el blastoporo.

La segmentación puede distribuir determinantes del desarrollo

El patrón de segmentación en una especie particular depende de la yema y otros factores. Recuerde del capítulo 17 que algunos animales tienen patrones de desarrollo relativamente rígidos, conocidos como **desarrollo en mosaico**. Este tipo de desarrollo es en buena parte consecuencia

PUNTO CLAVE La segmentación en los anélidos es en espiral y holoblástica.

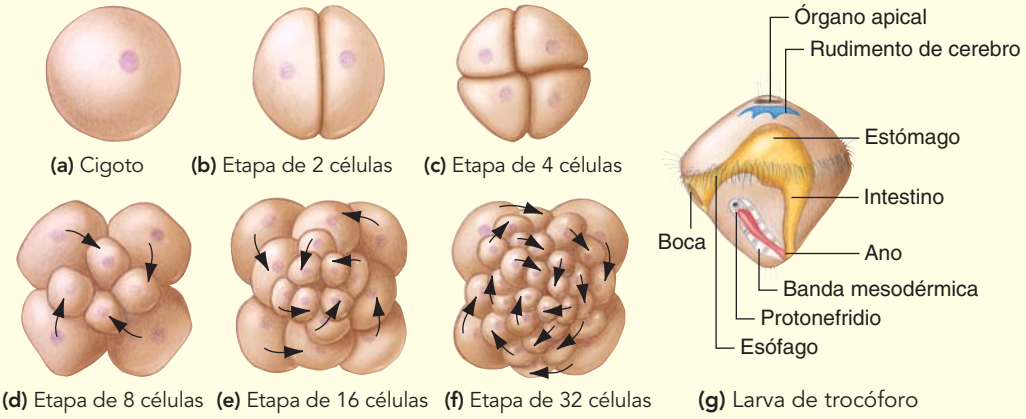


FIGURA 51-5 Segmentación en espiral en un embrión de anélido
(a-f) Vistas superiores del polo animal. Las divisiones segmentarias sucesivas ocurren en un patrón en espiral como se muestra. **(g)** Larva de trocóforo típica. La mitad superior del trocóforo se desarrolla en el extremo anterior del gusano adulto; todo el resto del cuerpo adulto se desarrolla a partir de la mitad inferior.

PUNTO CLAVE La segmentación en el óvulo moderadamente telolecito de la rana es radial y holoblástica, pero retrasada por la yema en el hemisferio vegetal.

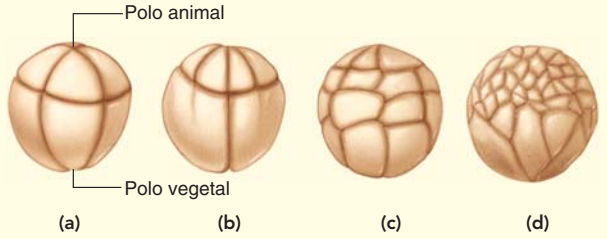


FIGURA 51-6 *Animada* **Patrón de segmentación en el óvulo de rana**

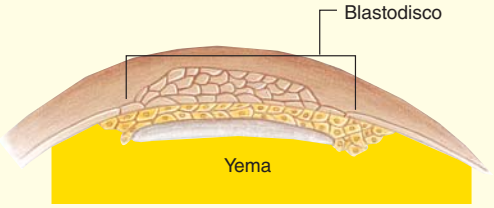
(a-d) Aunque la segmentación es holoblástica, la gran cantidad de yema concentrada en el hemisferio vegetal aminora la segmentación. Como resultado, se desarrollan menos células en el hemisferio vegetal que en el animal. Estos embriones se muestran de lado.

fundamental de la distribución inequitativa de materiales importantes en el citoplasma del cigoto. Debido a que el citoplasma del cigoto no es homogéneo, los determinantes del desarrollo citoplasmático repartidos a cada nueva célula durante la segmentación pueden ser diferentes. Estas diferencias ayudan a determinar el curso del desarrollo. En el otro extremo están los mamíferos, que tienen cigotos con citoplasma muy homogéneo. Presentan **desarrollo regulativo**, en el que las células individuales producidas por las divisiones son equivalentes, permitiendo así el desarrollo del embrión como un todo autorregulador. Los patrones de desarrollo de la mayoría de los animales caen en algún punto de un continuo entre estos dos extremos.

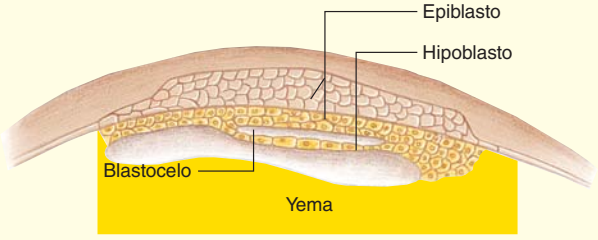
En algunas especies la distribución de determinantes del desarrollo en el óvulo no fecundado es mantenida en el cigoto. En otras, la penetración del espermatozoide inicia el reordenamiento del citoplasma. Por ejemplo, la fecundación del óvulo de anfibio ocasiona un desplazamiento de algo del citoplasma cortical. Estos movimientos citoplasmáticos pueden seguirse fácilmente porque la corteza del óvulo contiene gránulos de pigmento oscuro. Como resultado de este reordenamiento, una región en forma de luna creciente de citoplasma subyacente de color más claro (gris) se vuelve evidente en dirección exactamente opuesta al punto en la célula donde el espermatozoide penetró el óvulo. Se considera que esta región de **media luna creciente** contiene factores de crecimiento y otros determinantes del desarrollo. La primera segmentación biseca la media luna, distribuyendo la mitad a cada uno de los dos blastómeros; de esta forma la posición de la media luna creciente establece las futuras mitades derecha e izquierda del embrión. A medida que la segmentación continúa, el material de la media luna creciente es repartido entre ciertos blastómeros. Los que contienen partes de la media luna creciente terminan por desarrollarse en la región dorsal del embrión.

Los experimentos han confirmado la importancia de los determinantes en la media luna creciente para el desarrollo. Si los primeros dos blastómeros de la rana son separados experimentalmente, cada uno se desarrolla en un renacuajo completo (**FIGURA 51-8a**). Cuando el plano de la primera división se modifica de modo que la media luna creciente está ausente por completo de una de las células, esa célula no se desarrolla normalmente (**FIGURA 51-8b**).

PUNTO CLAVE La segmentación en embriones de ave está restringida al blastodisco (segmentación meroblástica)



(a) Formación temprana del blastodisco, que es un pequeño disco de citoplasma sobre la superficie superior de la yema del huevo. Esta vista en corte muestra células sobre la superficie del blastodisco, así como en el interior.



(b) El blastodisco se divide en dos capas de tejido, un epiblasto superior y un hipoblasto inferior, separados por el blastocelo.

FIGURA 51-7 **Segmentación en el embrión de un ave**

La segmentación provee los bloques de construcción para el desarrollo

La segmentación parte el cigoto en muchas células pequeñas que sirven como los bloques de construcción fundamentales para el desarrollo ulterior. Al final de la segmentación, las pequeñas células que forman la blástula empiezan a moverse con relativa facilidad, ordenándose a sí mismas en los patrones necesarios para el desarrollo futuro. Las proteínas superficiales son importantes para ayudar a las células a "reconocerse" unas a otras y por tanto a determinar cuáles se adhieren para formar tejidos.

Repaso

- ¿Qué es la segmentación radial? ¿Y la segmentación en espiral?
- ¿Qué tipo de segmentación es característico de los óvulos telolecitos de reptiles y aves?
- ¿Cómo influencia el citoplasma el desarrollo temprano?

51.4 GASTRULACIÓN

OBJETIVO DE APRENDIZAJE

7 Identificar la importancia de la gastrulación en el proceso de desarrollo y comparar la gastrulación en el equinodermo (o en el anfioxo), el anfibio y el ave.

El proceso por el cual la blástula se convierte en un embrión con tres capas, o **gástrula**, se denomina **gastrulación**. Así, el desarrollo temprano se lleva a cabo en las siguientes etapas:

cigoto ⟶ primeras etapas de segmentación ⟶ mórula ⟶ blástula ⟶ gástrula

Durante la gastrulación, el embrión empieza a aproximar su plan corporal a medida que las células se ordenan a sí mismas en tres **capas germinales** distintas, o capas de tejido embriónico: la capa exterior, el **ectodermo**; la interior, el **endodermo**, y el **mesodermo**, que se desarrolla entre éstas. Otras divisiones celulares se llevan a cabo durante la gastrulación y las capas germinales se establecen mediante una combinación de procesos. Muchas células pierden sus anteriores contactos célula-célula y establecen nuevos mediante procesos de reconocimiento y adhesión celulares que implican interacciones entre las integrinas y otras proteínas de la membrana plasmática y la matriz extracelular (vea los capítulos 4 y 5). Muchas células experimentan cambios citoesqueléticos, particularmente alteraciones en la distribución de microfilamentos de actina; estos cambios en la arquitectura interna de las células les permiten cambiar de forma y/o experimentar movimientos específicos direccionales ameboides. Como resultado de estos movimientos, muchas células terminan por asumir nuevas posiciones en el interior del embrión.

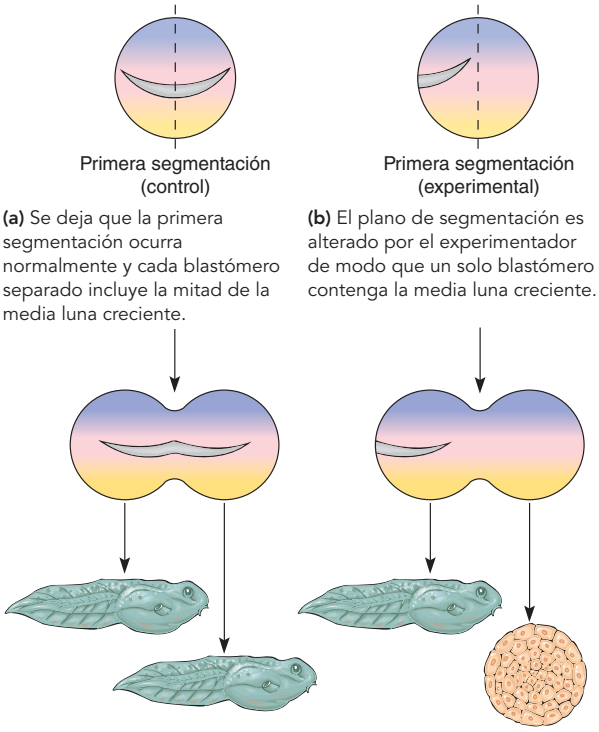
Cada una de las capas germinales se desarrolla en partes específicas del embrión. Conforme el lector estudie las ilustraciones, tenga en cuenta que se usa un código de color aceptado convencionalmente por los biólogos expertos en desarrollo para representar las capas germinales; endodermo, amarillo; mesodermo, rojo o rosa; y ectodermo, azul.

EXPERIMENTO CLAVE

PREGUNTA: ¿El desarrollo de una rana es influenciado por determinantes del desarrollo citoplasmáticos?

HIPÓTESIS: La media luna creciente, que suele ser bisecada por la primera división segmentaria, estableciendo así las mitades derecha e izquierda del embrión, es donde se ubican los determinantes del desarrollo cruciales.

EXPERIMENTO: Los dos blastómeros resultantes de la primera división segmentaria son separados por el investigador y se les permite desarrollarse de manera independiente.



(a) Se deja que la primera segmentación ocurra normalmente y cada blastómero separado incluye la mitad de la media luna creciente.

(b) El plano de segmentación es alterado por el experimentador de modo que un solo blastómero contenga la media luna creciente.

Cada uno de los dos blastómeros separados contenía la mitad de la media luna creciente y cada uno se desarrolló en un renacuajo normal.

El blastómero separado que recibió toda la media luna creciente se desarrolló normalmente, pero el blastómero sin la media luna creciente dio origen a una bola de células desorganizadas.

RESULTADOS Y CONCLUSIÓN: Debido a que sólo los blastómeros que contenían toda la media luna creciente o parte de ella se desarrollaron en renacuajos, la media luna creciente marca la ubicación de los determinantes del desarrollo esenciales en el óvulo fecundado.

FIGURA 51-8 ***Animada*** **Determinantes citoplasmáticos en el desarrollo de una rana**

La cantidad de yema afecta el patrón de gastrulación

El tipo de gastrulación simple que ocurre en equinodermos y anfioxos se ilustra en las figuras 51-3f y g y 51-4i y j, respectivamente. La gastrulación comienza cuando un grupo de células en el polo vegetal experimenta una serie de cambios de forma que provocan que parte de la pared de la blástula se aplane primero y luego se pliegue hacia dentro (invagine). La pared invaginada termina por encontrar la pared opuesta, obliterando el blastocelo.

Es posible demostrar de manera aproximada este tipo de gastrulación al oprimir hacia dentro la pared de un globo parcialmente desinflado hasta tocar la pared opuesta. En forma semejante, el embrión es convertido en una estructura con pared doble en forma de taza. La nueva pared interna reviste el **arquenterón**, la cavidad recién formada del intestino en desarrollo. La abertura del arquenterón hacia el exterior, el **blastoporo**, es el sitio del futuro ano en los deuterostomos.

Este tipo de gastrulación simple no puede ocurrir en el embrión de un anfibio porque las grandes células cargadas de yema en la mitad vegetal de la blástula obstruyen cualquier movimiento hacia dentro en el polo vegetal. En cambio, las células que provienen del polo animal se mueven hacia abajo de la superficie del embrión; cuando llegan a la región derivada de la media luna creciente, se mueven hacia el interior. Este movimiento hacia dentro se logra a medida que las células cambian de forma, primero asumiendo la apariencia de frasco o botella (de modo que la mayor parte de su masa está realmente por debajo de la superficie) y luego hundiéndose en el interior cuando pierden sus conexiones restantes con otras células en la superficie. Este punto sobre la superficie del embrión, conocido como **labio dorsal del blastoporo**, está indicado por un hoyuelo semejante a una C de costado (**FIGURA 51-9**). A medida que el proceso continúa, el blastoporo adquiere una forma de anillo mientras las células laterales, y luego ventrales, a su labio dorsal se ven involucrados en movimientos similares. Las células llenas de yema ocupan el espacio encerrado por los labios del blastoporo, formando el tapón de yema.

El arquenterón se forma y es revestido en todos sus lados por células que se han desplazado desde la superficie. Al principio, el arquenterón es una rendija estrecha, pero se expande gradualmente en el extremo anterior del embrión. Como resultado, el blastocelo se contrae de manera progresiva y termina por desaparecer.

Aunque los detalles difieren en alguna medida, la gastrulación en las aves es semejante en lo básico a la gastrulación anfibia. Las células

PUNTO CLAVE La gastrulación forma las tres capas germinales: endodermo, ectodermo y mesodermo.

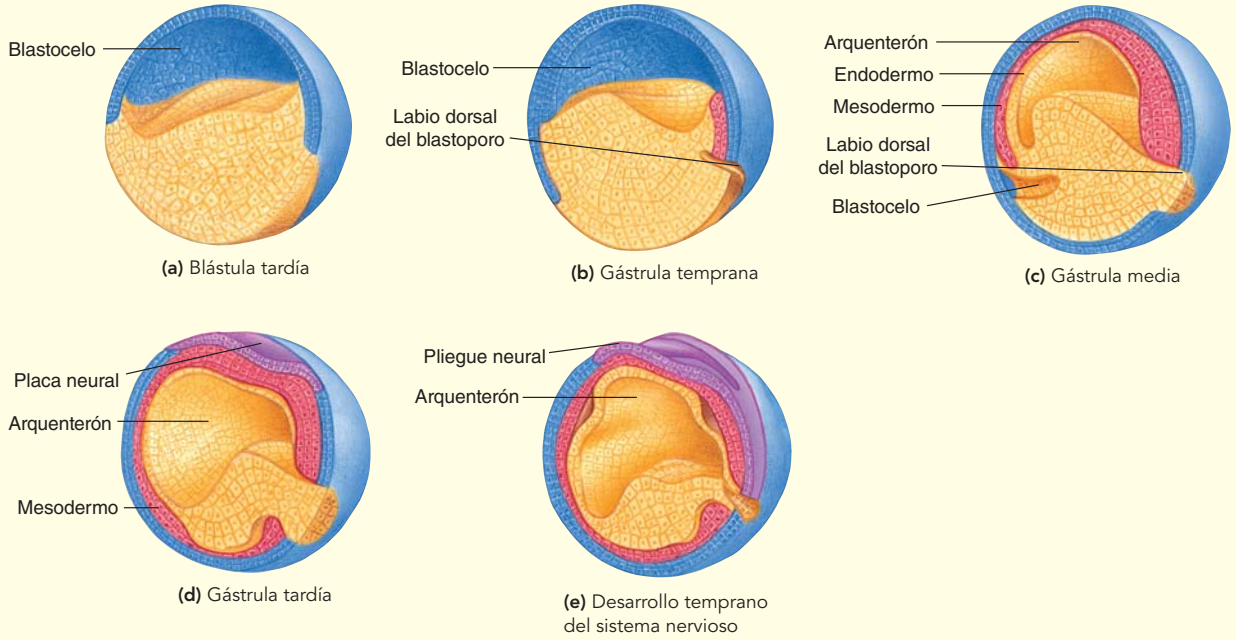


FIGURA 51-9 ***Animada*** **La gastrulación en el embrión de una rana**
Los embriones en los diagramas están cortados longitudinalmente a la mitad para mostrar la formación de las capas germinales.

que forman la capa superior (el epiblasto) migran hacia la línea central para formar una región engrosada conocida como **línea primitiva**, que se estira y vuelve estrecha a medida que se desarrolla. En su centro hay un surco estrecho, el **surco primitivo**. La línea primitiva es una estructura dinámica. Sus células cambian constantemente a medida que migran desde el epiblasto, se hunden hacia dentro en el surco primitivo, luego se mueven hacia fuera en forma lateral y anteriormente en el interior (**FIGURA 51-10**). El surco primitivo es el equivalente funcional del blastoporo de los embriones de equinodermo, anfioxo y anfibio. Sin embargo, el embrión de un ave puede no contener una cavidad homóloga al arquenterón.

En el extremo anterior de la línea primitiva, las células destinadas a formar el **notocordio** (barra de soporte de células mesodérmicas semejantes a cartílago que sirve como eje flexible del esqueleto en todos los embriones de cordados) se concentran en un nudo engrosado conocido como **nodo de Hensen**. Estas células se hunden hacia el interior y luego se mueven anteriormente justo por debajo del epiblasto, formando una extensión estrecha a partir del nodo. Las células que formarán otros tipos de mesodermo se mueven lateral y anteriormente desde la línea primitiva, entre el epiblasto (que se vuelve ectodermo) y el hipoblasto. Otras células que forman el endodermo desplazan las células del hipoblasto y las obligan a moverse lateralmente. Estas células desplazadas formarán parte de las membranas extraembrionarias, que se analizan en una sección posterior.

Repaso

- ¿Qué es el arquenterón? ¿En las estrellas de mar se forma un arquenterón? ¿Y en los anfibios? ¿Y en las aves?
- ¿Cómo afectan a la gastrulación la cantidad y distribución de la yema?

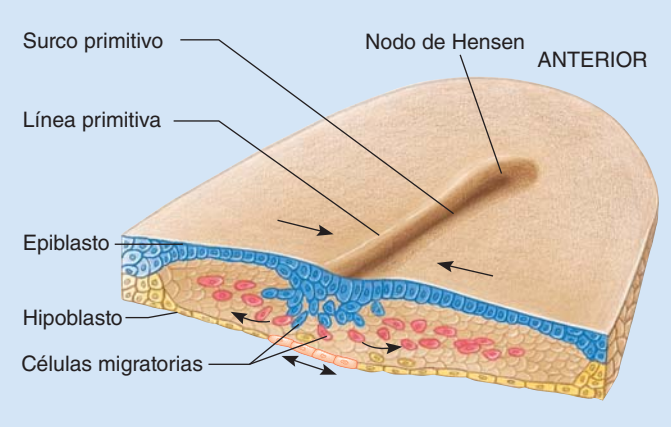


FIGURA 51-10 **Gastrulación en las aves ▶**
Un embrión de tres capas se forma a medida que las células se mueven hacia la línea primitiva, se mueven hacia dentro en el surco primitivo y migran lateral y anteriormente en el interior. Las células rojas se desarrollan como mesodermo. Las células mostradas justo arriba de la flecha con dos puntas han migrado hacia el hipoblasto; se mueven lateralmente y terminarán por transformarse en endodermo.

51.5 ORGANOGÉNESIS

OBJETIVOS DE APRENDIZAJE

8 Definir *organogénesis* y resumir el destino de cada una de las capas germinales.

9 Seguir el desarrollo temprano del sistema nervioso de los vertebrados.

La gastrulación conduce a la **organogénesis**, o formación de órganos, en la cual las células de las tres capas germinales continúan el proceso de formación de patrones que lleva a la generación de estructuras específicas. El ectodermo termina por formar la capa exterior de la piel y da origen al sistema nervioso y a los órganos sensoriales. Los tejidos que finalmente revisten el tracto digestivo, y los órganos que se desarrollan como excrecencias del tracto digestivo (incluyendo el hígado, el páncreas y los pulmones), son de origen endodérmico. El tejido óseo, muscular y los sistemas circulatorio, excretor y reproductivo se derivan todos del mesodermo (**TABLA 51-1**; vea la figura 17-1).

El notocordio, el cerebro y la médula espinal se encuentran entre los primeros órganos que se desarrollan en el embrión vertebrado temprano (**FIGURA 51-11**; vea también las figuras 51-9d y e). Primero, el notocordio, que es un tejido mesodérmico, crece a lo largo de la longitud del embrión como un bastón cilíndrico de células. Finalmente, el notocordio es remplazado por la columna vertebral, aunque sus remanentes permanecen en los discos cartilaginosos entre las vértebras.

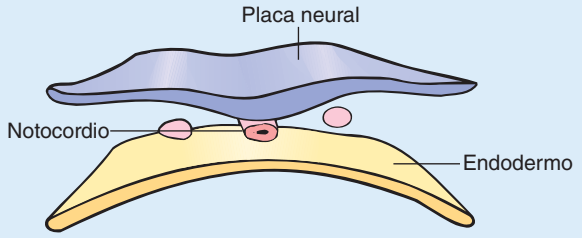
El notocordio en desarrollo tiene otra función crucial. Numerosos experimentos en que los investigadores han trasplantado porciones del mesodermo del notocordio a otras ubicaciones en el embrión muestran que el notocordio provoca que el ectodermo suprayacente se engruese y se diferencie para formar el precursor del sistema nervioso central, la **placa neural**. Estos fenómenos, en los cuales ciertas células estimulan o influyen de otra manera la diferenciación de sus vecinas, son ejemplos de **inducción** (vea el capítulo 17).

TABLA 51-1 Destino de las capas germinales formadas en la gastrulación

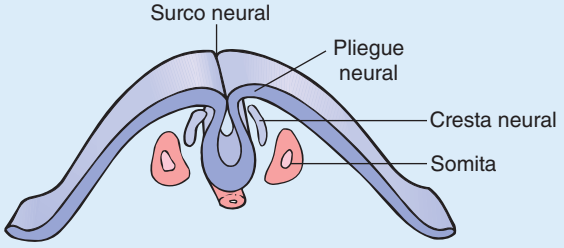
Ectodermo	
	Sistema nervioso y órganos sensoriales
	Capa externa de la piel (epidermis) y sus estructuras asociadas (uñas, cabello, etcétera)
	Glándula pituitaria
Mesodermo	
	Notocordio
	Esqueleto (hueso y cartílago)
	Músculos
	Sistema circulatorio
	Sistema excretor
	Sistema reproductivo
	Capa interna de la piel (dermis)
	Capas exteriores del tubo digestivo y de las estructuras que se desarrollan a partir de éste, como es el caso de parte del sistema respiratorio
Endodermo	
	Reviste el tubo digestivo y las estructuras que se desarrollan a partir de éste, como el revestimiento del sistema respiratorio

Pruebas repetidas apoyan la hipótesis de que la inducción de las células de la placa neural no requiere contacto directo célula a célula con las células del notocordio en desarrollo. En consecuencia, los investigadores consideran que esta inducción implica la difusión de algún tipo de molécula de señalización, aunque aún no han identificado la señal química misma. La inducción de la placa neural por el notocordio es un buen ejemplo de la importancia de la posición de una célula en relación con otras células. Esta posición a menudo es crítica para determinar el destino de una célula porque determina su exposición a sustancias liberadas desde otras células.

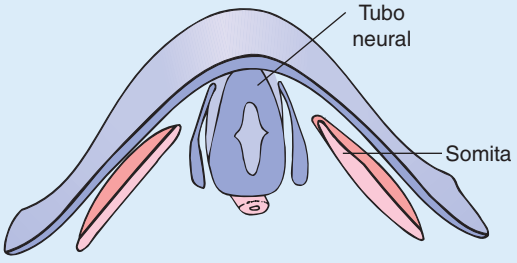
Las células de la placa neural experimentan cambios de forma que provocan que las células centrales de la placa neural se muevan hacia abajo y formen una depresión denominada **surco neural**; las células que flanquean el surco a cada lado forman los **pliegues neurales**. Cambios



(a) Aproximadamente 19 días. La placa neural ha empezado a formar una depresión y genera un surco superficial que estará flanqueado por pliegues neurales.



(b) Aproximadamente 20 días. Los pliegues neurales se aproximan entre sí. Las células de la cresta neural, derivadas del ectodermo, migrarán en el embrión y darán origen a neuronas sensoriales; los somitas son bloques de mesodermo que se vuelven vértebras y otras partes segmentadas del cuerpo. (No se muestra el endodermo).



(c) Aproximadamente 26 días. Los pliegues neurales se han unido para formar el tubo neural hueco, que origina el cerebro en el extremo anterior del embrión y la médula espinal posteriormente. (No se muestra el endodermo).

FIGURA 51-11 ***Animada*** **Desarrollo del sistema nervioso humano**

continuos en la forma de las células aproximan los pliegues entre sí hasta que se encuentran y unen para formar el **tubo neural**. En este proceso, el tubo neural hueco llega a colocarse por debajo de la superficie. El ectodermo suprayacente a éste formará la capa exterior de la piel. La porción anterior del tubo neural crece y se diferencia en el cerebro; el resto del tubo se desarrolla en la médula espinal. El cerebro y la médula espinal permanecen huecos, incluso en el adulto; los ventrículos del cerebro y el canal central de la médula espinal son recordatorios persistentes de sus orígenes embrionarios.

Varios nervios motores crecen del cerebro y la médula espinal en desarrollo, pero los nervios sensoriales tienen un origen separado. Cuando los pliegues neurales se unen para formar el tubo neural, protuberancias de tejido nervioso conocidos como **cresta neural** surgen del ectodermo a cada lado del tubo. Las células de la cresta neural migran hacia abajo desde su posición original y forman los ganglios de la raíz dorsal de los nervios espinales y las neuronas simpáticas postganglionares. A partir de las células sensoriales en los ganglios de la raíz dorsal, las dendritas crecen hacia los órganos sensoriales y los axones crecen dentro de la médula espinal. Otras células de la cresta neural migran a varias ubicaciones en el embrión. Originan partes de ciertos órganos sensoriales, casi todas las células formadoras de pigmento en el cuerpo y partes de la cabeza. Algunos derivados de la cresta neural en la cabeza son el cartílago y el hueso del cráneo, cara y mandíbula, tejido conectivo en el ojo y dermis facial; nervios sensoriales y otras partes del sistema nervioso periférico; y ganglios del sistema nervioso autonómico.

A medida que se desarrolla el sistema nervioso, otros órganos también empiezan a tomar forma. Bloques de mesodermo conocidos como somitas se forman a cada lado del tubo neural. Éstos darán origen a las vértebras, músculos y otros componentes del eje del cuerpo. Además del esqueleto y los músculos, las estructuras mesodérmicas incluyen a los riñones, las estructuras reproductivas y los órganos circulatorios. De hecho, el corazón y los vasos sanguíneos están entre las primeras estructuras que se forman, y deben funcionar mientras están en desarrollo.

El desarrollo del corazón con cuatro cámaras de las aves y los mamíferos es un buen ejemplo de organogénesis (**FIGURA 51-12**; vea el capítulo 44). El corazón se origina mediante la fusión de pares de vasos sanguíneos. La sangre venosa entra en la única aurícula; pasa al único ventrículo, que está ubicado por arriba de la aurícula; y luego es bombeada hacia el embrión. Durante el desarrollo ulterior, la aurícula experimenta un proceso de torsión que la lleva a una posición por arriba del ventrículo, y se forman particiones que dividen la aurícula y el ventrículo en las cámaras derecha e izquierda.

El tracto digestivo se forma primero como un intestino anterior y un intestino posterior separados a medida que la pared del cuerpo crece y se pliega; este proceso los corta en dos tubos simples. A medida que el embrión crece, estos tubos, que están revestidos con endodermo, crecen y se vuelven bastante alargados. El hígado, el páncreas y la tráquea se originan como excrecencias tubulares superficiales del intestino. A medida que la tráquea crece hacia abajo, da origen a los pares de brotes pulmonares, que se desarrollan como pulmones. La parte más anterior del intestino anterior se convierte en la faringe. Una serie de pequeñas evaginaciones de la faringe, las **bolsas faríngeas**, sobresalen lateralmente. Éstas se encuentran con las **hendiduras branquiales**, un conjunto de invaginaciones del ectodermo suprayacente. Los arcos de tejido formados entre los surcos se denominan **arcos branquiales** y contienen los rudimentarios elementos óseo, neural y vascular de la cara, las mandíbulas y el cuello.

En los peces y algunos anfibios, las bolsas faríngeas y las hendiduras branquiales se encuentran y forman un pasaje continuo desde la faringe hacia el exterior; estas hendiduras branquiales funcionan como órganos respiratorios. En los vertebrados terrestres, cada hendidura branquial permanece separada de la bolsa faríngea correspondiente por una delgada membrana de tejido y estas estructuras dan origen a órganos más apropiados para la vida terrestre. Por ejemplo, la cavidad del oído medio y su conexión con la faringe, el tubo de Eustaquio, se deriva de una bolsa faríngea.

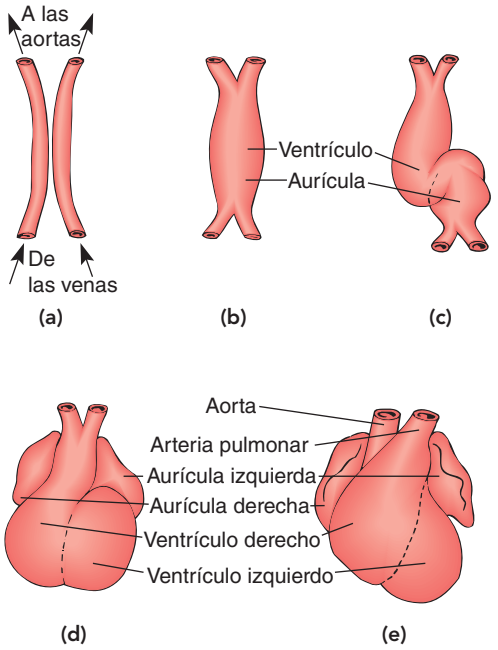


FIGURA 51-12 Formación del corazón en aves y mamíferos
Estas vistas ventrales de etapas sucesivas muestran cómo se forma el corazón a partir de la fusión de dos vasos sanguíneos y que al principio el extremo que recibe sangre de las venas está en la parte inferior. El corazón en desarrollo gira para llevar la aurícula a una posición por arriba del ventrículo, y luego las cámaras se dividen para formar el corazón de cuatro cámaras.

Repaso

- ¿Qué estructuras adultas se desarrollan a partir de cada capa germinal?
- ¿Cómo interactúan la división celular, el crecimiento, la diferenciación celular y la morfogénesis en la formación del tubo neural?
- ¿Cuál es la importancia de las células de la cresta neural para el desarrollo?

51.6 MEMBRANAS EXTRAEMBRIONARIAS

OBJETIVO DE APRENDIZAJE

10 Dar los orígenes y funciones del corión, amnios, alantoides y saco vitelino.

En los vertebrados terrestres, las tres capas germinales también originan cuatro **membranas extraembrionarias**: corión, amnios, alantoides y saco vitelino (**FIGURA 51-13**). Aunque éstas se desarrollan a partir de las capas germinales, no forman parte del embrión mismo y son eliminadas en la eclosión o el nacimiento. Las membranas extraembrionarias son

adaptaciones a los retos del desarrollo embrionario en la tierra. Protegen al embrión, impiden que se seque y lo ayudan a obtener alimento y oxígeno, así como a eliminar desechos.

La membrana más exterior, el **corión**, encierra todo el embrión así como las otras membranas. Ubicado bajo el cascarón del huevo en aves y reptiles, funciona como el órgano principal de intercambio de gases. Como se verá en la siguiente sección, sus funciones se han ampliado en los humanos y en la mayoría de otros mamíferos.

Como el corión, el **amnios** encierra a todo el embrión. La cavidad amniótica, el espacio entre el embrión y el amnios se llena de líquido amniótico secretado por la membrana. (Recuerde del capítulo 32 que los vertebrados terrestres se conocen como amniotas porque sus embriones se desarrollan dentro de esta piscina de fluido). El líquido amniótico evita que el embrión se seque y le permite cierta libertad de movimiento. El líquido también sirve como cojín protector que absorbe golpes e impide que la membrana amniótica se adhiera al embrión. En la práctica médica actual se puede obtener una muestra de líquido amniótico mediante un procedimiento denominado *amnioscentesis* y analizarla en busca de anomalías bioquímicas o cromosómicas que indiquen un posible defecto al nacer (vea la figura 16-12).

El **alantoides** es una excreción del tracto digestivo en desarrollo. En reptiles y aves almacena desechos de nitrógeno. En los humanos, el alantoides es pequeño y no funcional, salvo que sus vasos sanguíneos contribuyen a la formación de vasos umbilicales que unen al embrión con la placenta. En los vertebrados con óvulos ricos en yema, el **saco vitelino** encierra la yema, la digiere lentamente y la pone a disposición del embrión. Un saco vitelino, conectado con el embrión por una yema del tallo, se desarrolla inclusive en embriones de mamíferos que tienen poco o nada de yema. Sus paredes sirven como centros temporales para la formación de células sanguíneas.

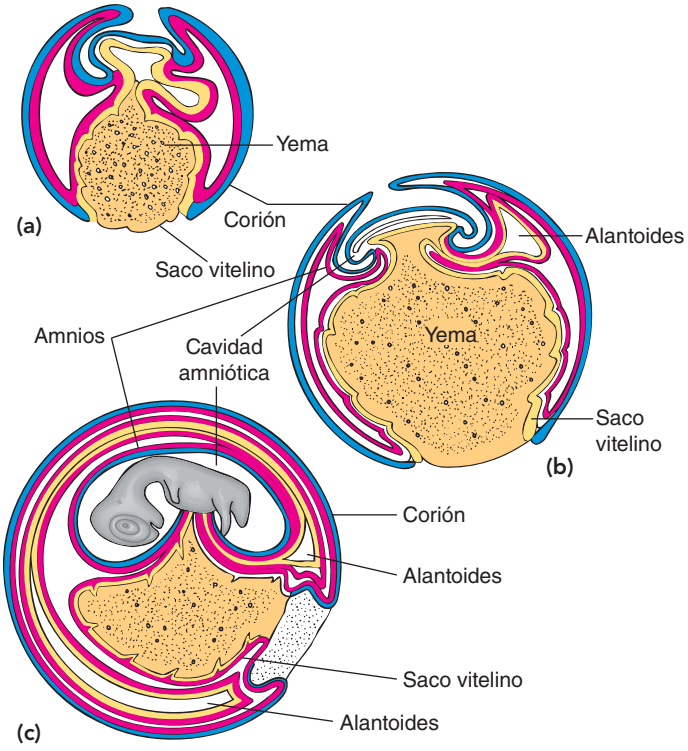


FIGURA 51-13 **Membranas extraembrionarias**
La formación de las membranas extraembrionarias del pollo se ilustra a los **(a)** cuatro días, **(b)** cinco días, **(c)** nueve días de desarrollo. Cada una de las membranas se desarrolla a partir de la combinación de dos capas germinales. El corión y el amnios se forman a partir de los pliegues laterales del ectodermo y mesodermo que se extienden sobre el embrión y se unen. El alantoides y el saco vitelino se desarrollan a partir del endodermo y el mesodermo.

Repaso

- ¿Cuáles son los papeles del corión y el amnios en los embriones de vertebrados terrestres?
- ¿En qué se diferencian las funciones del alantoides y el saco vitelino en las aves y los mamíferos?

51.7 DESARROLLO HUMANO

OBJETIVOS DE APRENDIZAJE

11 Describir el curso general del desarrollo humano temprano, incluyendo la fecundación, los destinos del trofoblasto y la masa celular interna, la implantación y el papel de la placenta.

12 Contrastar la vida postnatal con la vida prenatal, describiendo varios cambios que ocurren al nacer o poco después con el fin de permitir que el neonato viva independientemente.

13 Describir algunos cambios anatómicos y fisiológicos que ocurren con la edad.

El **período de gestación** humano, la duración del embarazo, promedia 266 días (38 semanas o alrededor de 9 meses) desde el momento de la fecundación hasta el nacimiento del bebé (**TABLA 51-2**). Se usará

TABLA 51-2 **Algunos eventos importantes del desarrollo en el embrión humano**

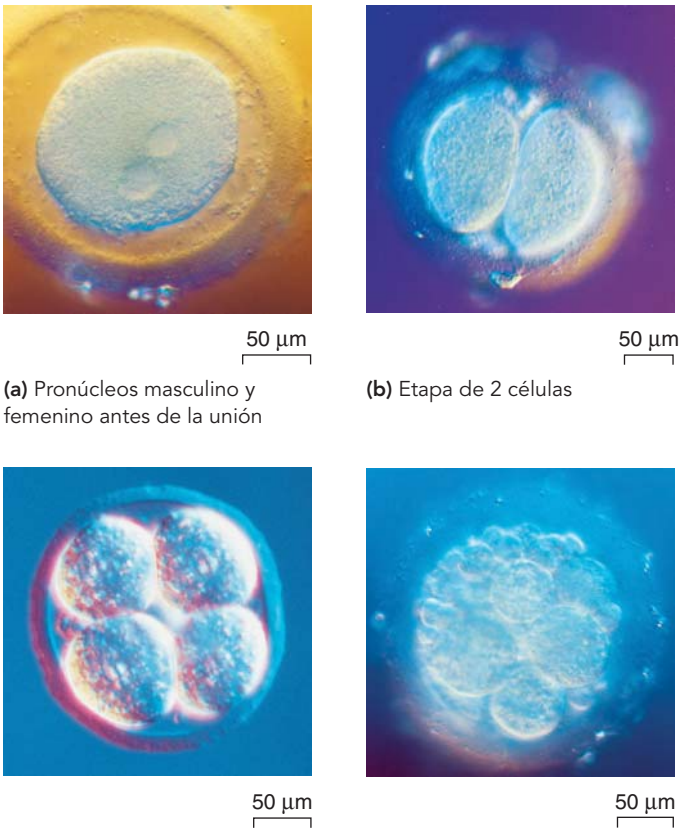
Tiempo desde la fecundación	Evento
24 horas	El embrión llega a la etapa de dos células
3 días	La mórula llega al útero
7 días	El blastocito empieza a implantarse
2.5 semanas	Se forman el notocordio y la placa neural, se diferencia el tejido que dará origen al corazón, las células sanguíneas se forman en el saco vitelino y el corión.
3.5 semanas	Formación del tubo neural, el ojo y el oído primordiales son visibles, formación de los sacos faríngeos, diferenciación del brote del intestino, el sistema respiratorio y la glándula tiroides apenas empiezan a desarrollarse; los tubos cardiacos se unen, flexionan y empiezan a latir, se establecen los vasos sanguíneos
4 semanas	Aparecen los brotes de las extremidades, formación de tres divisiones primarias del cerebro
2 meses	Diferenciación muscular, el embrión es capaz de moverse, gónadas distinguibles como testículos u ovarios, los huesos empiezan a osificarse, diferenciación de la corteza cerebral, los vasos sanguíneos principales asumen sus posiciones finales
3 meses	El sexo puede ser determinado por inspección externa, el notocordio se degenera, la glándula linfática se desarrolla
4 meses	El rostro empieza a parecer humano, los lóbulos del cerebro se diferencian; los ojos, oídos y nariz se ven más "normales"
Tercer trimestre	Pelo suave comienza a cubrir el feto, más adelante se caerá; empieza la mielinación neuronal, tremendo crecimiento del cuerpo
266 días	Nacimiento

este sistema de conteo temporal al analizar los eventos del desarrollo temprano. Debido a que el momento de fecundación no es fácilmente observable, los obstetras suelen datar el embarazo al contar a partir de la fecha del comienzo del último período menstrual de la mujer; mediante este cálculo, un embarazo promedio dura 260 días (40 semanas).

La fecundación ocurre en el oviducto, y en menos de 24 horas el cigoto humano se ha dividido para convertirse en un embrión de dos células (**FIGURA 51-14**). La segmentación continúa a medida que el embrión es impulsado a lo largo del oviducto por acción ciliar.

Cuando el embrión entra en el útero aproximadamente el quinto día del desarrollo, la *zona pelúcida* (su cubierta circundante) se disuelve. Durante los siguientes días, el embrión flota en libertad en la cavidad uterina y es alimentado por un fluido nutritivo secretado por las glándulas del útero. Sus células se ordenan a sí mismas formando una blástula, que en los mamíferos se denomina **blastocito**. La capa más exterior de células, el **trofoblasto**, termina por formar el corión y el amnios que rodean al embrión. Un pequeño grupo de células, la **masa celular interna**, se proyecta hacia la cavidad del blastocito. La masa celular más interna da origen al embrión propiamente dicho.

Alrededor del séptimo día de desarrollo, el embrión inicia el proceso de **implantación,** en el que se incrusta en el endometrio del útero (**FIGURA 51-15**). Las células del trofoblasto en contacto con el endometrio secretan enzimas que erosionan una zona lo suficientemente grande para dar cabida al diminuto embrión. A medida que éste se las arregla para encontrar su camino hacia los tejidos conectivo y vascular subyacentes, el endometrio se repara a sí mismo. Todo el desarrollo ulterior del embrión se lleva a cabo *dentro* del endometrio.



(a) Pronúcleos masculino y femenino antes de la unión

(b) Etapa de 2 células

(c) Etapa de 8 células

(d) La segmentación continúa, dando origen a la mórula

FIGURA 51-14 ***Animada*** **Segmentación de un embrión humano** (Tomada de: Nilsson, Lennart, *Being Born*, pp. 14, 15, 17. Putnam Publishing Group, 1992).

La placenta es un órgano de intercambio

En mamíferos, la **placenta** es el órgano de intercambio entre la madre y el embrión (vea la figura 51-15). La placenta proporciona nutrientes y oxígeno para el feto, y elimina desechos, excretados por la madre. Además, la placenta es un órgano endocrino que secreta estrógeno y progesterona para mantener el embarazo. La placenta se desarrolla a partir del corión del embrión y el tejido uterino de la madre. En el desarrollo temprano, el corión crece rápidamente, invadiendo al endometrio y formando proyecciones semejantes a dedos conocidas como *vellosidades coriónicas.* La técnica de muestreo de las vellosidades coriónicas permite la detección prenatal de ciertos trastornos genéticos (vea la figura 16-13). Las vellosidades se vuelven vascularizadas (infiltradas por vasos sanguíneos) a medida que se desarrolla la circulación embrionaria.

Conforme el embrión humano crece, se desarrolla el **cordón umbilical** que conecta el embrión con la placenta (vea la figura 51-15e). El cordón umbilical contiene las dos arterias umbilicales y la vena umbilical. Las arterias umbilicales conectan al embrión con una vasta red de capilares que se desarrollan dentro de las vellosidades coriónicas. La sangre de las vellosidades regresa al embrión por la vena umbilical.

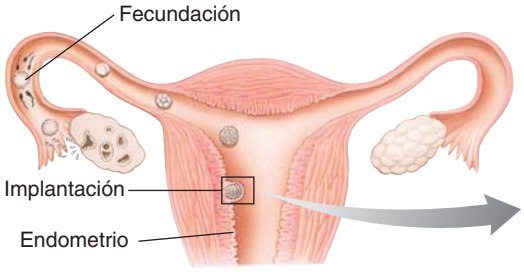
La placenta consta de la porción del corión que desarrolla vellosidades, junto con el tejido uterino subyacente que contiene capilares maternos y pequeños depósitos de sangre materna. La sangre fetal en los capilares de las vellosidades coriónicas entra en estrecho contacto con la sangre de la madre en los tejidos entre las vellosidades. Las dos circulaciones están separadas siempre por una membrana a través de la cual las sustancias pueden difundirse o transportarse activamente. En condiciones normales, las sangres materna y fetal no se mezclan en la placenta ni en ningún otro sitio.

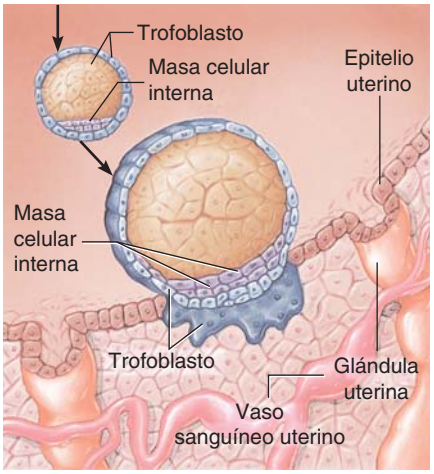
La placenta produce varias hormonas. Desde el momento en que el embrión comienza a implantarse a sí mismo, sus células trofoblásticas liberan **gonadotropina coriónica humana (GCh)**, la cual señala al cuerpo lúteo (vea el capítulo 50) que el embarazo ha comenzado. En respuesta, el cuerpo lúteo aumenta de tamaño y libera grandes cantidades de progesterona y estrógenos. Estas hormonas estimulan el desarrollo continuado del endometrio y la placenta.

Sin GCh, el cuerpo lúteo se degeneraría y el embrión sería abortado y arrastrado junto con el flujo menstrual. Quizá la mujer ni siquiera sabría que estaba embarazada. Si el cuerpo lúteo es eliminado antes de aproximadamente la semana 11 después de la fecundación, el embrión es abortado de manera espontánea. Después de este momento, la placenta misma produce suficiente progesterona y estrógenos para mantener el embarazo.

El desarrollo de los órganos empieza durante el primer trimestre

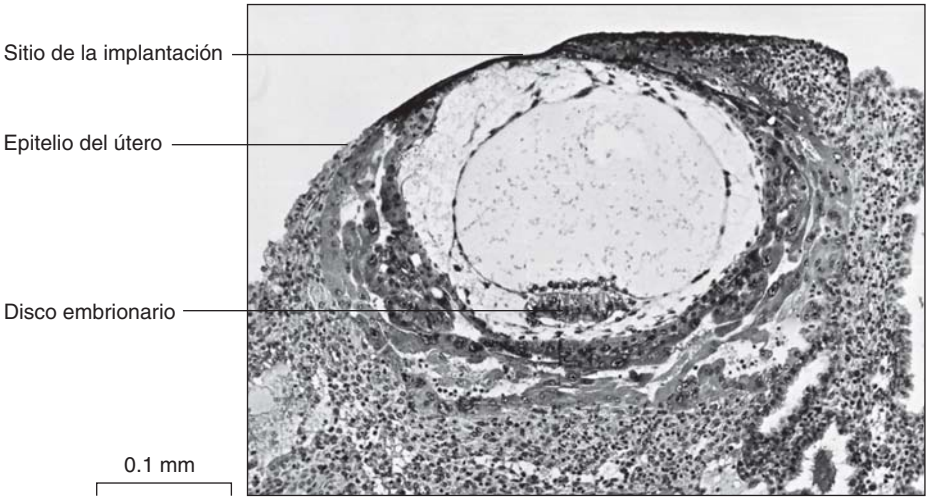
La gastrulación ocurre durante las semanas segunda y tercera de desarrollo. Luego, el notocordio empieza a formarse e induce la formación de la placa neural. Se desarrolla el tubo neural, y el prosencéfalo, mesencéfalo y rombencéfalo son evidentes alrededor de la quinta semana de desarrollo. Aproximadamente una semana después el prosencéfalo empieza a crecer hacia fuera, formando los rudimentos de los hemisferios cerebrales.





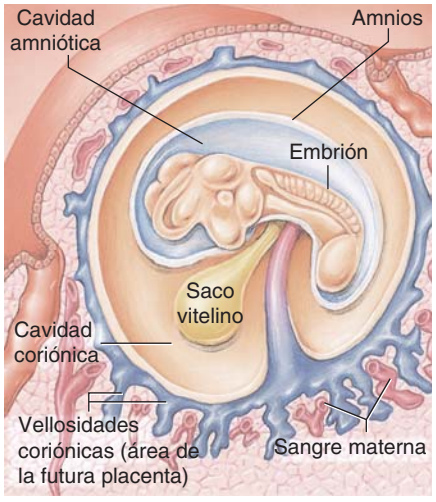
(a) 7 días. Alrededor de 7 días después de la fecundación, los blastocitos derivan hacia un sitio idóneo a lo largo de la pared uterina y comienzan a implantarse. Las células del trofoblasto proliferan e invaden el endometrio.

(b) 10 días. Aproximadamente 10 días después de la fecundación, el corión se ha formado a partir del trofoblasto.



Courtesy of Carnegie Institute of Washington

(c) 12 días. Esta micrografía tomada con un microscopio óptico muestra un blastocito implantado aproximadamente 12 días después de la fecundación.



(d) 25 días. Al cabo de 25 días, los vasos sanguíneos maternos suministran al embrión oxígeno y nutrientes. Observe la región especializada del corión que se convertirá en la placenta.

(e) 45 días. Aproximadamente a los 45 días, el embrión y sus membranas son del tamaño de una pelota de ping-pong, y tal vez la madre aún no se percate de que está embarazada. El amnios lleno de líquido amniótico rodea y amortigua al embrión. El saco vitelino ha sido incorporado en el cordón umbilical. Se ha establecido circulación sanguínea a través del cordón umbilical hacia la placenta.

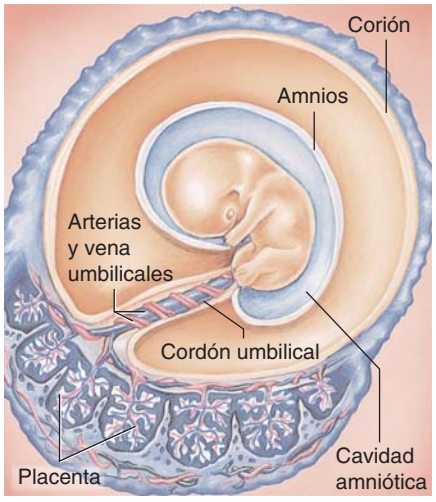


FIGURA 51-15 **Implantación y desarrollo temprano en el útero**

El corazón comienza a desarrollarse y al cabo de 3.5 semanas comienza a latir de manera espontánea. Los sacos faríngeos, las hendiduras branquiales y los arcos branquiales se forman en la región de la faringe en desarrollo. En el piso de la faringe, un tubo de células crece hacia abajo para formar la tráquea primordial, la cual da origen a los brotes pulmonares. El sistema digestivo también da origen a excreciones que se desarrollan hacia el hígado, la vesícula y el páncreas. Se vuelve evidente una diminuta cola, pero no crece tan rápido como el resto del cuerpo, por lo que se vuelve discreta aproximadamente al final del segundo mes. Casi al final de la cuarta semana, los brotes de las extremidades empiezan a diferenciarse; éstos terminarán por dar origen a los brazos y las piernas.

Todos los órganos continúan desarrollándose durante el segundo mes (**FIGURA 51-16**). Los músculos se desarrollan y el embrión se vuelve capaz de moverse. El cerebro empieza a enviar impulsos que regulan las funciones de algunos órganos y son evidentes algunos reflejos simples. Después de los dos primeros meses de desarrollo, el embrión se denomina **feto** (**FIGURA 51-17**).

Al final del **primer trimestre** (los tres primeros meses de desarrollo), el feto mide alrededor de 56 mm de largo y pesa aproximadamente 14 g. Aunque es pequeño, parece humano. Las estructuras genitales externas se han diferenciado, indicando el sexo del feto. Los ojos y oídos se aproximan a sus posiciones finales. Ya se distinguen ciertas partes del esqueleto y la columna vertebral en desarrollo ha remplazado al notocordio. El feto realiza movimientos respiratorios, bombeando líquido amniótico hacia dentro y fuera de los pulmones, e inclusive realiza movimientos de succión.

Petit Format/Nestlé/Photo Researchers, Inc.

FIGURA 51-16 El segundo mes de desarrollo

El amnios es notable como un saco transparente lleno de líquido que rodea este embrión humano de 5.5 semanas de edad que mide 1 cm de longitud. Observe los brotes de las extremidades y los ojos. El objeto en forma de globo a la izquierda, conectado al embrión por un tallo, es el saco vitelino. El embrión está en un período de desarrollo muy rápido, como puede verse en comparación con la fotografía al principio del capítulo de un embrión humano en su séptima semana.

El desarrollo continúa durante el segundo y tercer trimestres

Durante el segundo trimestre (meses cuatro a seis), el corazón fetal puede escucharse con un estetoscopio. El feto se mueve libremente dentro de la cavidad amniótica y durante la quinta semana la madre suele percibir movimientos fetales relativamente débiles. El feto crece rápidamente durante el último trimestre (meses siete a nueve) y ocurre diferenciación final de tejidos y órganos. Si nace en 24 semanas (en lugar de 40 semanas), el feto tiene sólo alrededor de 50% de posibilidades de sobrevivencia, inclusive con el mejor de los cuidados médicos. Su cerebro aún no está suficientemente desarrollado para sustentar funciones vitales como la respiración rítmica, y los riñones y pulmones son inmaduros.

Durante el séptimo mes, el cerebro crece rápidamente y desarrolla circunvoluciones. Los reflejos de sujeción y succión son evidentes y el feto puede chupar su dedo pulgar. Cualquier bebé nacido antes de la semana 37 (de 40) se considera prematuro. Según estadísticas publicadas por March of Dimes, el nacimiento prematuro es un problema creciente en Estados Unidos, cuya incidencia ha aumentado de 9.6% en 1983 a 12.8% en 2006 (un incremento de 33%). Cada año nacen muchos más de medio millón de bebés prematuros. Los bebés que nacen a las 28 semanas o antes tienen mayor riesgo de muerte y graves defectos. Los bebés nacidos más cerca de la semana 37 tienen mayor posibilidad de sobrevivir con asistencia médica competente aunque aún deben afrontar muchos problemas de salud a largo plazo.

Al nacer, un bebé promedio que llega a término pesa alrededor de 3000 g y mide aproximadamente 52 cm de longitud total. Un bebé que pesa menos de 2500 g se considera de bajo peso al nacer y está en riesgo incluso si no es prematuro.

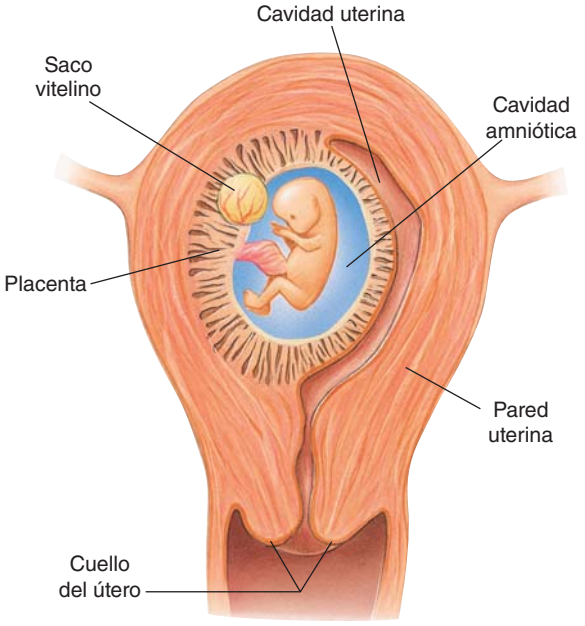


FIGURA 51-17 Feto humano a las 10 semanas

Observe la posición de feto dentro de la pared uterina.

Más de un mecanismo puede conducir a parto múltiple

Ocasionalmente, las células del embrión de dos células se separan y cada una se desarrolla en un organismo completo. O algunas veces la masa celular interna se subdivide, formando dos grupos de células, cada una de las cuales se desarrolla de manera independiente. Debido a que estas células tienen conjuntos idénticos de genes, los individuos formados son gemelos exactamente semejantes, **monocigóticos** o idénticos. Muy excepcionalmente, las dos masas celulares internas no se separan por completo, originando así los **gemelos siameses**, que están unidos físicamente y suelen compartir una o más partes del cuerpo.

Los **gemelos dicigóticos**, también denominados gemelos fraternos o mellizos, se desarrollan cuando se han liberado dos óvulos y cada uno es fecundado por un espermatozoide diferente. Cada cigoto posee su propia dotación genética distintiva, de modo que los individuos producidos no son idénticos. Inclusive pueden no ser del mismo sexo. De manera semejante, los triates (y otros partos múltiples) pueden ser idénticos o fraternos.

Antes de que se contara con agentes inductores de la fertilidad en Estados Unidos, aproximadamente uno de cada 60 partos eran de gemelos (alrededor de 30% de los gemelos son monocigóticos), de triates una vez en cada 80^2 (o 1 en cada 6400) y de cuatrillizos una vez en 80^3 (o 1 en cada 512,000). No obstante, el uso extendido de fármacos para mejorar la fertilidad ha sido vinculado con un incremento en los partos múltiples. El March of Dimes reporta que entre 1980 y 2000 la tasa de nacimientos de gemelos aumentó aproximadamente 74% y la tasa de triates aumentó cinco veces. Estas tasas pueden estar estabilizándose; parece que la tasa de partos de gemelos no está aumentando y la de triates ha declinado ligeramente.

Una historia familiar de gemelos aumenta la probabilidad de tener gemelos dicigóticos. Sin embargo, es probable que dar a luz a gemelos monocigóticos no esté afectado por la herencia, la edad de la madre u otros factores conocidos. Se estima que dos tercios de los embarazos múltiples terminan en el nacimiento de un solo bebé; el (los) otro(s) embrión (embriones) pueden ser absorbidos en las diez primeras semanas de embarazo o abortados de manera espontánea. Técnicas de imágenes por ultrasonido se usan para producir un tipo de imagen conocido como **sonograma**, que puede proporcionar datos valiosos respecto a la presencia de embriones múltiples. Esto es médicamente importante porque los partos múltiples están asociados con una mayor mortalidad infantil, lo que es en gran medida una consecuencia de un incremento en el riesgo de parto prematuro o bajo peso al nacer.

Factores ambientales afectan al embrión

Todos saben que el crecimiento y desarrollo de los bebés están influidos por los alimentos que consumen, el aire que respiran, los organismos patógenos que los infectan y los productos químicos o medicamentos a los que están expuestos. El **desarrollo prenatal** también se ve afectado por estas influencias ambientales. La vida antes del nacimiento es inclusive más sensible a los cambios ambientales en comparación con lo que es para el bebé formado por completo. Aunque no hay una mezcla directa de sangre materna y fetal, la difusión y varios otros mecanismos permiten que muchas sustancias (nutrientes, medicamentos, patógenos y gases) se desplacen a través de la placenta.

La **TABLA 15-3** describe algunas influencias ambientales importantes sobre el desarrollo. Algunos son **teratógenos**; medicamentos u otras sustancias que interfieren con la morfogénesis, provocando así malformaciones. Muchos factores, como fumar, el consumo de alcohol y la nutrición deficiente contribuyen al bajo peso al nacer, una condición responsable de muchas muertes infantiles.

Alrededor de 1 de cada 33 recién nacidos (más de 120,000 bebés al año) en Estados Unidos tiene un defecto de importancia clínica. Estos defectos de nacimiento están relacionados con más de 20% de las muertes entre los recién nacidos. Los defectos de nacimiento pueden ser ocasionados por factores genéticos o ambientales, o por una combinación de ambos. Los factores genéticos se abordaron en el capítulo 17. En esta sección se estudian algunas condiciones ambientales que afectan el bienestar del embrión.

La sincronización es importante. Cada estructura en desarrollo tiene un período crítico durante el cual es más sensible a condiciones desfavorables. Por lo general, este período crítico ocurre temprano en el desarrollo de la estructura, cuando la interferencia con movimientos o divisiones celulares puede impedir la generación de tamaño o forma normales, provocando malformaciones permanentes. Debido a que la mayoría de las estructuras se desarrolla durante los tres primeros meses de la vida del embrión, éste es más sensible a factores ambientales durante este período temprano. Durante parte de este tiempo, la mujer puede inclusive no saber que está embarazada y no tomar así las precauciones especiales para minimizar los peligros potenciales.

Los médicos diagnostican algunos defectos mientras el embrión está en el útero. En algunos casos, es posible seguir un tratamiento antes del parto. La amnioscentesis y el muestreo de las vellosidades coriónicas, analizado en el capítulo 16, son técnicas usadas para detectar ciertos defectos. Las técnicas de imágenes por ultrasonido ya mencionadas ayudan a diagnosticar defectos y determinar la posición del feto. El ultrasonido ha sido utilizado durante más de 30 años y, a diferencia de las técnicas de imágenes en las que se usa radiación, en su uso no se ha registrado ningún riesgo de daño para el feto. Nuevos métodos que actualmente están en desarrollo o refinamiento incluyen tipos especiales de MRI e imágenes tridimensionales por ultrasonido de alta resolución (**FIGURA 51-18**).

El neonato debe adaptarse a su nuevo entorno

Después del nacimiento ocurren cambios importantes. Durante la vida prenatal, el feto recibía alimentos y oxígeno de la madre a través de la placenta. Ahora deben funcionar los sistemas digestivo y respiratorio propios del recién nacido. Relacionados con estos cambios hay varias modificaciones principales en el sistema circulatorio.

Normalmente, el **neonato** (el bebé recién nacido) empieza a respirar a los pocos segundos de nacer y llora en menos de un minuto. Sin embargo, si se ha administrado anestesia a la madre, el feto también puede estar anestesiado, y su respiración y otras actividades pueden deprimirse. Algunos bebés pueden no empezar a respirar sino hasta después de que han transcurrido varios minutos. Ésta es una de las razones por las que muchas mujeres solicitan métodos de parto que minimicen el uso de medicamentos.

Los investigadores consideran que la primera respiración del neonato se inicia por la acumulación de bióxido de carbono en la sangre después que se ha cortado el cordón umbilical. El bióxido de carbono estimula los centros respiratorios en la médula. La dilatación resultante de los pulmones agranda sus vasos sanguíneos (que estaban parcialmente colapsados en el útero). La sangre del ventrículo derecho circula en cantidades cada vez mayores a través de estos vasos pulmonares más grandes. (Durante la vida fetal, la sangre se desvía de los pulmones de dos formas: al fluir por una abertura, el *foramen oval*, que desvía la sangre

TABLA 51-3 Influencias ambientales en el embrión

Factor	Ejemplo y efecto	Comentarios
Nutrición	Grave deficiencia de proteínas duplica la cantidad de defectos, se producen menos células cerebrales y la capacidad de aprendizaje puede ser afectada de manera permanente; la deficiencia de ácido fólico (vitamina A) vinculada a defectos en el sistema nervioso central como espina bífida (espina abierta), bajo peso al nacer.	La tasa de crecimiento es determinada principalmente por la tasa neta de síntesis de proteína por las células del embrión.
Medicamentos	Muchos medicamentos, incluso la aspirina, afectan el desarrollo del feto.	Los medicamentos a base de plantas y los complementos dietéticos no están regulados.
Exceso de vitaminas	La vitamina D es esencial, pero cantidades excesivas pueden resultar en una forma de retraso mental; un exceso de vitaminas A y K también puede ser dañino.	Para mujeres embarazadas es común prescribir suplementos vitamínicos, aunque sólo debe tomarse la dosis indicada.
Talidomida	La Talidomida, que se vendía en Europa como un sedante suave, fue responsable de graves malformaciones en alrededor de 10,000 bebés durante la década de 1950 en 20 países; el defecto más importante era la focomelia, una condición en la cual los bebés nacen con extremidades demasiado cortas, a menudo sin dedos en las manos o en los pies.	Este fármaco teratogénico interfiere con el desarrollo de los vasos sanguíneos y los nervios; es más peligroso cuando se toma durante las semanas cuarta a quinta, cuando los miembros están en desarrollo; la Talidomida ha sido aprobada para el tratamiento de la lepra y ciertos tipos de cáncer (por ejemplo, mieloma), y se han conducido ensayos clínicos para probar su utilidad en el tratamiento de otros tipos de cáncer y algunas de las complicaciones del SIDA.*
Accutane (isotretinoína)	El Accutane, un derivado sintético de la vitamina A, se usa para el tratamiento de acné quístico. Una mujer que toma Accutane durante el embarazo tiene 1 de 5 posibilidades de dar a luz a un bebé con graves malformaciones del cerebro (ocasionando retraso mental), cabeza y cara, glándula del timo (interfiriendo con la función inmunológica) o corazón.	Aunque el Accutane ha sido comercializado con severas restricciones para evitar que las mujeres embarazadas tomen este fármaco teratogénico, cada año nacen bebés con defectos de nacimiento atribuidos a la exposición al Accutane.
Patógenos		
Rubéola	El virus de la rubéola cruza la placenta e infecta al embrión; interfiere con el metabolismo y los movimientos celulares normales; provoca síndrome que implica cataratas que causan ceguera, sordera, malformaciones cardiacas y retraso mental; el riesgo es máximo (alrededor de 50%) cuando la rubéola se contrae durante el primer mes de embarazo; el riesgo disminuye con cada mes subsecuente.	La epidemia de rubéola en Estados Unidos en 1963-1965 dio por resultado alrededor de 20,000 muertes fetales y 30,000 bebés nacieron con graves defectos; se dispone de inmunización pero debe ser administrada varios meses antes de la concepción.
VIH*	El VIH puede trasmitirse de madre a hijo antes del nacimiento del bebé, durante el parto o durante la lactancia.	Consulte el análisis del SIDA en el capítulo 45.
Sífilis	La sífilis se transmite al feto en aproximadamente 40% de las mujeres infectadas; el feto puede morir o nacer con defectos y sífilis congénita.	Las mujeres embarazadas son examinadas con respecto a la sífilis durante análisis prenatales; la mayoría de los casos pueden tratarse con seguridad mediante antibióticos.
Radiación ionizante	Cuando una mujer embarazada se somete a rayos X u otras formas de radiación, el infante tiene mayor riesgo de padecer defectos de nacimiento y leucemia.	La radiación fue una de las primeras causas de defectos de nacimiento en ser identificadas.
Sustancias recreativas y/o de las que se abusa		
Alcohol	Cuando una mujer bebe demasiado durante el embarazo, el bebé puede nacer con síndrome de alcoholismo fetal (SAF), que incluye ciertas deformaciones físicas y retraso físico y mental; bajo peso al nacer y anomalías estructurales han sido asociadas con el consumo mínimo de hasta dos bebidas diarias; han ocurrido algunos casos de hiperactividad y problemas de aprendizaje.	El síndrome de alcoholismo fetal es la causa más importante de retraso mental evitable en Estados Unidos.
Fumar cigarro	Fumar reduce la cantidad de oxígeno disponible para el feto porque algo de la hemoglobina materna se combina con monóxido de carbono; puede aminorar el crecimiento y ocasionar formas de daño sutiles.	Las madres fumadoras dan a luz a bebés con pesos al nacer inferiores al promedio y tienen una mayor incidencia de abortos espontáneos, muertes fetales y muertes de neonatos, especialmente por SIDS*; los estudios también indican una posible relación entre el tabaquismo materno y un menor desarrollo intelectual en la descendencia.
Cocaína	Constriñe las arterias fetales, resultando en desarrollo retrasado y bajo peso al nacer; en casos graves, puede haber problemas de aprendizaje y conductuales, defectos cardiacos y otros problemas médicos.	Las usuarias de cocaína también suelen abusar del alcohol, de modo que es difícil separar sus efectos.
Heroína	Altas tasas de mortalidad y de parto prematuro; bajo peso al nacer.	Los infantes que sobreviven nacen adictos y deben ser tratados por semanas o meses; el riesgo de SIDS se incrementa 10 veces.

*SIDA, síndrome de la inmunodeficiencia adquirida; VIH, virus de inmunodeficiencia humana; SIDS, siglas en inglés del síndrome de muerte súbita del infante o del lactante.

GE Medical Systems/Photo Researchers, Inc.

FIGURA 51-18 Imagen tridimensional por ultrasonido de un feto humano de aproximadamente 16 semanas de gestación
Observe el detalle mejorado del tejido suave.

de la aurícula derecha a la aurícula izquierda, y al circular por un conducto arterial que conecta la arteria pulmonar y la aorta. Estas dos rutas se cierran después del parto).

El envejecimiento no es un proceso uniforme

Se ha examinado brevemente el desarrollo del embrión y el feto, el proceso de parto y los ajustes requeridos del neonato. Luego, el ciclo de vida humana avanza a través de las etapas de infancia, juventud, adolescencia, joven adulto, adulto de edad media y adulto mayor.

El desarrollo abarca cualquier cambio biológico en un organismo a lo largo del tiempo, incluyendo las variaciones comúnmente conocidas como **envejecimiento**. Los cambios durante el proceso de envejecimiento disminuyen las funciones de las personas mayores. La disminución de las capacidades de los diversos sistemas en el cuerpo humano, aunque más notorios en los ancianos, puede empezar mucho antes en la vida.

El proceso de envejecimiento dista mucho de ser uniforme entre individuos diferentes o en varias partes del cuerpo. Los sistemas corporales suelen declinar en momentos y a ritmos diferentes. En promedio, entre las edades de 35 y 75 un hombre pierde 64% de sus papilas gustativas, 44% de los glomérulos en sus riñones y 73% de los axones en los nervios espinales. Sus impulsos nerviosos son propagados a un ritmo 10% menor, el suministro de sangre a su cerebro ha disminuido 31% y la capacidad vital de sus pulmones ha disminuido 44%. No obstante, el cuerpo humano posee considerable capacidad funcional de reserva, de modo que los procesos corporales suelen ser adecuados. Además, hay evidencia de que algunos de estos declives pueden reducirse de manera significativa al modificar el estilo de vida (como dieta y ejercicio). Las mujeres también experimentan declives del sistema corporal, aunque, en promedio, su vida dura alrededor de cinco años más que la de los hombres.

Aunque destacadas mejoras en medicina y salud pública han llevado a esperanzas de vida más largas, no ha habido un incremento correspondiente en la esperanza de vida *máxima*. Relativamente poco se conoce acerca del proceso de envejecimiento mismo; ahora es un campo activo de investigación y los científicos están adquiriendo bastante conocimiento mediante estudios en genética sobre organismos modelo como el gusano nematodo, *Caenorhabditis elegans*; la mosca de fruta, *Drosophila melanogaster*; y el ratón de laboratorio, *Mus musculus* (vea el capítulo 17).

La respuesta homeostática al estrés disminuye con el envejecimiento

Los descubrimientos de los investigadores apoyan la idea de que la mayor parte del envejecimiento ocurre porque una combinación de herencia y estrés ambiental hacen que el individuo sea menos capaz de responder a estresantes adicionales. Una cuestión fundamental es si un programa genético ha evolucionado para ocasionar el envejecimiento o si una participación genética en el proceso es más circunstancial. La mayor parte de la evidencia disponible favorece el último punto de vista.

Sin embargo, algunos eventos del desarrollo programados genéticamente parecen estar relacionados con el proceso de envejecimiento. Las células que normalmente dejan de dividirse cuando se diferencian parecen más sensibles a los cambios del envejecimiento que las células que continúan dividiéndose a lo largo de la vida. Además, los investigadores han conjeturado que ciertas partes del cuerpo comienzan a funcionar mal porque un programa genético impide que células clave se dividan y repongan a sí mismas. En un modelo conocido como **envejecimiento celular**, cuando las células humanas normales crecen en cultivo, terminan por perder su capacidad para dividirse. Además, las células tomadas de una persona de más edad se dividen menos veces que las de una persona más joven. El envejecimiento celular parece estar relacionado con el hecho de que la mayoría de las células somáticas normales humanas están programadas genéticamente para producir telomerasa activa, una enzima que replica el ADN de los extremos (telómeros) de los cromosomas (vea la figura 12-18).

La muerte celular genéticamente programada, la *apoptosis,* es un mecanismo de desarrollo fundamental que puede tener algún papel en el envejecimiento. No obstante, los investigadores creen que la mayor parte del envejecimiento no es una consecuencia directa del programa genético que conduce a la apoptosis; en lugar de ello, los errores en el *control* de la apoptosis pueden llevar a ciertas condiciones degenerativas, como la enfermedad de Alzheimer, o a algunas de las muertes celulares que ocurren después de un ataque al corazón o un paro cardiaco.

Los investigadores están estudiando genes que afectan la manera en que el cuerpo es mantenido y reparado frente a varios causantes de estrés. Así como otros procesos de vida, el envejecimiento puede ser acelerado por ciertas influencias ambientales y puede variar debido a diferencias heredadas entre los individuos. La evidencia también indica que el envejecimiento prematuro puede ser precipitado por cambios hormonales; por una serie de malos funcionamientos del sistema inmunológico, incluyendo respuestas autoinmunes; por acumulación de productos de desecho dentro de las células, por cambios en la estructura molecular de macromoléculas como el colágeno, y por daño al ADN debido a exposición continua a la radiación cósmica y a los rayos X.

Por supuesto, los investigadores tienden a estar menos interesados en los mecanismos que aceleran el envejecimiento y más interesados en los que podrían incrementar la máxima duración de la vida. En gusanos nematodos, moscas de fruta y ratones, la disminución de la actividad del

gen que codifica el IGF-1 (factor de crecimiento 1 similar a la insulina), una molécula de señalización molecular, puede incrementar la duración de la vida en 100%. Severas restricciones calóricas en ratas, ratones y otros animales mamíferos también pueden retrasar el envejecimiento. Algunos investigadores han obtenido evidencia experimental de que la restricción calórica es un estresante que activa a los genes responsables de regular la respuesta adaptativa de un organismo al estrés. Están en el proceso de identificar estos genes e investigar las interacciones entre ellos, con el objetivo de desarrollar tratamientos capaces de activar estas vías adaptativas.

Repaso

- ¿Cómo se forma e implanta un blastocito humano?
- ¿Cómo se forma la placenta y cuál es su función?
- ¿Durante qué trimestre ocurre cada uno de los hechos siguientes: el cerebro desarrolla circunvoluciones, se desarrollan los brotes de las extremidades, la madre siente los movimientos del feto?
- ¿Qué adaptaciones debe hacer el neonato inmediatamente después de nacer?
- ¿Qué cambios ocurren durante el proceso de envejecimiento?
- ¿Cómo están contribuyendo los organismos modelo al estudio del envejecimiento?

RESUMEN: ENFOQUE EN LOS OBJETIVOS DE APRENDIZAJE

51.1 *(página 1107)*

1 Analizar las relaciones entre la determinación y la diferenciación celulares, y entre la formación de patrones y la morfogénesis.
- La **determinación celular** es una serie de eventos moleculares que lleva a la **diferenciación celular**, en la cual una célula se especializa y lleva a cabo funciones específicas. Células relativamente indiferenciadas se conocen como **células madre**.
- La morfogénesis, el desarrollo de la forma, ocurre por medio de **formación de patrones**, una serie de eventos en los que las células pueden comunicarse por señalización, migrar, experimentar cambios en la forma e inclusive experimentar **apoptosis** (muerte celular programada).

2 Relacionar la expresión génica diferencial con la equivalencia nuclear.
- En términos generales no ocurren cambios genéticos en la determinación y diferenciación celulares (el principio de equivalencia nuclear). En lugar de eso, varios tipos de células diferenciadas expresan subconjuntos diferentes de sus genes **(expresión genética diferencial)**.

51.2 *(página 1107)*

3 Describir los cuatro procesos implicados en la fecundación.
- El contacto y reconocimiento ocurren entre revestimientos no celulares del óvulo y el espermatozoide.
- La entrada del espermatozoide está regulada para impedir la fecundación interespecífica y la **polispermia**, que es la fecundación del óvulo por más de un espermatozoide.
- La fecundación activa el óvulo y pone en marcha los eventos del desarrollo temprano.
- Los pronúcleos del espermatozoide y el óvulo se unen e inician la síntesis de ADN.

4 Describir la fecundación en equinodermos y señalar algunas formas en las que difiere de la fecundación en mamíferos.
- Los revestimientos de los óvulos de equinodermos son el **saco vitelino** y la **capa de gelatina**; una **zona pelúcida** encierra al óvulo de mamífero.
- Al contacto, un espermatozoide experimenta una **reacción del acrosoma**, que facilita la penetración de los revestimientos del óvulo; en los mamíferos, la reacción del acrosoma es precedida por la **capacitación**, un proceso de maduración que resulta en la habilitación del espermatozoide para fecundar un óvulo.
- La fecundación de los erizos de mar es seguida por un bloqueo rápido de la polispermia (despolarización de la membrana plasmática) y un bloqueo lento de la polispermia (la **reacción cortical**); cambios en la zona pelúcida impiden la polispermia en los mamíferos.

51.3 *(página 1109)*

5 Seguir el patrón generalizado del desarrollo temprano del embrión a partir del cigoto, a través de la primera segmentación, y la formación de la mórula y la blástula.
- El cigoto experimenta **segmentación**, una serie de divisiones celulares rápidas sin fase de crecimiento. El efecto principal de la segmentación es la partición del cigoto en muchos **blastómeros** pequeños.
- La segmentación forma una bola sólida de células denominada **mórula** y luego usualmente una bola hueca de células denominada **blástula**.

6 Contrastar el desarrollo, incluyendo la segmentación, en el equinodermo (o en el anfioxo), el anfibio y el ave, prestando atención especial a la importancia de la cantidad y la distribución de la yema.
- Los óvulos **isolecitales** de la mayoría de los invertebrados y cordados simples tienen la yema distribuida uniformemente. Experimentan **segmentación holoblástica**, que implica la división de todo el óvulo.
- En los **óvulos telolecitos** moderados de los anfibios, una concentración de yema en el **polo vegetal** aminora la segmentación, de modo que sólo algunas células grandes se forman ahí, en comparación con un gran número de células más pequeñas en el **polo animal**.
- Los óvulos altamente telolecitos de los reptiles y las aves, con una gran concentración de yema en un extremo, experimentan **segmentación meroblástica**, que está restringida al **blastodisco**.
- Los animales cuyos cigotos tienen citoplasma relativamente homogéneo muestran **desarrollo regulativo**, en el cual el embrión se desarrolla como un todo autorregulador. Los patrones de desarrollo relativamente rígidos de algunos animales **(desarrollo en mosaico)** es una consecuencia de la distribución desigual de componentes citoplasmáticos.
- La **media luna creciente** de un cigoto anfibio determina el eje del cuerpo del embrión.

51.4 *(página 1112)*

7 Identificar la importancia de la gastrulación en el proceso de desarrollo y comparar la gastrulación en el equinodermo (o en el anfioxo), el anfibio y el ave.

- En la **gastrulación**, el plan corporal básico se establece a medida que se forman tres capas germinales: el **ectodermo** externo, el **endodermo** interno y el **mesodermo** entre éstas.
- El **arquenterón**, el precursor del tubo digestivo, se forma en algunos grupos; su abertura hacia el exterior es el **blastoporo**.
- En la gastrulación en la estrella de mar y el anfioxo, las células de la blástula se invaginan y terminan por encontrarse en la pared opuesta, formando el arquenterón.

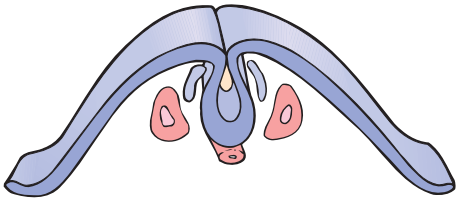
- En los anfibios, la invaginación en el polo vegetal es obstruida por grandes células cargadas de yema; en cambio, las células del polo animal se mueven hacia abajo sobre las células ricas en yema y se invaginan, formando el **labio dorsal del blastoporo.**
- En las aves, la invaginación ocurre en la línea primitiva y no se forma el arquenterón.

CENGAGENOW™ **Explore el ciclo de vida de la rana al hacer clic en las figuras en CengageNOW.**

51.5 *(página 1115)*

8 Definir *organogénesis* y resumir el destino de cada una de las capas germinales.
- La **organogénesis** es el proceso de formación de órganos.
- El ectodermo se convierte en el sistema nervioso, los órganos sensoriales y la capa externa de la piel (epidermis).
- El mesodermo se convierte en el notocordio, el esqueleto, los músculos, el sistema circulatorio y la capa interna de la piel (dermis).
- El endodermo se convierte en el revestimiento del tubo digestivo.

9 Seguir el desarrollo temprano del sistema nervioso de los vertebrados.



- El **notocordio** en desarrollo es responsable de la **inducción**, que provoca que el ectodermo subyacente se diferencie como la **placa neural**, la precursora del sistema nervioso central.
- Las células de la placa neural experimentan cambios en su forma para configurar el **tubo neural hueco** a partir del cual se desarrollan el cerebro y la médula espinal.

CENGAGENOW™ **Explore el desarrollo del sistema nervioso al hacer clic en la figura en CengageNOW.**

51.6 *(página 1116)*

10 Dar los orígenes y funciones del corión, amnios, alantoides y saco vitelino.
- El **corión** y el **amnios** se derivan del ectodermo y mesodermo; el **alantoides** y el **saco vitelino** se forman a partir del endodermo y el mesodermo.
- El corión se usa en el intercambio de gases. El amnios es un saco lleno de líquido que rodea al embrión y lo mantiene húmedo; también actúa como un absorbente de golpes. El alantoides almacena desechos de nitrógeno. El saco vitelino pone los alimentos a disposición del embrión.

51.7 *(página 1117)*

11 Describir el curso general del desarrollo humano temprano, incluyendo la fecundación, los destinos del trofoblasto y la masa celular interna, la implantación y el papel de la placenta.
- La fecundación ocurre en el oviducto.
- La segmentación se lleva a cabo a medida que el embrión se mueve hacia abajo por el oviducto.
- En el útero, el embrión se desarrolla en un **blastocito** que consta de un **trofoblasto** externo, que da origen al corión y al amnios, y una **masa celular interna**, que se convierte en el embrión propiamente dicho. El blastocito efectúa la implantación en el endometrio.
- El **cordón umbilical** conecta al embrión con la **placenta**, el órgano de intercambio entre la circulación materna y fetal. La placenta se deriva del corión embrionario y el tejido materno.

CENGAGENOW™ **Aprenda más sobre la segmentación, la implantación y el desarrollo del embrión humano al hacer clic en las figuras en CengageNOW.**

12 Contrastar la vida postnatal con la vida prenatal, describiendo varios cambios que ocurren al nacer o poco después con el fin de permitir que el neonato viva independientemente.
- El **desarrollo prenatal** humano requiere 266 días a partir del momento de la fecundación; la organogénesis empieza durante el **primer trimestre**. Al cabo de los primeros dos meses de desarrollo, el embrión se denomina **feto**. El crecimiento y refinamiento de los órganos continúa en los trimestres segundo y tercero.
- El **neonato** (recién nacido) debe experimentar adaptaciones rápidas, especialmente cambios en los sistemas respiratorio y digestivo.

13 Describir algunos cambios anatómicos y fisiológicos que ocurren con la edad.
- El proceso de **envejecimiento** está marcado por una disminución en la respuesta homeostática al estrés.
- Todos los sistemas corporales declinan con la edad, aunque no al mismo ritmo.

EVALÚE SU COMPRENSIÓN

1. El mecanismo que lleva directamente a la morfogénesis es (a) expresión genética diferencial (b) formación de patrones (c) equivalencia nuclear (d) diferenciación celular (e) determinación celular
2. La función principal de la reacción del acrosoma es (a) activar el óvulo (b) mejorar la motilidad del espermatozoide (c) evitar la fecundación interespecífica (d) facilitar la penetración de los revestimientos del óvulo por el espermatozoide (e) provocar la fusión de los pronúcleos del espermatozoide y el óvulo
3. El bloqueo rápido de la polispermia en los erizos de mar (a) es una despolarización de la membrana plasmática del óvulo (b) requiere la exocitosis de los gránulos corticales (c) incluye la elevación de la cubierta de fecundación (d) implica el endurecimiento de la capa de gelatina (e) es un bloqueo completo
4. Ordene correctamente los siguientes eventos de la fecundación del erizo de mar.
   1. fusión de los pronúcleos del espermatozoide y el óvulo 2. síntesis de ADN 3. incremento en la síntesis de proteínas 4. liberación de iones de calcio en el citoplasma del óvulo (a) 4, 3, 1, 2 (b) 3, 2, 4, 1 (c) 2, 3, 1, 4 (d) 1, 2, 3, 4 (e) 4, 1, 2, 3
5. Las divisiones segmentarias del embrión del erizo de mar (a) ocurre en un patrón en espiral (b) no incluyen la síntesis de ADN (c) no incluyen citocinesis (d) son holoblásticas (e) no ocurren en el polo vegetal
6. La segmentación meroblástica es típica de embriones desarrollados a partir de óvulos _____. (a) moderadamente telolecitos (b) altamente telolecitos (c) isolecitos (d) b y c (e) a, b y c
7. El surco primitivo del embrión de un ave es el equivalente funcional del _____ en el embrión de un anfibio. (a) tapón de yema (b) arquenterón (c) blastocelo (d) media luna creciente (e) blastoporo
8. ¿Cuál de las siguientes parejas no coincide? (a) endodermo; revestimiento del tubo digestivo (b) ectodermo; sistema circulatorio (c) mesodermo; notocordio (d) mesodermo; sistema reproductivo (e) ectodermo; órganos sensoriales
9. ¿Cuál de los siguientes tiene tres capas germinales? (a) mórula (b) gástrula (c) blástula (d) blastocito (e) trofoblasto

10. Una sustancia (o varias) no identificada(s) liberada(s) del notocordio en desarrollo provoca(n) que el ectodermo suprayacente forme la placa neural. Este fenómeno se conoce como (a) activación (b) determinación (c) inducción (d) implantación (e) desarrollo en mosaico

11. ¿Cuál de los siguientes consta de tejidos fetales y maternos? (a) cordón umbilical (b) placenta (c) amnios (d) alantoides (e) saco vitelino

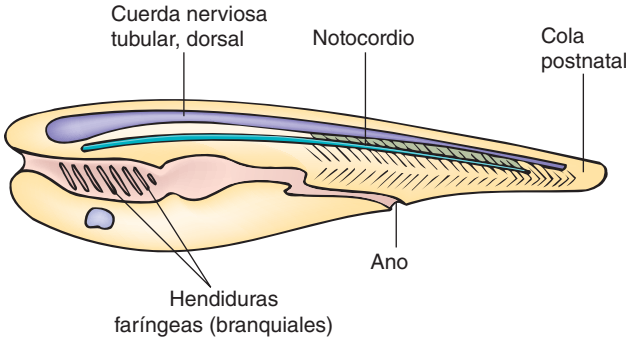
12. El embrión propio de un mamífero se desarrolla a partir de (a) el trofoblasto (b) el cordón umbilical (c) la masa celular interna (d) todo el blastocito (e) el saco vitelino

PENSAMIENTO CRÍTICO

1. Durante casi 200 años, los científicos debatieron si una célula del óvulo o del espermatozoide contenía un humano en miniatura completamente formado (preformación) o si las estructuras se desarrollaban gradualmente a partir de un cigoto amorfo (epigénesis). Relacione estas dos tendencias con los conceptos actuales del desarrollo.

2. No todos los medicamentos teratogénicos están prohibidos por la Food and Drug Administration de Estados Unidos. ¿Por qué?

3. **VÍNCULO CON LA EVOLUCIÓN.** Considere las características de los cordados descritas en el capítulo 32 (notocordio, cordón nervioso dorsal hueco, cola postnatal, faringe con hendiduras, un deuterostomo característico). ¿Cómo son evidentes en un embrión humano? ¿Tienen las mismas funciones en los humanos que en un cordado menos especializado, como el anfioxo? ¿Por qué han persistido en los humanos?



4. **VÍNCULO CON LA EVOLUCIÓN.** ¿Cuál es el valor adaptativo de una placenta en desarrollo?

5. **VÍNCULO CON LA EVOLUCIÓN.** ¿Puede pensar en una razón fundamental de la selección natural con respecto a una mayor duración de la vida en los humanos, aun cuando la mayoría de los individuos viven más allá de la edad reproductiva?

6. **CIENCIA, TECNOLOGÍA Y SOCIEDAD.** ¿Como funcionario de salud pública qué políticas promovería para reducir la incidencia de parto prematuro y/o bajo peso al nacer? ¿Y de malformaciones al nacer?

CENGAGENOW™ **Preguntas adicionales están disponibles en CengageNOW en www.cengage.com/login.**

52 Comportamiento animal

E. S. Ross

Avispa arenera (*Philantus triangulum*) excavando una madriguera. ¿Cómo sabe la avispa la manera de llevar a cabo el complicado conjunto de conductas que aseguran su éxito reproductivo?

CONCEPTOS CLAVE

52.1 Causas próximas del comportamiento son los procesos genéticos, de desarrollo y fisiológicos que explican *cómo* un animal lleva a cabo una conducta específica. Las causas últimas del comportamiento son las explicaciones evolutivas de *por qué* ocurren ciertas conductas. Si los beneficios son mayores que los costos, un comportamiento es adaptativo.

52.2 La capacidad para la conducta es heredada, pero es modificada en respuesta a la experiencia ambiental; esto se denomina conducta adquirida. Los tipos de conducta adquirida incluyen habituación, impronta, condicionamiento clásico, condicionamiento operante y cognición.

52.3 Los animales exitosos en el aspecto biológico están adaptados fisiológica y conductualmente a los cambios continuos que se llevan a cabo en el entorno. Los relojes biológicos regulan los ritmos biológicos. La migración es un ejemplo de conducta que implica interacciones entre ritmos biológicos, fisiología y ambiente.

52.4 El forrajeo óptimo es la forma más eficaz para que un animal obtenga comida.

52.5 El comportamiento social requiere comunicación entre los animales en el grupo. Las jerarquías de dominancia y la defensa de un territorio benefician a muchos grupos sociales.

52.6 La selección sexual es un tipo de selección natural en la que los individuos con ventajas reproductivas son seleccionados de entre otros del mismo sexo y especie. En muchas especies animales, la selección sexual favorece los sistemas de apareamiento polígamo, en los cuales los machos fecundan los óvulos de tantas hembras como pueden durante cada temporada de reproducción.

52.7 El altruismo es un tipo de conducta cooperativa en la que un animal se comporta en una manera que parece beneficiar a otros, más que a sí mismo. La selección de parentesco es una forma de selección natural que incrementa la aptitud inclusiva (el número de genes que un animal perpetúa en su descendencia más el número de genes que perpetúan sus parientes cercanos) mediante la reproducción exitosa de parientes próximos.

52.8 Algunas especies de aves y mamíferos transmiten cultura, que se define como conducta aprendida común a una población que una generación puede enseñar a la siguiente.

Suponga que un profesor le da una jeringa hipodérmica llena de veneno y le solicita encontrar un tipo particular de insecto, uno que usted jamás haya visto antes y que cuenta con defensas activas. Usted debe inyectar los ganglios del sistema nervioso de su presa (acerca del cual nadie le ha enseñado nada) con el veneno justo para paralizarlo pero no matarlo. Tal vez sería difícil realizar estas tareas, pero una avispa solitaria no más grande que una pulgada lo hace con elegancia y precisión quirúrgica, sin ninguna instrucción.

La *Philantus triangulum*, la avispa arenera, atrapa una abeja (o escarabajo), la pica y coloca al insecto paralizado en una madriguera excavada en la arena (vea la fotografía en la página anterior). Luego, la avispa pone un huevo en su presa, que es devorada viva por la larva que sale del huevo. A veces, la *P. triangulum* lleva provisiones a su madriguera escondida, hasta el otoño, cuando la larva se transforma en una pupa en hibernación. Su descendencia repetirá este comporamiento, ejecutando con precisión cada paso sin jamás haber visto cómo hacerlo.

El **comportamiento** de un animal es lo que *hace* y cómo lo hace, por lo común en respuesta a estímulos en su ambiente. Un perro puede morder su cola, un pájaro puede cantar, una mariposa puede liberar un atrayente sexual volátil. El comportamiento es tan diverso como la estructura biológica y tan característica de una especie animal como su anatomía o fisiología. Como su morfología y fisiología, la conducta de un animal es producto de la selección natural de fenotipos e indirectamente de los genotipos que codifican dichos fenotipos. Así, el repertorio del comportamiento de un animal es un conjunto de adaptaciones que lo equipan para sobrevivir en un ambiente particular.

Ya sea que los biólogos estudien la conducta en el ambiente natural de un animal o en el laboratorio, deben considerar que lo que un animal hace no puede aislarse de la forma en que vive. La **ecología del comportamiento** es el estudio del comportamiento en ambientes naturales desde un punto de vista evolutivo. Por más de dos décadas, la ecología del comportamiento ha sido el método principal de los biólogos que estudian la conducta animal. Antes de la aparición de este método, el estudio del comportamiento animal se denominaba *etología*, y este término todavía se usa algunas veces para referirse al estudio global de la conducta animal.

En este capítulo se considera cómo el comportamiento de un animal contribuye a su éxito reproductivo y a la sobrevivencia de su especie. Se estudian los tipos de aprendizaje y luego se enfocan los *cómo* y los *por qué* de algunos tipos de conducta, incluyendo la migración, la búsqueda de alimento y el comportamiento social. También se aborda la selección sexual y el comportamiento de ayuda.

52.1 CONDUCTA Y ADAPTACIÓN

OBJETIVOS DE APRENDIZAJE

1 Distinguir entre causas inmediatas y últimas del comportamiento, y aplicar los conceptos de causa última y el análisis de costo-beneficio para decidir si una conducta particular es adaptativa.

2 Describir las interacciones entre herencia, ambiente y maduración en la conducta animal.

Al considerar el comportamiento reproductivo de la *Philantus triangulum*, cabría preguntarse *cómo* lleva a cabo su tarea y *por qué* se comporta como lo hace. Los primeros investigadores del comportamiento animal estaban interesados en las preguntas del *cómo*. Éstas se refieren a las **causas próximas,** como procesos genéticos, de desarrollo y fisiológicos que permiten que el animal lleve a cabo la conducta particular.

Actualmente, los biólogos también plantean preguntas sobre los *por qué* relacionadas con las **causas últimas** de la conducta. Las preguntas, que tienen respuestas evolutivas, cuestionan *por qué* ha evolucionado una conducta particular. Las consideraciones finales abordan los costos y beneficios de los patrones de conducta. Cuando se estudian las causas últimas, cabría preguntarse cuál podría ser el valor adaptativo de una conducta particular. La comprensión de la conducta requiere la consideración de las causas próximas y últimas.

Las conductas tienen costos y beneficios

Los ecólogos del comportamiento usan el **análisis de costo-beneficio** para comprender las conductas específicas. Una conducta puede ayudar a un animal a obtener comida o agua, a protegerse, a reproducirse o a adquirir y mantener un territorio donde vivir. Los beneficios suelen contribuir a una **aptitud directa**, que es el éxito reproductivo de un individuo, medido por el número de descendientes viables que produce. La reproducción es, por supuesto, la clave del éxito evolutivo.

Las conductas también implican costos. Un comportamiento particular puede tener riesgos. Por ejemplo, mientras un progenitor está de cacería con el fin de conseguir alimento para su progenie, las crías pueden ser muertas por depredadores. Las conductas también tienen costos de energía y costos de oportunidades perdidas para llevar a cabo otras conductas. Cuando un animal está fuera en busca de alimento, puede perder oportunidades para aparearse. Si los beneficios son mayores que los costos, una conducta es adaptativa.

En consecuencia, la causa última de un comportamiento es incrementar la probabilidad de que los genes de un individuo pasen a las generaciones futuras. Ciertas respuestas pueden llevar a la muerte del individuo mientras incrementan la posibilidad de que copias de sus genes sobrevivan por medio de la producción mejorada o la sobrevivencia de sus descendientes u otros parientes.

Los genes interactúan con el entorno

Los primeros biólogos debatían naturaleza contra crianza; es decir, la importancia relativa de los genes en comparación con la experiencia ambiental. Definieron el **comportamiento innato** (conducta congénita, definida popularmente como *instinto*) como programado genéticamente y el **comportamiento aprendido** como el comportamiento que ha sido modificado en respuesta a la experiencia ambiental. Más recientemente, los ecologistas del comportamiento han reconocido que no existe una dicotomía verdadera. Toda conducta tiene una base genética. Incluso la *capacidad* para la conducta aprendida es heredada. Sin embargo, la conducta es modificada por el ambiente en que vive el animal; es un producto de la interacción entre la capacidad genética y las influencias ambientales. Así, la conducta empieza con un marco de referencia heredado que puede ser modificado por la experiencia.

Puede pensarse en una gama de conductas, desde los tipos más rígidos programados genéticamente hasta aquellos que, a pesar de tener un componente genético, son ampliamente desarrollados por la experiencia. La avispa arenera *Philanthus triangulum*, analizada en la introducción del capítulo, lleva a cabo de manera eficaz una serie de conductas que dependen principalmente de la programación genética. Cómo excava su madriguera, cómo la cubre, cómo mata a las abejas; estas conductas están determinadas genéticamente. Sin embargo, algo de su conducta es aprendida. No hay forma de que su habilidad para localizar la madriguera

pueda ser programada genéticamente. Debido a que una madriguera sólo puede ser excavada en un sitio idóneo, su localización debe ser aprendida *después* de su excavación. Cuando la *P. triangulum* cubre su madriguera con arena, hace estimaciones precisas de su localización al volar sobre el área varias veces antes de salir de caza de nuevo.

El ecologista holandés Niko Tinbergen estudió esta conducta de la *P. triangulum*. Rodeó la madriguera de la avispa con un círculo de piñas de pino como puntos de referencia potenciales (**FIGURA 52-1**). Antes de que la avispa volviera con otra abeja, Tinbergen reordenó o quitó las piñas. Sin ellas, la avispa no pudo encontrar su madriguera. Cuando Tinbergen colocó las piñas de pino en una zona donde no había madriguera, la avispa hembra respondió como si la madriguera estuviese ahí. Cuando el investigador las retiró por completo, la hembra parecía muy confundida. La avispa pudo encontrar su madriguera sólo hasta que Tinbergen restituyó las piñas de pino en su sitio original.

Cuando Tinbergen puso un anillo de piedras en vez de las piñas de pino, la avispa respondió como si la madriguera estuviese en el centro del círculo de piedras. Así, la *Philanthus triangulum* respondió a la disposición de las piñas de pino, en lugar de a las piñas mismas. Los descubrimientos de Tinbergen demostraron que para la *P. triangulum*, el aprendizaje de los puntos de referencia que rodean la madriguera era crítico para la localización de ésta.

Estudios del cortejo y apareamiento de la mosca de la fruta constituyen ejemplos interesantes de la interacción entre genes y conducta. Antes de que se lleve a cabo el apareamiento, debe ocurrir un ritual que consiste en una secuencia complicada de pasos, casi como un baile. Este ritual de cortejo implica un intercambio de señales visuales, auditivas, táctiles y químicas entre el macho y la hembra. J. B. Hall, de la Universidad Brandeis, y sus colegas identificaron más de una docena de genes que controlan estas acciones, sugiriendo que la conducta de cortejo es heredada y programada de antemano en gran medida. No obstante, la mosca de la fruta posee la capacidad de aprender de la experiencia, una capacidad que, por supuesto, también es heredada.

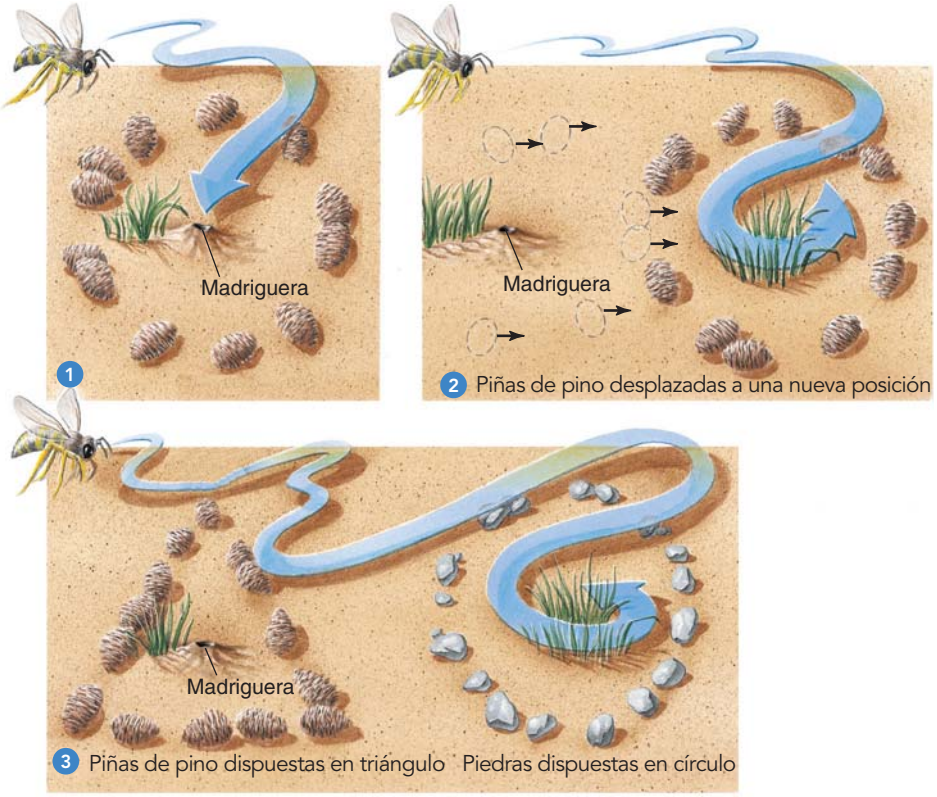
La interacción entre genes y ambiente ha sido estudiada en muchos vertebrados. Varias especies de tórtolas (*Agapornis sp.*) difieren no sólo en aspecto sino también en conducta. Una especie usa su pico para transportar pequeños trozos de corteza para construir un nido. Otra especie mete los materiales de construcción de su nido bajo las plumas de su rabadilla. Las aves híbridas nacidas del cruzamiento de ambas especies intentan meter el material bajo su plumaje y luego tratan de llevarlo en el pico, repitiendo el patrón varias veces.

EXPERIMENTO CLAVE

PREGUNTA:
¿Cómo localiza la avispa *Philanthus triangulum* su madriguera cuando vuelve para aprovisionarla de comida?

HIPÓTESIS: La *P. triangulum* usa pistas visuales para localizar su madriguera.

EXPERIMENTO:
1 Mientras la *P. triangulum* estaba en la madriguera, Tinbergen colocó un círculo de piñas de pino alrededor de la entrada.
2 Mientras la avispa estaba buscando alimento, Tinbergen movió las piñas a una nueva posición.
3 En un segundo experimento, Tinbergen dejó las piñas alrededor de la madriguera, pero las dispuso en forma de triángulo cuando la avispa estaba ausente.



RESULTADOS:
1 Cuando la *P. triangulum* salió de su madriguera, respondió al círculo de piñas con un vuelo circular de orientación. Cuando volvió con su presa, voló hacia el centro del círculo de piñas de pino.
2 Cuando Tinbergen recolocó el círculo de piñas de pino, la *P. triangulum* voló hacia el centro del nuevo círculo porque había aprendido la posición de la madriguera en relación con las piñas.
3 Cuando Tinbergen reordenó las piñas en forma de triángulo y cerca hizo un círculo de piedras, la *P. triangulum* voló hacia el centro del círculo de piedras.

CONCLUSIÓN: La *Philanthus triangulum* usó pistas visuales para localizar su madriguera. Respondió a la *disposición* de las piñas en lugar de a las piñas mismas. El aprendizaje de los puntos de referencia es crítico para localizar la madriguera.

Fuente: Tinbergen, N. *The animal in Its World*, vol. 1. Harvard University Press, Cambridge, MA, 1972.

FIGURA 52-1 Experimentos de Niko Tinbergen para determinar cómo la avispa *Philanthus* localiza su madriguera.

A la larga, la mayoría de las aves transportan el material en sus picos, pero les lleva hasta tres años perfeccionar esta conducta y la mayoría continúa haciendo intentos vanos para trasportar el material en su plumaje. Así, el método de transporte de materiales es heredado pero flexible de alguna manera. (En la naturaleza, las aves híbridas podrían experimentar una notoria reducción en su aptitud debido al gran retraso en la aparición de las crías).

El comportamiento depende de la preparación fisiológica

Aunque la conducta implica a todos los sistemas del cuerpo, es influida sobre todo por los sistemas nervioso y endocrino. La capacidad para la conducta depende de las características genéticas que rigen el desarrollo y las funciones de estos sistemas. Antes de que un animal pueda mostrar cualquier patrón de comportamiento, debe estar listo fisiológicamente para producirlo. Por ejemplo, la conducta reproductiva no suele ocurrir entre las aves o la mayoría de los mamíferos a menos que en su sangre haya una concentración suficiente de hormonas sexuales. Un cuerpo humano no puede caminar sino hasta que sus músculos y neuronas están suficientemente desarrollados. Estos estados de preparación fisiológica son producidos por una interacción continua con el ambiente. El nivel de hormonas sexuales en la sangre de un ave puede estar determinado por variaciones estacionales en la duración del día. Los músculos del bebé se desarrollan con la experiencia, así como con la edad.

Varios factores influyen en el desarrollo del canto de los gorriones de corona blanca machos (en general, sólo los machos cantan una canción complicada). Estas aves muestran una variación regional considerable en su canto. Durante el desarrollo temprano, las crías de gorriones suelen escuchar a los adultos macho que cantan la canción distintiva de su población. Los días 10 a 52 después de la eclosión constituyen un período crítico para aprender la canción. Cuando el joven macho ya tiene algunos meses de edad, "practica" la canción durante varias semanas hasta que finalmente canta en el "dialecto" local.

En experimentos de laboratorio, los pájaros mantenidos en aislamiento y privados de la experiencia acústica de escuchar el canto de machos maduros terminan por cantar una canción deficientemente desarrollada aunque reconocible de los gorriones de corona blanca machos. Cuando a un joven gorrión de corona blanca macho se le permite interactuar socialmente con un pájaro pinzón fresa (que pertenece a un género diferente de ave), aprende la canción del pinzón en lugar de la que es específica de su propia especie. Esto ocurre incluso si el gorrión de corona blanca puede oír el canto de otros gorriones pero no interactúa socialmente con ellos. Con base en estos experimentos, los investigadores han concluido que el gorrión de corona blanca está equipado con un patrón genético primario de su canto, aunque los estímulos acústicos y sociales son importantes para desarrollar su capacidad de emitir su canto específico.

Muchos patrones de comportamiento dependen de programas motores

Muchas conductas que podrían considerarse automáticas dependen de secuencias coordinadas de acciones musculares denominadas **programas motores**. Algunos programas motores (por ejemplo, la capacidad de caminar de las gacelas recién nacidas) parecen sobre todo innatos. Otros, como caminar en los bebés humanos, tienen un componente principal aprendido.

Un ejemplo clásico de un programa motor en vertebrados es la manera en que el ganso común europeo rueda sus huevos (**FIGURA 52-2**). Una vez activada por simples estímulos sensoriales, la conducta de rodar el huevo continúa hasta su conclusión independientemente de la retroalimentación sensorial. Hay poca flexibilidad. Los ecólogos del comportamiento denominan a esta conducta **patrón de comportamiento**. Ciertos patrones de comportamiento pueden producirse mediante un **estímulo signo**, o **liberador**, una simple señal que dispara una respuesta conductual específica. Un huevo de madera es un estímulo signo que evoca la conducta de rodar el huevo en el ánsar común.

En un conjunto de experimentos clásicos realizados en 1951, Tinbergen demostró que la banda roja en la superficie ventral (vientre) de una pez espinoso es un estímulo signo. La superficie ventral del pez espinoso macho suele ser plateada pero se vuelve roja al inicio de la época de reproducción. El pez espinoso macho elige un territorio, construye un nido y los defiende contra machos rivales. Una vez que la hembra desova, se va y deja que el macho cuide los huevos y, después, a los peces recién nacidos.

Tinbergen demostró que la banda roja activa una conducta agresiva en un macho cuyo territorio ha sido invadido. Tinbergen encontró que modelos falsos pintados con un vientre rojo tenían mayor probabilidad de ser atacados que modelos más reales sin la franja roja (**FIGURA 52-3**). La conducta agresiva es activada por el vientre rojo en lugar de por el reconocimiento basado en una combinación de características.

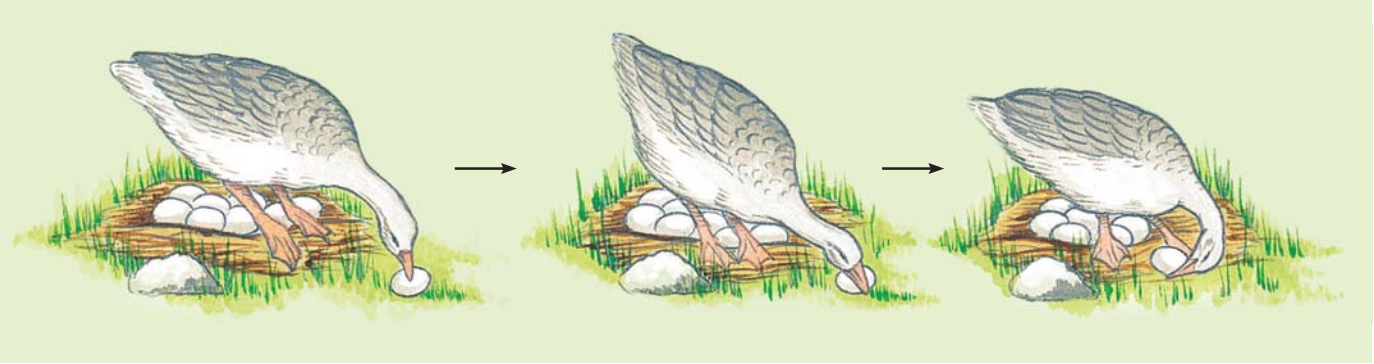
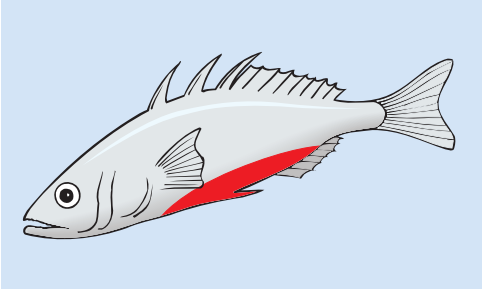


FIGURA 52-2 Conducta de rodar el huevo en el ánsar común europeo
En este patrón de conducta más bien rígido, el ganso alcanza el huevo al extender su cuello y usar su pico para empujarlo hacia el nido. Si el investigador retira rápidamente el huevo mientras el ganso está en proceso de alcanzarlo o rodarlo de vuelta, el ave continúa la conducta hasta su conclusión, como si estuviese empujando el huevo ahora ausente de vuelta al nido

EXPERIMENTO CLAVE

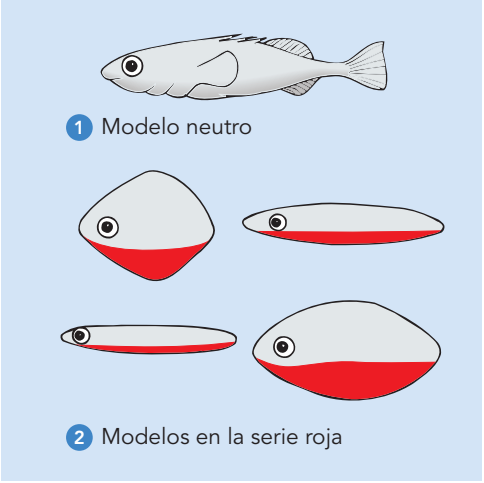
PREGUNTA: ¿Qué activa la conducta agresiva en el pez espinoso macho?

HIPÓTESIS: La superficie ventral roja (vientre) de un pez espinoso macho es un estímulo signo que activa la conducta agresiva en otros peces espinosos machos.



EXPERIMENTO: Niko Tinbergen presentó peces espinosos machos con dos series de modelos.

1. Los modelos en la serie neutra eran del color neutro del macho en la estación de no reproducción.
2. Los modelos en la serie roja tenían la superficie ventral de este color.



RESULTADOS: El pez macho no ataca los modelos más reales de otros peces espinosos cuando no tenían el vientre rojo. El pez macho atacó otros modelos, aunque no reales, que tenían rojo el vientre.

CONCLUSIÓN: La conducta agresiva en el pez espinoso macho es activada por el vientre rojo de otros peces machos. El vientre rojo es un estímulo signo, o liberador, de la conducta agresiva.

FIGURA 52-3 Experimentos de Niko Tinbergen sobre la conducta agresiva en el pez espinoso macho

Repaso

- ¿De qué manera son adaptativas las conductas de la *Philanthus triangulum*, la avispa arenera?
- Proporcione un ejemplo que muestre que la capacidad para la conducta es heredada y modificada por el aprendizaje.
- ¿De qué manera la preparación fisiológica afecta la conducta innata? ¿Cómo afecta la conducta aprendida?

52.2 APRENDIZAJE: EL CAMBIO DE COMPORTAMIENTO COMO RESULTADO DE LA EXPERIENCIA

OBJETIVO DE APRENDIZAJE

3 Analizar la importancia adaptativa de la habituación, la impronta, el condicionamiento clásico, el condicionamiento operante y la cognición.

Con base en lo que se ha analizado hasta ahora, debe ser evidente que mucha de la conducta heredada puede ser modificada por la experiencia. El **aprendizaje** implica cambios persistentes en el comportamiento que resultan de la experiencia. La capacidad de aprender nuevas respuestas a situaciones recientes es adaptativa y permite a los animales sobrevivir ante cambios en su ambiente.

Las capacidades para el aprendizaje están sesgadas; parece que la información más importante para sobrevivir es la más fácil de aprender. Una rata puede haber intentado docenas de veces aprender la tarea superficial de empujar una palanca para obtener una recompensa. Sin embargo, la misma rata aprende por su propia experiencia cómo evitar alimentos que pueden ser dañinos. Las personas que envenenan ratas para deshacerse de ellas pueden apreciar fácilmente el valor adaptativo de esta capacidad de aprendizaje. Este rápido aprendizaje en respuesta a una experiencia desagradable constituye la base de la **coloración de advertencia** o **coloración aposemática**, que se encuentra en muchos insectos venenosos y en huevos de aves coloreados con brillantez pero desagradables al gusto. Una vez que enferman a causa de estos alimentos, los depredadores aprenden rápidamente a evitarlos. En las siguientes secciones se considerarán varios tipos de aprendizaje, incluidos la habituación, la impronta, el condicionamiento clásico, el condicionamiento operante y la cognición.

Un animal se habitúa a estímulos irrelevantes

La **habituación** es un tipo de aprendizaje en el cual un animal aprende a ignorar un estímulo irrelevante repetido; es decir, uno que ni recompensa ni castiga. Las palomas reunidas en un parque público aprenden por encuentros repetidos sin daño que los humanos no son peligrosos para ellas y se comportan de acuerdo con esto. Dicha conducta las beneficia. Una paloma intolerante a las personas podría desperdiciar energía volando cada vez que un humano se aproxime y podría no obtener suficiente comida. Muchos animales africanos se habitúan a los humanos en safaris fotográficos y a los vehículos que los transportan (**FIGURA 52-4**). Los humanos que viven en zonas urbanas se habitúan al ruido del tránsito. De hecho, muchos pobladores urbanos informan que no duermen cuando visitan una zona rural tranquila.

La impronta ocurre durante un período crítico temprano

Cualquiera que haya visto una mamá gansa con sus crías debe haberse preguntado cómo puede "seguir la pista" de esta horda de criaturas casi idénticas que se tropiezan en el césped, por no hablar de cómo los distinguirá de los de otra gansa (**FIGURA 52-5**). Aunque la madre puede reconocer su descendencia en alguna medida, básicamente *ellos* tienen la responsabilidad de seguirle la pista a *ella*. La sobrevivencia de un ganso requiere que aprenda rápido a distinguir a su madre (proveedora de cuidado) de otros gansos.

McMurray Photography

FIGURA 52-4 Habituación

Después de muchos encuentros seguros con vehículos que transportan humanos en safaris fotográficos, muchos animales, entre ellos jirafas, cebras y leones en el Serengueti, aprenden a ignorarlos. Los elefantes suelen ignorar a los vehículos a menos que el conductor los provoque al acercarse demasiado. En ese caso, un elefante puede retar e inclusive arremeter contra el vehículo.

La **impronta**, un tipo de aprendizaje social basado en experiencia temprana, ha sido estudiada en algunos mamíferos y en aves. Ocurre durante un **período crítico,** usualmente a pocas horas o días después del nacimiento (o eclosión). Konrad Lorenz, un médico austriaco y uno de los primeros etólogos, descubrió que un ave recién nacida graba en su mente una impronta del primer objeto móvil que ve, incluso un humano o un objeto inanimado como una esfera o luz de color. Aunque el proceso de impronta está determinado genéticamente, el ave *aprende* a responder a un animal u objeto particular.

Entre varios tipos de aves, especialmente patos y gansos, los embriones de mayor edad pueden intercambiar llamadas con sus compañeros de nido y sus padres a través del cascarón poroso del huevo. Cuando eclosionan, al menos uno de los padres suele estar a la mano, emitiendo los sonidos característicos con los que las crías ya están familiarizadas. Este movimiento y los sonidos producen la impronta. Durante un breve período crítico después de eclosionar, las crías aprenden el aspecto del padre.

La impronta en algunos mamíferos depende del olor. Por ejemplo, las musarañas recién nacidas adquieren la impronta del olor de su madre (o de cualquier hembra que los alimente). En muchas especies, la madre también aprende a distinguir a su descendencia durante un período crítico. La madre en algunas especies de mamíferos con pezuñas, como las ovejas, aceptará a su descendencia sólo durante unas pocas horas después de nacer. Si se les separa de la madre durante algún tiempo, las crías son rechazadas por ella. Normalmente, la madre aprende a distinguir a su propia progenie de la de otras madres por medio de pistas olfativas.

J. H. Dick/VIREO

FIGURA 52-5 Impronta

Los lazos padre-descendencia suelen formarse durante un periodo crítico temprano. Estas crías tienen su impronta en su madre, una gansa de tierra alta (*Chloephaga picta*).

En el condicionamiento clásico, un reflejo se asocia con un nuevo estímulo

En el **condicionamiento clásico**, se forma una asociación entre alguna función corporal normal y un nuevo estímulo. Si el lector ha observado la conducta de un perro o de un gato, sabe que el sonido de un abrelatas en el momento de comer ¡puede captar la atención de una mascota! A principios de la década de 1920, Ivan Pavlov, un fisiólogo ruso, descubrió que si hacía sonar una campana justo antes de alimentar a un perro, éste aprendía a asociar el sonido de la campana con la comida. A la larga, el perro salivaba incluso si la campana se hacía sonar sin que hubiese comida (**FIGURA 52-6**).

Pavlov denominó al estímulo fisiológicamente significativo (comida, en este caso) *estímulo no condicionado*. El estímulo normalmente irrelevante (la campana) que se volvió un sustituto de aquél era el *estímulo condicionado.* La salivación por la comida era una *respuesta no condicionada,* mientras que la salivación por la campana era una *respuesta condicionada.* Debido a que un perro normalmente no saliva al sonido de una campana, la asociación era claramente aprendida. También podía ser olvidada. Si la campana dejaba de indicar la comida, el perro terminaba por dejar de responder a ésta. Pavlov denominó **extinción** a este último proceso. El condicionamiento clásico puede ser adaptativo. Por ejemplo, si un animal es amenazado por un depredador en una zona particular, asocia el sitio con el peligro y evita estar en esa zona en el futuro. En este caso el animal aprende a *evitar* un estímulo negativo en lugar de esperar una recompensa.

En el condicionamiento operante, la conducta espontánea es reforzada

En el **condicionamiento operante**, el animal debe hacer algo para obtener una recompensa (refuerzo positivo) o evitar un castigo. El condicionamiento operante ha sido estudiado para muchos animales, entre ellos platelmintos, insectos, arácnidos, aves y mamíferos. En un experimento de laboratorio típico, una rata es colocada en una caja que contiene una barra móvil. Cuando las acciones aleatorias de la rata resultan en presionar la barra, una bolita de comida rueda por una tolva hacia la rata. Así, la rata es reforzada positivamente por haber presionado la barra. Finalmente, la rata aprende la asociación y presiona la barra para obtener comida.

En el reforzamiento negativo, la eliminación de un estímulo incrementa la probabilidad de que ocurra una conducta. Por ejemplo, una rata puede estar sometida a un estímulo desagradable, como un choque eléctrico de bajo nivel. Cuando el animal presiona la barra, este refuerzo negativo es retirado.

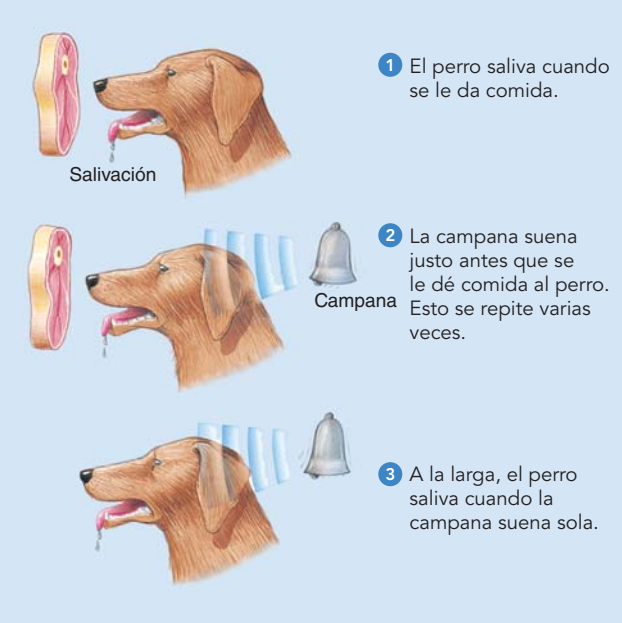
Muchas variaciones de estas técnicas han sido desarrolladas. Una paloma puede ser entrenada para picotear en un círculo iluminado con el fin de obtener comida, un chimpancé puede aprender cómo realizar ciertas tareas para obtener fichas que puede cambiar por alimento o un

EXPERIMENTO CLAVE

PREGUNTA: ¿Puede un animal aprender a responder de cierta manera a un nuevo estímulo al asociarlo con un estímulo conocido?

HIPÓTESIS: Un perro puede ser condicionado para salivar al escuchar el sonido de una campana.

EXPERIMENTO: Ivan Pavlov presentó comida (el estímulo no condicionado) a un perro y observó que el perro salivaba (respuesta no condicionada). Luego, hacía sonar una campana antes de darle de comer al perro. Repitió esto varias veces. Luego hacía sonar la campana en ausencia de comida.



RESULTADOS: El perro fue condicionado para salivar al oír la campana sola.

CONCLUSIÓN: Cuando una campana (estímulo condicionado) se asocia con comida (un estímulo no condicionado), un animal aprende a asociarlos. Luego, el animal saliva al sonido de la campana sola (respuesta condicionada).

Fuente: Pavlov I. P. *Conditioned Reflexes: An Investigation of the Physiological Activity of the Cerebral Cortex* (traducido por G. V. Anrep). Oxford University Press, Londres, 1927.

FIGURA 52-6 Condicionamiento clásico: el perro de Pavlov

niño puede aprender cómo permanecer en silencio en su silla para obtener el elogio del maestro.

El condicionamiento operante desempeña un papel en el desarrollo de algunas conductas que parecen programadas genéticamente. Un ejemplo es la conducta de alimentación de los polluelos de gaviota. Los polluelos de gaviota picotean los picos de los padres, lo que estimula a éstos para regurgitar para aquéllos comida parcialmente digerida. Los polluelos son atraídos por dos estímulos: el aspecto general del pico de los padres con su forma alargada y mancha roja distintivos, así como el movimiento hacia abajo cuando desciende la cabeza del padre. Así como la posibilidad de la rata que presiona la barra, el comportamiento exploratorio inicial de los polluelos es suficientemente funcional para permitirles alcanzar su primera comida, aunque desperdician bastante energía en el picoteo. Algunos picoteos están fuera del objetivo y por ello no son

ARCO/J. De Cuveland

FIGURA 52-7 Condicionamiento operante
Cuando la cría del alcatraz picotea en el pico de su padre, es reforzado positivamente con comida. Después de muchos intentos, la cría aprende a ser más precisa al pedir comida al padre.

recompensados. Sin embargo, el comportamiento de picoteo se vuelve más eficaz con la práctica. Por tanto, una conducta que podría parecer totalmente genética es mejorada por el aprendizaje (**FIGURA 52-7**).

La cognición animal es controversial

La **cognición** es el proceso de adquisición de conocimientos; incluye pensamiento, procesamiento de información, aprendizaje, razonamiento y conciencia de los pensamientos, las percepciones y el yo. La cognición permite a los humanos llevar a cabo funciones mentales de alto nivel. Por ejemplo, las personas pueden tomar decisiones difíciles; resolver problemas, incluyendo problemas matemáticos; planear, y desarrollar y comprender idiomas. Qué tan próxima está la cognición animal de los procesos de pensamiento humano es un tema intensamente debatido que constituye el centro de atención de muchas investigaciones. Un tema polémico es si los animales poseen un sentido de conciencia de sí mismos.

Algunos animales poseen una forma de cognición denominada **aprendizaje perceptivo**, la capacidad de adaptar experiencias pasadas que pueden implicar estímulos diferentes para resolver problemas nuevos. Un perro puede ser colocado en un callejón sin salida que debe rodear para encontrar una recompensa. La dificultad estriba en el hecho de que el animal debe *alejarse* de la recompensa para obtenerla. En términos generales, el perro se lanza contra la barrera próxima al alimento. Finalmente, por ensayo y error, el perro frustrado puede encontrar la forma de rodear la barrera y alcanzar la recompensa.

Al contrario del perro, es probable que un chimpancé colocado en una nueva situación establezca nuevas asociaciones entre las tareas que ha aprendido a hacer previamente con el fin de resolver problemas

FIGURA 52-8 Cognición
Enfrentado al problema de alcanzar la comida suspendida del techo, un chimpancé puede acudir a experiencias pasadas para resolver el problema. Cuando se les proporcionan cajas, muchos chimpancés las apilan hasta que pueden subir y alcanzar la comida. ¿Qué experiencia anterior podría estar aplicando el chimpancé a esta nueva situación?

(**FIGURA 52-8**). Los primates son especialmente hábiles para aprender a discernir, aunque parece que también algunos otros mamíferos y algunas aves, notablemente los cuervos, tienen esta capacidad en alguna medida.

Jugar puede ser una práctica conductual

Tal vez el lector haya observado a un gatito abalanzarse sobre una hoja muerta, o morder o lanzar un zarpazo a un compañero de camada sin causarle daño. Muchos animales, especialmente aves y mamíferos jóvenes, parecen practicar patrones adultos de comportamiento mientras juegan (**FIGURA 52-9**). Pueden mejorar su habilidad para escapar, cazar, matar presas o desempeñar una conducta sexual. Jugar puede ser un ejemplo de condicionamiento operante en acción. Las hipótesis de las causas últimas de la conducta de juego incluyen el ejercicio, el aprendizaje para coordinar movimientos y adquirir habilidades sociales. Por supuesto, podría haber otras explicaciones desconocidas.

BIOS/Peter Arnold, Inc.

FIGURA 52-9 Cachorros de guepardo jugando
Jugar puede servir como medio para practicar la conducta que más tarde será útil en la vida, posiblemente para cazar, pescar, pelear por territorio o competir por parejas.

Repaso

- ¿De qué manera es adaptativa la impronta?
- ¿En qué forma es adaptativo el condicionamiento operante?

52.3 RESPUESTAS CONDUCTUALES A ESTÍMULOS AMBIENTALES

OBJETIVOS DE APRENDIZAJE

4 Proporcionar ejemplos de ritmos biológicos y describir algunos de los mecanismos fisiológicos responsables de aquéllos.

5 Analizar costos y beneficios de la migración, y distinguir entre orientación y navegación direccionales.

Los animales biológicamente exitosos están fisiológica y conductualmente adaptados a los continuos cambios que ocurren en el ambiente. Considere las muchas variaciones que ocurren en su ambiente natural: ciclos de día y noche, cambios en la longitud del día con estaciones variables, ciclos lunares, mareas altas y bajas, cambios climáticos y variaciones en la cantidad y distribución de alimentos. Las respuestas bioquímicas, fisiológicas y conductuales de los animales ante los cambios periódicos en el ambiente se denominan **ritmos biológicos**.

Los ritmos biológicos regulan muchas conductas

Los biólogos han identificado muchos tipos de ritmos biológicos, incluidos ritmos diarios, mensuales y anuales. Entre muchos animales, ciclos fisiológicos como las fluctuaciones en la temperatura del cuerpo y la secreción de hormonas son rítmicos. Por ejemplo, la temperatura del cuerpo humano sigue una curva diaria típica con la temperatura más baja temprano en la mañana y la máxima al final del día. (Las mujeres también tienen un ritmo de temperatura mensual con la máxima temperatura corporal durante la segunda mitad del ciclo menstrual). Los ritmos biológicos controlan varias conductas, entre ellas actividad, sueño, alimentación, ingesta de líquidos, reproducción y migración.

La conducta de muchos animales, como las actividades de muchas plantas, está organizada alrededor de los **ritmos circadianos** (que significa "aproximadamente de un día"), que son ciclos diarios de 24 horas de actividad. Los animales **diurnos**, como las abejas y las palomas, son más activos durante el día. La mayoría de los murciélagos, polillas y gatos son animales **nocturnos**, que son más activos durante las horas de oscuridad. Los animales **crepusculares,** como muchos mosquitos y cangrejos violinistas, están más activos en el amanecer o en el ocaso, o ambos. En términos generales, hay razones ecológicas que explican estos patrones. Por ejemplo, si la comida de un animal es más abundante temprano por la mañana, su ciclo de actividad debe estar regulado de modo que se vuelva activo poco después del amanecer.

Algunos ritmos biológicos de los animales reflejan el **ciclo lunar**. Los ritmos más sorprendentes son los de los organismos marinos que están sintonizados con cambios en las mareas y en las fases de la luna. Por ejemplo, una combinación de ritmos de la marea, lunares y anuales rigen

la conducta reproductiva del gruñón, un pequeño pez que vive en la costa del Pacífico en Norteamérica. Los gruñones forman bancos desde abril hasta junio en esas tres o cuatro noches cuando ocurren las mareas más altas del año. Precisamente en el punto alto de la marea, el pez serpentea en la playa y deposita huevos y esperma en la arena. Regresan al mar con la siguiente ola. Al momento en que la siguiente marea alcanza esa porción de la playa 15 días después, las crías de peces han eclosionado en la arena húmeda y están listas para entrar al mar. Esta sincronización puede ayudar a proteger los huevos del pez de depredadores acuáticos.

Los procesos metabólicos y conductas de un animal suelen estar sincronizados con los cambios cíclicos en su ambiente externo. Su conducta anticipa estos cambios regulares. Los pequeños cangrejos violinistas de las playas marinas emergen de sus madrigueras con la marea baja para realizar actividades sociales como disputas territoriales. Para evitar ser arrastrados por el agua, deben regresar a su madriguera antes de que vuelva la marea. ¿Cómo "saben" los cangrejos que la marea alta está por ocurrir? Podría suponerse que los cangrejos reconocen pistas presentes en la orilla del mar. Sin embargo, cuando los cangrejos están aislados en el laboratorio lejos de muchos estímulos conocidos que podrían relacionar con el tiempo y la marea, sus ritmos conductuales característicos persisten.

Muchos ritmos biológicos están regulados por mecanismos de sincronización *internos* que funcionan como **relojes biológicos**. Como se ilustra con los cangrejos violinistas, estos mecanismos de sincronización no responden simplemente a pistas ambientales, sino que son capaces de sostener ritmos biológicos de manera independiente. Estos relojes internos han sido identificados en la mayoría de los eucariotas, así como en algunas bacterias. Los biólogos moleculares han demostrado que los genes controlan los relojes biológicos. En la *Drosophila,* siete genes producen proteínas reloj que parecen interactuar en ciclos de retroalimentación en muchos tipos de células tanto dentro como fuera del sistema nervioso. Los investigadores han identificado genes y proteínas semejantes en muchos grupos animales, incluidos los mamíferos. El reloj principal está ubicado en áreas específicas del sistema nervioso central.

En los mamíferos, el reloj maestro se localiza en el **núcleo supraquiasmático** (**NDQ**) en el hipotálamo (vea el capítulo 42). Este reloj NSQ genera ciclos aproximados de 24 horas incluso sin contar con información del entorno. Sin embargo, los ciclos generados por el NSQ son ajustados normalmente cada día con base en información visual recibida desde la retina. Las señales provenientes de la retina que reflejan cambios en la intensidad de la luz ajustan los ritmos circadianos internos con ciclos de luz-oscuridad en el entorno. El NSQ envía señales rítmicas, en forma de neuropéptidos, a la **glándula pineal**, una glándula endocrina situada en el cerebro. En respuesta, la glándula pineal secreta *melatonina*, una hormona que promueve el sueño en los humanos. Genes reloj en el NSQ son encendidos y apagados por las mismas proteínas que codifican, estableciendo bucles de retroalimentación cuyo ciclo es de 24 horas.

Además del reloj maestro, la mayoría de las células cuentan con mecanismos de sincronización que usan muchas de las proteínas del mismo reloj. Estos relojes periféricos pueden funcionar independientemente del NSQ.

Las señales ambientales activan respuestas fisiológicas que llevan a la migración

Los colibrís pecho de rubí cruzan la gran distancia del Golfo de México dos veces al año y las golondrinas de mar oscuras viajan por todo el Atlántico Sur desde África para llegar a la pequeña isla donde están sus áreas de apareamiento en el sur de Florida. Aves, mariposas, peces, tortugas de mar, ñus, cebras y ballenas se encuentran entre los muchos animales que recorren grandes distancias. Los ecólogos del comportamiento definen la **migración** como un viaje periódico de larga distancia de un sitio a otro. Muchas migraciones implican hazañas asombrosas de resistencia y navegación.

¿Por qué migran los animales? Las causas últimas de la migración implican aparentemente la ventaja de moverse de un área que estacionalmente se vuelve menos hospitalaria a una región con mayor probabilidad de resistir la reproducción o la sobrevivencia. Los cambios estacionales incluyen cambios de clima, disponibilidad de recursos alimentarios y sitios seguros para anidar. Por ejemplo, cuando se aproxima el invierno, muchas aves migran a regiones más templadas.

Las causas próximas de la migración incluyen señales del ambiente que activan respuestas fisiológicas que llevan a la migración. En las aves migratorias, por ejemplo, la glándula pineal percibe cambios en la duración del día y luego libera hormonas que producen una conducta inquieta. Las aves muestran un incremento en la disposición para volar y para hacerlo durante largos períodos.

La migración tiene costos y beneficios

Un ejemplo interesante de migración es el viaje anual de millones de mariposas monarca (*Danaus plexippus*) desde Canadá y Estados Unidos continentales hasta México, un recorrido de 2520 km para algunas. Su notable migración anual parece estar relacionada con la disponibilidad de plantas de algodoncillo en las que las hembras desovan. Al eclosionar, las larvas (orugas) se alimentan con las hojas de la planta de algodoncillo. En regiones frías estas plantas mueren a finales del otoño y vuelven a crecer con el clima templado de la primavera.

Los destinos invernales de las mariposas monarca también pueden estar determinados por la temperatura y humedad. Algunos beneficios posibles incluyen la oportunidad de invernar en un área que ofrece comida abundante, temperaturas no congelantes y aire húmedo. Así, la inversión hecha por las mariposas monarca migratorias en su largo viaje aumenta sus posibilidades de sobrevivir en el invierno.

Los beneficios de la migración no vienen sin costo en tiempo, energía e inclusive sobrevivencia. Muchas semanas pueden emplearse cada año en viajes que demandan energía. Algunos animales pueden perderse o morir por fatiga o depredación durante el viaje. Cuando están en áreas desconocidas, los individuos migratorios a menudo están en mayor riesgo por parte de los depredadores.

En años recientes, las actividades humanas han interferido con la migración de muchos tipos de animales. Por ejemplo, después de millones de años de éxito biológico, la sobrevivencia de las tortugas marinas está amenazada por redes de pesca y camaroneras en las que pueden enredarse. Como resultado, miles de tortugas migratorias se ahogan cada año. Las tortugas marinas también mueren como resultado de derrames petroleros y por la ingestión de bolsas de plástico flotantes que confunden con medusas.

Los animales encuentran su camino usando orientación y navegación direccionales

¿Cómo encuentran su camino los animales migratorios? El término **orientación direccional** se refiere a viajar en una dirección específica. Viajar en línea recta hacia un destino requiere un sentido de dirección o un **sentido de brújula**. Muchos animales usan el Sol para orientarse. Debido a que éste parece moverse por el cielo cada día, un animal debe tener un sentido del tiempo. Parece que los relojes biológicos perciben el tiempo y regulan los ritmos circadianos.

La **navegación** es más complicada, ya que requiere un sentido de brújula y un **sentido de mapa**, que es una "conciencia" de la ubicación. La

Kenneth Lohmann

FIGURA 52-10 Navegación por luz y campo magnético
Para estudiar la navegación de las tortugas, el investigador Kenneth Lohmann colocó arneses en tortugas lomo de cuero (*Dermochelys coriacea*), como ésta recién nacida y los conectó a una computadora que registraba su dirección de natación.

navegación implica el uso de pistas para cambiar de dirección cuando es necesario llegar a un destino específico. Al navegar, un animal debe integrar información respecto a la distancia y el tiempo, así como la dirección.

Pruebas de ADN confirman que tortugas caguama que eclosionan en playas de Florida en el Atlántico nadan cientos de kilómetros por el océano para llegar al mar Mediterráneo, una zona rica en comida. Varios años después, las que sobreviven para convertirse en adultas se aparean y las hembras nadan de regreso, a menudo a la misma playa, para desovar. Sus recorridos requieren tanto el sentido de brújula como el sentido de mapa.

El biólogo marino Kenneth Lohmann, de la Universidad de Carolina del Norte, colocó arneses conectados a un brazo giratorio en el centro de un gran tanque a tortugas recién nacidas (**FIGURA 52-10**). Una computadora conectada al brazo giratorio registró los movimientos natatorios de las tortugas. Mediante la manipulación de luz y campos magnéticos, Lohmann demostró que estas dos pistas ambientales son importantes en la migración de las tortugas. Éstas nadaron hacia el este hasta que Lohmann invirtió el campo magnético, entonces invirtieron su dirección de natación hacia el nuevo "este magnético", que en realidad era el oeste. Investigaciones recientes sugieren que las tortugas jóvenes usan la dirección de las olas para ayudarse a establecer una dirección magnética de preferencia.

Algunos biólogos sospechan que las tortugas también usan su sentido del olfato para guiarse, en particular para dirigir a las hembras hasta la misma playa para desovar. De manera semejante, el salmón adulto usa los olores únicos de corrientes diferentes como ayuda para encontrar su camino de regreso a la misma corriente en la que eclosionó.

Las aves y algunos otros animales que navegan de día dependen de la posición del Sol (la estrella local); los que viajan de noche usan las estrellas para guiarse. Cuando un pájaro ve los patrones estelares en el firmamento nocturno, busca volar en la dirección de migración idónea de su especie, incluso si no ha tenido la oportunidad de aprender esta hazaña de otras aves.

Estudios dirigidos por Stephen Emlen, de la Universidad Cornell, demostraron que los pinzones índigo jóvenes aprenden las constelaciones usando la posición de la Estrella Polar como su punto de referencia. (En el hemisferio Norte, las otras estrellas parecen girar alrededor de la Estrella Polar.) Cuando Emlen reagrupó las constelaciones en el cielo de un planetario, las aves aprendieron el patrón modificado y después intentaron volar en una dirección consistente con el patrón artificial. Éstos y otros estudios sugirieron que las aves poseen la capacidad genética de aprender patrones de constelaciones y usarlos para orientarse durante su migración.

Los investigadores han observado durante mucho tiempo que algunas especies de aves navegan incluso cuando el cielo está nublado y no pueden ver las estrellas. Suponen que estas aves usan el campo magnético de la Tierra para navegar. Estudios sobre las currucas de jardín indican que a medida que viajan desde Europa Central hasta África cada invierno, navegan tanto por las estrellas como por el campo magnético de la Tierra. Las currucas usan las estrellas para determinar la dirección general del viaje y luego emplean la información magnética para refinar y corregir su curso. Además de las aves y las tortugas de mar, las abejas, algunos peces y otros animales son sensibles al campo magnético de la Tierra y lo usan como guía.

Repaso

- ¿Por qué es adaptativo para algunas especies ser diurnas, pero para otras lo es ser nocturnas o crepusculares?
- ¿Cuál es la diferencia entre orientación y navegación direccionales?

52.4 COMPORTAMIENTO DE FORRAJEO

OBJETIVO DE APRENDIZAJE

6 Definir *comportamiento de forrajeo* óptimo y explicar de qué manera es adaptativo.

El comportamiento de alimentación, o **forrajeo**, implica la localización y selección de alimento, así como su recolección y captura. Algunos ecólogos del comportamiento estudian los costos y beneficios de buscar y seleccionar ciertos tipos de comida, así como los mecanismos usados para localizar presas. Por ejemplo, han evolucionado muchas estrategias de camuflaje que dificultan la detección de presas potenciales. A medida que los depredadores tienen éxitos repetidos en la localización de presas de especies particulares, se cree que han desarrollado una *imagen de búsqueda,* una constelación de pistas que les ayuda a identificar presas ocultas.

¿Por qué los osos grizzli pasan varias horas excavando madrigueras de ardillas de tierra árticas e ignoran presas más grandes como el caribú? Resulta más eficiente desde el punto de vista energético excavar en busca de ardillas porque es más probable que los esfuerzos del oso se vean recompensados, mientras que es más posible que el caribú escape, dejando hambriento al oso. Éste es un ejemplo de **forrajeo óptimo**, la manera más eficaz para que un animal obtenga comida. Según la *teoría de forrajeo óptimo,* cuando los animales forrajean, maximizan su ingesta de energía por unidad de tiempo de forrajeo. Cuando los animales maximizan la energía obtenida por unidad de tiempo de forrajeo, pueden maximizar su éxito reproductivo. Muchos factores, como evitar a los depredadores mientras se forrajea, deben ser considerados al determinar las estrategias eficientes u óptimas.

En hábitats donde los productos alimenticios más preferidos son abundantes y un animal no requiere viajar lejos para obtenerlos, los animales pueden darse el lujo de ser selectivos. Por el contrario, la estrategia óptima en hábitats pobres, donde se tarda más en encontrar los mejores productos alimenticios, consiste en seleccionar los artículos menos preferidos. Los animales deben aprender a forrajear eficientemente por medio de condicionamiento operante; es decir, al intentar de manera aleatoria varias estrategias y elegir la que esté asociada con la obtención de más recompensas (y con el menor número de ataques de hambre al final del día).

El forrajeo también es afectado por el riesgo de depredación que corre el forrajero. El biólogo británico Guy Cowlishaw estudió el comportamiento de forrajeo en una población de babuinos en Namibia. Encontró

que los babuinos dedican más tiempo al forrajeo en un hábitat donde la comida era relativamente escasa que en un área más abundante en comida que tenía un alto riesgo de depredación por parte de leones y leopardos.

Los leones viven, y a menudo forrajean, en unidades sociales denominadas *manadas*. Una manada suele constar de un grupo de hembras adultas emparentadas, sus cachorros y machos sin parentesco. El biólogo Craig Packer, de la Universidad de Minnesota, y su equipo de investigación estudiaron el comportamiento de los leones en el Parque Nacional Serengueti en Tanzania. Packer colocó un radio collar a por lo menos una hembra en un total de 21 manadas y las rastreó por varios años. Durante la estación en que la caza era abundante, los leones cazaban ñus, gacelas y cebras que migraban hacia la zona. Cuando estos rebaños migraban fuera del área durante la estación de sequía, estas presas escaseaban y los leones se alimentaban principalmente de jabalíes y búfalos del Cabo.

Packer reportó que cuando había abundancia de presas, el tamaño del grupo forrajero tenía poco efecto sobre la ingesta diaria de comida. Independientemente de que un león cazase solo o en grupos pequeños (de dos a cuatro hembras) o grandes (de cinco a siete), la comida era capturada por individuos o grupos de cualquier tamaño. Sin embargo, durante la estación en que había escasez de presas, los leones tenían más éxito si cazaban solos o en grupos grandes (**FIGURA 52-11**). A pesar de ello, los datos de Packer de las leonas con el radio collar indican que las hembras suelen forrajear en los grupos más grandes que pueden formar, inclusive si éstos constaban de tres o cuatro hembras, un método que disminuía la eficacia del forrajeo. Por tanto, la presión de la selección parece ser más intensa para proteger a los cachorros y defender el territorio de presas más grandes que maximizar el forrajeo (solo).

Repaso

- ¿Qué es el forrajeo óptimo?
- ¿De qué manera es adaptativo el forrajeo óptimo?

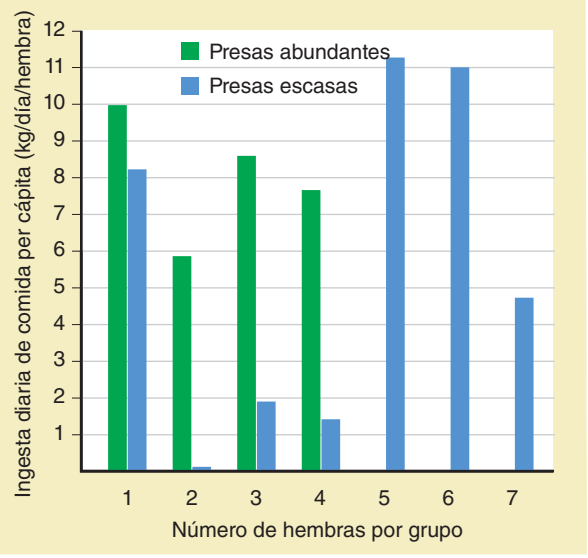


FIGURA 52-11 Forrajeo óptimo y tamaño de grupo en los leones
Durante épocas de escasez de presas, el forrajeo óptimo está relacionado con el tamaño del grupo: los leones tienen más éxito al cazar solos o en grupos grandes de entre cinco y siete elementos. Las observaciones del grupo sugieren que los beneficios de la defensa óptima a menudo superan los beneficios del forrajeo óptimo. (Con base en datos de Packer, C., D. Scheel y A. E. Pusey. "Why Lions Form Groups: Food is not Enough". En *American Naturalist*, vol. 136, julio de 1990).

52.5 COSTOS Y BENEFICIOS DEL COMPORTAMIENTO SOCIAL

OBJETIVOS DE APRENDIZAJE

7 Analizar el comportamiento social en términos de costos y beneficios, y comparar diferentes tipos de grupos sociales, incluyendo sociedades de insectos sociales.

8 Describir modos comunes de comunicación animal, incluyendo la señalización por feromonas.

9 Describir los costos y beneficios de las jerarquías de dominancia y de la territorialidad.

La mera presencia de más de un individuo no significa que una conducta es social. Muchos factores del ambiente físico hacen que los animales se junten en **agregaciones**, aunque cualquier interacción que experimenten pueda ser circunstancial. Una luz que brilla en la oscuridad es un estímulo que atrae a una gran cantidad de polillas y la gran humedad bajo un tronco atrae cochinillas. Aunque estas agregaciones pueden tener un valor adaptativo, no son verdaderamente sociales porque los animales no se comunican entre sí.

El **comportamiento social** puede definirse como la interacción de dos o más animales, por lo general de la misma especie. Así como la selección natural llevó a la evolución de conductas en respuesta a factores ambientales, la selección natural ha resultado en la evolución del comportamiento social. Se estudiarán varios tipos conocidos de comportamiento social, incluyendo la comunicación, vivir juntos, conductas de dominancia, territorialidad, rituales de apareamiento y conductas de ayuda.

Una **sociedad** organizada es un grupo de individuos que cooperan activamente, pertenecen a la misma especie y a menudo están emparentados estrechamente. Muchos insectos, como las orugas que tejen nidos comunales, cooperan socialmente. Un banco de peces, una parvada de aves, una manada de lobos y un enjambre de abejas son otros ejemplos de sociedades. Algunas sociedades están poco organizadas, mientras que otras están estructuradas de manera elaborada.

Muchos animales sacan provecho de vivir en grupos. Los bancos de peces tienden a confundir a los depredadores, de modo que los individuos en el banco pueden ser menos vulnerables a los depredadores que un pez solitario (vea la figura 53-1b). Las franjas de la cebra parecen ser una adaptación visual en contra de los depredadores. Cuando se ven a la distancia, las franjas tienden a descomponer visualmente la forma del animal, de modo que no es posible distinguir a los individuos. Un rebaño de cebras confunde a los depredadores, mientras que un animal solitario es una presa fácil para los leones, guepardos o hienas moteadas (**FIGURA 52-12**).

El forrajeo social es una estrategia adaptativa usada rutinariamente por muchas especies animales. Una manada de lobos tiene más éxito al cazar que un lobo solitario. Entre algunas aves de rapiña, como ciertos halcones, el grupo de cacería localiza más rápido a la presa.

El comportamiento social tiene beneficios además de la defensa contra depredadores y, en algunos casos, un forrajeo más exitoso. El hecho de vivir juntos proporciona oportunidades para interferir con la reproducción de los competidores; por ejemplo, al destruir sus huevos. La vida en sociedad también proporciona la oportunidad de recibir ayuda de otros en el grupo. Así, para muchos tipos de animales, el comportamiento social incrementa la aptitud directa. Sin embargo, el comportamiento social también tiene ciertos costos. Vivir juntos significa un aumento en la competencia por comida y hábitats, un incremento en el riesgo de atraer depredadores y un aumento en el riesgo de transmitir enfermedades. Además, a menudo deben invertirse tiempo y energía en ganar y mantener posición social.

McMurray Photography

FIGURA 52-12 **Comportamiento social en cebras**
La unidad social consta de un grupo razonablemente estable de hembras con crías y un macho dominante. Las franjas de un grupo de cebras confunden a los depredadores.

R. Lindholm/Visuals Unlimited

(a) Una rana de zarzal macho (*Hyla crucifer*) llamando para atraer una pareja.

April Ottey, Chimpanzee and Human Communication Institute, Central Washington University

(b) Comunicación con lenguaje. El chimpancé Tatu (*arriba*) está indicando "comida" a Washoe (*abajo*), el primer chimpancé que aprendió de un humano el lenguaje de señas estadunidense. Luego, Washoe enseñó a otros chimpancés este lenguaje.

FIGURA 52-13 **Comunicación animal**

La comunicación es necesaria para el comportamiento social

Un animal puede influir la conducta de otro sólo si ambos intercambian señales mutuamente reconocibles (**FIGURA 52-13**). La **comunicación** es más evidente cuando un animal hace algo que cambia la conducta del otro. Los animales pueden comunicarse para mantener unido un grupo, advertir sobre peligro, señalar posición social, indicar la disposición para aceptar o proporcionar cuidado, identificar los miembros de la misma especie o indicar madurez sexual o aptitud para aparearse. La comunicación también puede ser importante para encontrar comida, como en las complicadas danzas de las abejas. Los animales usan señales eléctricas, táctiles, auditivas y químicas para transmitir información de uno a otro.

Ciertos peces (gimnótidos) emiten pulsos eléctricos que generan campos eléctricos en el agua. Estos pulsos eléctricos pueden usarse para la navegación y comunicación, incluyendo amenazas territoriales, en una manera semejante a la vocalización de las aves. Como afirmó el sociobiólogo de Harvard, Edward O. Wilson, "el pez, en efecto, canta señales eléctricas".

Ejemplos de toque animal incluyen el aseo y compartir alimentos. Los insectos sociales, como las hormigas, se asean y tocan mutuamente con sus antenas y partes de sus bocas. Muchos tipos de polluelos estimulan a sus padres a alimentarlos al picotear en sus picos.

Las señales visuales pueden transmitirse con rapidez

Las señales visuales son rápidas, comunican bastante información e indican la posición del animal que envía las señales. El mismo cuerpo de un animal, como su coloración, puede servir como el mensaje visual. Numerosas especies se comunican con exposiciones visuales que funcionan como señales sociales. Por ejemplo, muchas aves hacen presentaciones visuales junto con su canto.

Las señales auditivas pueden transportarse en la oscuridad

La mayoría de los animales no pueden comunicarse de manera eficaz con señales visuales cuando está oscuro. Sin embargo, los animales pueden oír de noche tan bien como de día. Las señales auditivas también pueden ser transmitidas a distancias más grandes que las señales visuales. El sonido puede desplazarse en todas direcciones a la vez, y una señal auditiva puede terminar rápidamente. La mayoría de los animales que se comunican con señales auditivas usan **llamadas**, sonidos cortos y simples. Las aves y los mamíferos usan señales auditivas más complicadas. En muchas especies de aves, los machos anuncian su presencia y disposición a interactuar socialmente al cantar. Algunas aves responden a un sonido particular al coincidir con él.

Entre mamíferos no humanos, se sabe que sólo los delfines nariz de botella hacen coincidir sonidos para comunicarse. Estos delfines responden al sonido de un miembro de su propia especie al emular y emitir el mismo sonido. (Los investigadores sugieren que la coincidencia vocal fue importante en la evolución del lenguaje humano).

Las orcas (antes conocidas como ballenas asesinas) se comunican por medio de sonidos y cantos. Los miembros de una manada (grupo social) tienen una media de 12 llamadas diferentes, que varían en tono y duración, y parecen reflejar su estado "emocional".

Algunos animales se comunican por el olor

Los perros y los lobos marcan territorio por micción frecuente. Los antílopes, ciervos y gatos frotan secreciones de glándulas faciales sobre objetos visibles en su vecindad y orinan en el suelo. Las **feromonas** son señales químicas secretadas en el ambiente que transportan información entre miembros de una especie. Estas pequeñas moléculas volátiles constituyen un simple y amplio medio de comunicación. Los animales usan feromonas para comunicar peligro, posesión de un territorio y disposición para aparearse. Por ejemplo, las polillas hembra liberan feromonas que atraen a los machos. Las hormigas marcan sus senderos con feromonas.

La mayoría de las feromonas producen un tipo de conducta muy específico, inmediata pero transitoria. Otras inician actividades hormonales que resultan en respuestas lentas pero de larga duración. Incluso otras feromonas pueden producir respuestas tanto transitorias como más duraderas. Una ventaja de la comunicación con feromonas es que para sintetizar los compuestos orgánicos simples pero distintivos se requiere relativamente poca energía. Los miembros de la misma especie poseen receptores que se ajustan a la configuración molecular de la feromona; otras especies suelen ignorarla o no la detectan en absoluto. Las feromonas son eficaces en la oscuridad, pueden rodear obstáculos y permanecen durante varias horas o más. Una desventaja importante de la comunicación con feromonas es que se transmiten lentamente. Además, su contenido informativo es limitado. Sin embargo, algunos animales secretan varias feromonas con significados diferentes.

Las feromonas son importantes para atraer al sexo opuesto y en el reconocimiento del sexo en muchas especies. Muchos insectos sociales usan estas señales químicas para regular la reproducción. Los humanos han sacado provecho de algunas feromonas sexualmente atrayentes para ayudar a controlar pestes como las polillas gitanas. Atraen a los machos a las trampas cebadas con versiones sintéticas de las feromonas de las polillas gitanas hembra.

En las abejas, ciertos ácidos grasos son mezclados con hidrocarburos de glándulas cerosas y esta mezcla es transferida a las abejas obreras cuando tocan el panal. Dicha mezcla funciona como una feromona que identifica a todas las abejas que pertenecen a un enjambre particular. Si una abeja de otro enjambre intenta entrar, las abejas guardianas pican a la intrusa e incluso llegan a matarla.

En los vertebrados, las feromonas afectan los ciclos sexuales y la conducta reproductiva, inclusive la elección de una pareja. Las feromonas también pueden desempeñar un papel en la defensa de un territorio. Entre algunos mamíferos, una hembra que ovula (o está fisiológicamente lista para aparearse) libera feromonas como parte de su secreción vaginal. Cuando los machos detectan estos olores químicos, su interés sexual aumenta. Cuando el olor de un ratón macho se introduce entre un grupo de hembras, los ciclos reproductivos de los ratones hembra se sincronizan. En algunas especies de ratas, el olor de una hembra extraña, un signo de alta densidad de población, provoca que una hembra recién fecundada aborte.

La medida en que los humanos responden a las feromonas es un tema de investigación. Un descubrimiento interesante sugiere que un olor corporal percibido inconscientemente puede sincronizar los ciclos menstruales de mujeres que están asociadas estrechamente (por ejemplo, compañeras de universidad que comparten habitación o compañeras de celda en prisión). Los esteroides humanos usados en fragancias comerciales como perfumes pueden actuar como señales sutiles que modulan el estado de ánimo y el humor.

Como se vio en el capítulo 43, los mamíferos detectan feromonas con células quimiorreceptoras especializadas que forman el **órgano vomeronasal** en el epitelio de la nariz. Las neuronas sensoriales vomeronasales envían señales a las amígdalas y al hipotálamo, estructuras cerebrales que regulan las respuestas emocionales y ciertos procesos endocrinos. Cuando las neuronas del sistema vomeronasal de ratones vírgenes están dañadas, éstos no se aparean. Los biólogos han identificado cerca de 100 genes que codifican los receptores de feromonas en el ratón y la rata. Estos receptores inician vías de **transducción de señales** que implican proteínas G.

Las jerarquías de dominancia establecen la posición social

En primavera, las avispas papeleras hembra se despiertan después de hibernar y empiezan a construir un nido juntas. Durante el transcurso inicial de la construcción, ocurre una serie de disputas entre las hembras, en las peleas las combatientes se muerden unas a otras en el cuerpo o en las patas. Finalmente, una de ellas emerge como la dominante. Luego de eso, esta avispa rara vez es desafiada. Esta avispa reina pasa cada vez más tiempo haciendo el nido y menos forrajeando para sí misma. Toma la comida que necesita de las demás a medida que regresan.

Luego, la reina empieza a interesarse en formar una familia, su familia. Debido a que casi siempre permanece en el nido, puede evitar que otras avispas desoven en las celdas de cría al correr hacia ellas mostrando las mandíbulas abiertas. Debido a su dominancia suprema, la reina puede morder a cualquier avispa sin correr ningún riesgo serio de represalias.

Las otras avispas del nido están organizadas en una **jerarquía de dominancia** ulterior, una clasificación de posición social en la que cada avispa tiene más estatus que las ubicadas más abajo en la clasificación. Las avispas inferiores en la jerarquía se subordinan a las que están arriba de ellas, como sigue:

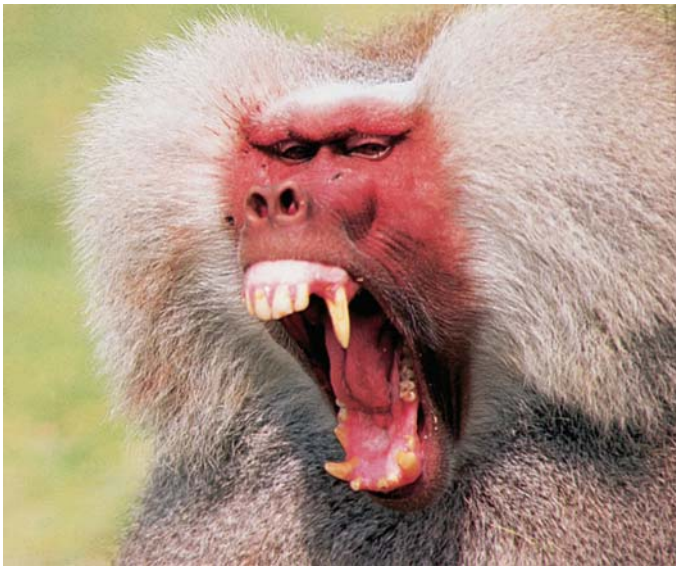
reina ⟶ avispa A ⟶ avispa B ⟶ . . . avispa M ⟶ avispa N

Una vez que se establece una jerarquía de dominancia, poco o nada de tiempo se desperdicia en pelear. Cuando las avispas subordinadas son desafiadas se comunican con poses sumisas que inhiben la conducta agresiva de la reina. En consecuencia, pocos miembros de la colonia o ninguno son perdidos por heridas adquiridas al luchar entre sí. Esta organización social asegura un mayor éxito reproductivo para la colonia.

En muchas especies, los machos y las hembras poseen sistemas de dominancia por separado. Por ejemplo, los chimpancés machos y hembras establecen jerarquías de dominancia. Algunas hembras parecen volverse dominantes mediante una conducta agresiva, mientras que otras alcanzan una posición alta en virtud de su condición de madres. Las hembras dominantes tienen más éxito reproductivo que las de menor condición social. En muchos animales monógamos, especialmente aves, la hembra adquiere la condición de dominancia de su pareja en virtud de su relación y por la disposición del macho a defenderla.

Así como muchos peces y algunos invertebrados, ciertos peces de arrecifes coralinos (lábridos) son capaces de invertir su sexo. El individuo más grande y dominante del grupo siempre es un macho y los demás peces dentro de su territorio son todas hembras. Si el macho muere o es eliminado, la hembra más dominante se convierte en el nuevo macho. Si de alguna manera sufre algún daño, la siguiente hembra en la clasificación experimenta inversión sexual, asume el cargo y protege el territorio del grupo. Otros peces exhiben la conducta inversa, en la que el pez más dominante siempre es una hembra. En estas especies, el tamaño es menos importante para la defensa agresiva que para maximizar la producción de huevos.

Al establecer dominancia, los machos pueden gastar energía asumiendo posturas, rugiendo, saltando o algunas veces peleando con fiereza. Estas conductas parecen ser una prueba de la calidad del macho. Es probable que el macho con mayor resistencia gane la dominancia y tenga



Gerald Lacz/Peter Arnold, Inc.

FIGURA 52-14 Comunicación de la dominancia

Este babuino (*Papio hamadryas*) muestra sus dientes y grita en una demostración inequívoca de agresión, una señal que le permite establecer y mantener su dominancia. En muchos grupos sociales, los animales envían señales que les ayudan a establecer y mantener la dominancia.

la mayor oportunidad de aparearse y perpetuar sus genes. En muchos animales, la dominancia social es una función de la agresividad (**FIGURA 52-14**). A menudo se requiere una enorme energía para sostener las peleas en que participan algunas aves y mamíferos, incluyendo babuinos, carneros y leones marinos. El establecimiento de la dominancia a menudo es agotador y peligroso.

Las hormonas sexuales, en particular la hormona reproductora masculina testosterona, aumenta la agresividad. La hormona femenina estrógeno reduce la dominancia. Entre los pollos, el gallo es el más dominante. Si una gallina recibe inyecciones de testosterona, su posición en la jerarquía de dominancia sube. Cuando los monos rhesus macho son dominantes, sus niveles de testosterona son mucho más altos que cuando han sido derrotados. La testosterona no sólo puede incrementar la dominancia sino que ésta puede aumentar la producción de testosterona. No siempre resulta fácil determinar la causa y efecto. (Algunos estudios sugieren que los efectos de la testosterona en el estado de ánimo y la conducta de los humanos pueden ser diferentes a los de otros vertebrados).

La posición social afecta muchos órganos y sistemas, incluyendo la estructura del cerebro. Por ejemplo, las ratas macho dominantes tienen más neuronas nuevas en el hipocampo que las ratas subordinadas o de control.

Muchos animales defienden un territorio

La mayoría de los animales tienen una **distribución inicial,** un área geográfica de la que rara vez salen (**FIGURA 52-15**). Debido a que el animal tiene la oportunidad de familiarizarse con todo en esta zona, tiene ventaja sobre sus competidores, depredadores y presas para negociar el terreno y encontrar comida. Algunos animales, pero no todos, muestran **territorialidad**. Defienden un **territorio**, una porción de su distribución inicial, a menudo contra otros individuos de su especie y algunas veces contra individuos de otra especie. Muchas especies son territoriales durante sólo parte del año, a menudo durante la temporada de reproducción, pero otras son territoriales a lo largo de todo el año. La territorialidad ha sido relacionada positivamente con la disponibilidad de recursos necesarios que existen en pequeñas áreas que pueden ser defendidas.

La territorialidad se estudia fácilmente en las aves. En términos generales, el macho escoge un territorio al inicio de la temporada de reproducción. Esta conducta resulta de altas concentraciones de hormonas sexuales en su sangre. Los machos de territorios adyacentes pelean hasta que se establecen las fronteras territoriales. En general, la dominancia de un macho está relacionada directamente con qué tan

McMurray Photography

FIGURA 52-15 Distribución inicial

El búfalo del Cabo (*Syncerus caffer*) vive en rebaños de varios cientos de animales. Cada rebaño, como este fotografiado en el Serengueti, tiene una distribución inicial bastante constante. El búfalo protege a los miembros del rebaño, especialmente a los terneros, de depredadores potenciales.

cerca se encuentre del centro de su territorio. Cerca de casa se comporta como un león, pero cuando invade el territorio de algunas otras aves, puede comportarse como un cordero. Algunas veces los machos respetan una línea neutral, una zona entre sus territorios donde ninguno es dominante.

El canto de las aves anuncia el territorio y a veces sustituye a las peleas. El canto también anuncia a hembras elegibles que un macho propietario reside en el territorio. Por lo general, las aves macho se posesionan de un sitio sobresaliente, cantan y algunas veces muestran patrones sorprendentes de coloración o acrobacia aérea a sus vecinos, rivales y algunas veces a sus parejas.

Los costos de la territorialidad incluyen el tiempo y la energía gastados en delimitar y defender un territorio y los riesgos implicados en luchar por él. Los beneficios a menudo incluyen los derechos de exclusividad por la comida dentro del territorio y un mayor éxito reproductivo. Los machos de una manada de leones se responsabilizan de todos los cachorros nacidos dentro de esa manada. Su capacidad para defender su territorio frente a la invasión de machos extraños asegura su éxito reproductivo. Entre muchas especies, los animales que fracasan en establecer territorios no tienen éxito para reproducirse. La territorialidad también tiende a reducir los conflictos entre miembros de la misma especie y asegura el uso eficaz de los recursos ambientales al fomentar que los individuos se distribuyan en todo un hábitat.

Por lo general, la conducta territorial está relacionada con el estilo de vida específico del animal y con cualquier aspecto de su ambiente que sea crítico para su éxito reproductivo. Por ejemplo, las aves marinas pueden estar presentes en cientos de kilómetros cuadrados de mar abierto pero muestran una conducta territorial sólo en los sitios donde anidan en una isla atestada. Los sitios de anidamiento son su recurso más escaso y uno por el que la competencia es más viva.

Algunas sociedades de insectos están bastante organizadas

Los insectos sociales forman sociedades elaboradas. Las características de una sociedad altamente organizada incluyen la cooperación y la división del trabajo entre animales de sexos diferentes, grupos de edad o castas. Un sistema intrincado de comunicación refuerza la organización de la sociedad. Los miembros tienden a permanecer juntos y a resistir los intentos de forasteros para entrar al grupo.

Mediante la cooperación y la división del trabajo, algunos insectos construyen nidos complicados y crían jóvenes mediante métodos de producción en masa. Las abejas, hormigas, avispas y termitas forman las sociedades de insectos más organizadas. (Las tres primeras pertenecen, no por coincidencia, al mismo orden, Hymenoptera). Las sociedades de insectos se mantienen unidas debido a un complejo sistema de estímulos signo que van ligados a la interacción social y sus conductas tienden a ser bastante rígidas.

La organización social de las abejas ha sido estudiada con mayor amplitud que cualquier otro insecto social. Las instrucciones para la sociedad de las abejas es heredada y programada de antemano, y el tamaño y la estructura del sistema nervioso de las abejas permite sólo una gama limitada de variación conductual. Sin embargo, estos insectos no son autómatas. Dentro de estos límites, la complicada sociedad de las abejas puede responder con alguna flexibilidad a los alimentos y otros estímulos ambientales.

Una sociedad de abejas suele constar de una sola reina adulta, hasta 80,000 abejas obreras (todas hembras) y, algunas veces, pocos machos denominados zánganos que fecundan a reinas desarrolladas recientemente. La reina, la única hembra en la colmena capaz de reproducirse, deposita alrededor de 1000 huevos fecundados al día en las celdas de cera del panal.

Treat Davidson/Photo Researchers, Inc.

FIGURA 52-16 Mantenimiento de una estructura social complicada

Numerosas abejas obreras rodean a su reina (*centro*). Las obreras lamen constantemente las secreciones de la abeja reina. Estas secreciones, transmitidas a través de toda la colmena, suprimen la actividad de los ovarios de las obreras.

La composición de una sociedad de abejas suele estar controlada por una feromona secretada por la reina. Dicha feromona impide que las obreras entronicen a una nueva reina y evita que los ovarios de las obreras se desarrollen (**FIGURA 52-16**). Si la reina muere o si la colonia crece tanto que los efectos inhibidores de la feromona se disipan, las obreras comienzan a alimentar algunas larvas con comida especial que promueve su desarrollo en nuevas reinas.

La abeja reina almacena en un receptáculo seminal células espermáticas de apareamientos previos. Si ella libera esperma para fertilizar un huevo en cuanto es desovado, la descendencia resultante es hembra; en caso contrario, es macho. Así, los machos se desarrollan por partenogénesis a partir de huevos no fecundados y son haploides. Puesto que un zángano es haploide, cada una de sus células espermáticas posee *todos* sus cromosomas; es decir, la meiosis no ocurre durante la producción de esperma. La abeja reina almacena este esperma durante toda su vida y lo usa para producir abejas obreras.

Las abejas obreras de un enjambre están más emparentadas entre sí que las hermanas nacidas de un padre diploide. En efecto, tienen hasta tres cuartas partes de sus genes en común. (En el supuesto de que la reina hubiera procreado con un solo zángano, comparten la mitad de los cromosomas de la reina y todos los cromosomas del zángano). Como consecuencia, están más estrechamente relacionadas entre sí que con su propia descendencia, en caso de haber podido tener alguna. (La descendencia de una abeja obrera sólo tendría la mitad de sus genes en común con su madre). Las nuevas reinas también son sus hermanas. En consecuencia, las abejas obreras tienen mayor probabilidad de pasar copias de sus genes a la siguiente generación al criar a estos individuos que si sólo produjesen su propia descendencia.

La división del trabajo entre las abejas obreras es determinada principalmente por la edad. Las abejas obreras más jóvenes sirven como nodrizas que nutren las larvas de abejas. Después de una semana como nodrizas, las obreras comienzan a producir cera y a mantener las celdas de cera. Las obreras más viejas son forrajeras que llevan a casa néctar y polen. La mayoría de las abejas obreras muere a la edad madura de 42 días.

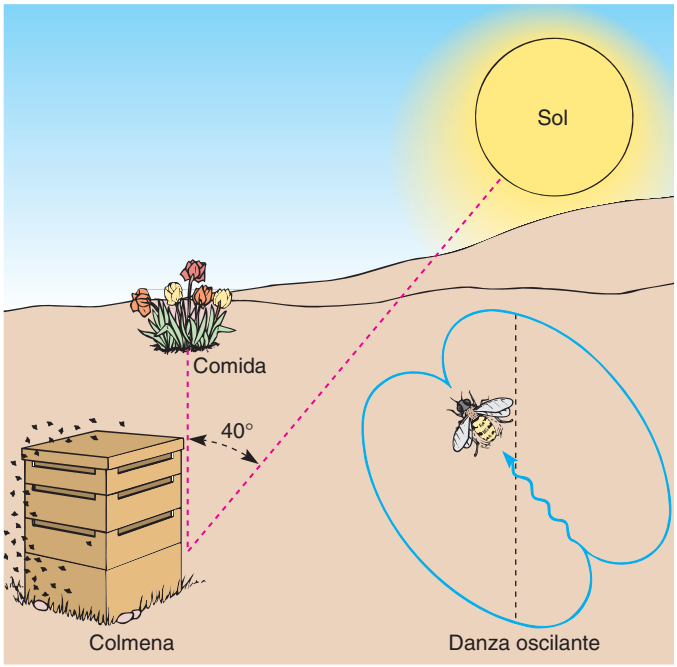


FIGURA 52-17 ***Animada*** **Danza en ocho de la abeja**
La exploradora se balancea hacia arriba, indicando que la comida está en dirección al Sol, y se inclina 45° a la izquierda, lo que revela el ángulo de la fuente de alimento con respecto al Sol. La danza se lleva a cabo dentro del panal.

Las abejas tienen la manera de comunicarse más complicada conocida entre los no mamíferos. Llevan a cabo una serie estereotipada de movimientos corporales denominados *danza*. La danza revive, en miniatura, el vuelo de la abeja hacia la comida. Cuando una abeja exploradora localiza una rica fuente de néctar, aparentemente observa los ángulos entre la comida, la colmena y el Sol. Luego, la abeja forrajera comunica la dirección y distancia de la fuente de comida en relación con la colmena (**FIGURA 52-17**). Si la fuente de comida está a menos de 52 m, la exploradora realiza una **danza circular**, que suele excitar a las demás abejas y las requiere para volar distancias cortas en todas direcciones desde la colmena hasta que encuentren el néctar. Sin embargo, si la comida está lejos, la exploradora hace una **danza en ocho** cuyo patrón tiene la forma de este número.

En la década de 1940, el zoólogo alemán Karl von Frisch fue pionero en el estudio sobre la comunicación de las abejas. Encontró que la danza transporta información sobre la distancia y la dirección. Durante el recorrido recto de la figura en ocho, el número y la frecuencia de los contoneos indican la distancia. La orientación de los movimientos indica la dirección de la fuente de comida con respecto a la posición del Sol. Por ejemplo, si la abeja danza en línea recta hacia arriba, el néctar está localizado directamente hacia el Sol. Si la abeja danza 40 grados a la izquierda de la superficie vertical del panal, el néctar está localizado 40 grados a la izquierda de una línea entre la colmena y el Sol.

La abeja forrajera suele realizar la danza en la colmena oscura sobre la superficie vertical del panal. ¿Entonces cómo su audiencia "ve" la danza? Los investigadores han demostrado que la abeja produce sonidos cuando baila. Las señales auditivas aparentemente comunican la posición de la abeja danzarina.

Repaso

- ¿Cuáles son algunos beneficios de vivir en grupo? ¿Y algunos costos?
- ¿Cuáles son algunas ventajas de las feromonas? ¿Y algunas limitaciones?
- ¿Cómo establece dominancia un animal? ¿Qué costos y beneficios se adjudican a los individuos dominantes en una jerarquía de dominancia?
- ¿Cuáles son algunos beneficios de la territorialidad?
- ¿Cómo se compara la danza de las abejas con el lenguaje humano?

52.6 SELECCIÓN SEXUAL

OBJETIVO DE APRENDIZAJE

10 Definir *selección sexual* y describir los diferentes tipos de sistemas de apareamiento y los métodos para el cuidado parental.

La **selección sexual** es un tipo de selección natural para el apareamiento exitoso. Los animales tienen diferencias en su habilidad para competir por parejas. Los individuos con alguna ventaja heredada, como los machos de gran tamaño, tienen una mayor posibilidad de aparearse y pasar sus genes a la siguiente generación. El rasgo benéfico se vuelve más común en la población con el tiempo. Por tanto, la selección sexual resulta en la ventaja reproductiva que algunos individuos tienen sobre otros de la misma especie y sexo.

Para un macho, el éxito reproductivo depende de cuántas hembras pueda fecundar. Para una hembra, el éxito reproductivo depende de cuántos huevos pueda producir durante su vida reproductiva, de la calidad del esperma que la fecunda y de la sobrevivencia de su descendencia hasta la edad reproductiva. Recuerde que el éxito reproductivo de un animal es una medida de su *aptitud directa*. Es posible distinguir entre *selección intrasexual* y *selección intersexual*.

Los animales del mismo sexo compiten por parejas

En la **selección intrasexual**, los individuos del mismo sexo compiten activamente por parejas. En términos generales, en estas poblaciones abundantes machos compiten por un número limitado de hembras receptivas. La competencia puede asumir la forma de un combate físico. Entre muchas especies, por ejemplo los babuinos y elefantes marinos, el macho más grande tiene la ventaja.

A menudo, los machos establecen dominancia de maneras más sutiles. Muchos utilizan presentaciones ornamentales complicadas para establecer dominancia. Por ejemplo, el ciervo macho con los cuernos más grandes puede desalentar a sus competidores. El pájaro macho con el plumaje más espectacular y los colores más encendidos puede tener una ventaja psicológica sobre otros machos competidores.

Varios estudios confirman que los machos con mayor rango en la jerarquía de dominancia se aparean con mayor frecuencia que aquellos con menor rango. Sin embargo, las excepciones demuestran la complejidad de la conducta reproductiva entre algunas especies. Por ejemplo, entre los babuinos con una jerarquía de dominancia definida, los machos ubicados más abajo en la jerarquía copulaban con hembras con tanta frecuencia como lo hacían los machos de condición más alta. Sin embargo, los investigadores observaron que los machos dominantes copulaban con más frecuencia con hembras que estaban en el *estro*, su período fértil.

Los animales seleccionan parejas de calidad

A menudo, las hembras tienen la oportunidad de seleccionar una pareja sexual de entre varios machos. En la **selección intersexual**, las hembras eligen a sus parejas con base en algún rasgo físico o algún recurso ofrecido por los pretendientes ganadores. El rasgo físico suele indicar calidad genética o buena salud. En muchas especies, el éxito de un macho en encuentros de dominancia con otros machos indica esta calidad a la hembra y ella permite que el macho victorioso la corteje. Algunos machos de menor rango desarrollan estrategias alternativas para atraer a las hembras. Por ejemplo, un macho puede ganar el interés de una hembra al proteger a su bebé, aun cuando no sea suyo.

Las hembras de algunas especies eligen a sus parejas con base en aspectos ornamentales. Un pez hembra puede seleccionar al macho de mayor colorido. Las aves hembra a menudo eligen machos con el plumaje más vistoso y colores más brillantes, y los ciervos hembra prefieren a los machos que poseen cornamentas elaboradas. La expresión de rasgos ornamentales puede proporcionar a la hembra información importante sobre la condición física y capacidad del macho para pelear. Por ejemplo, el tamaño de la cornamenta del venado rojo puede indicar eficacia para el combate, así como una nutrición idónea y buena salud. Las leonas son atraídas por machos que tienen melenas espesas y oscuras, lo que indica una buena nutrición y abundancia de testosterona (que regula el crecimiento del pelambre y la producción de melanina). Así, en algunas especies las señales ornamentales indican buena salud y buenos genes.

Entre los grillos y muchas otras especies de insectos, un macho que hace la corte a menudo ofrece un presente de comida a una posible pareja. Los estudios demuestran que en tanto la comida ofrecida sea mayor en cantidad o más alta en calidad, más posibilidades tiene el macho de ser aceptado.

Entre algunas especies de insectos, aves, murciélagos, los machos se reúnen en una pequeña zona de exhibición denominada **arena**, donde compiten por hembras. Cuando aparece una hembra receptiva, los machos pueden mostrarse excitados y competir por atraer su atención. Entre algunas especies, la hembra escoge al macho con base en su ubicación en la arena y no en su aspecto. El macho dominante puede ocupar una posición central y ser escogido por la mayoría de las hembras. La hembra escoge a un macho, se aparea con él y luego abandona la arena. El macho se queda para atraer a otras hembras.

Los **rituales de cortejo** aseguran que el pretendiente sea en efecto un macho y que pertenezca a la misma especie. Los rituales proporcionan a la hembra una oportunidad adicional para evaluar al macho. En algunas especies, el cortejo también puede ser necesario como una señal para activar la construcción del nido o la ovulación. Los rituales de cortejo pueden durar segundos, horas, días y a menudo implican una serie de patrones de conducta (**FIGURA 52-18**). La primera exhibición del macho libera una conducta opuesta de parte de la hembra. Esto, a su vez, libera una conducta adicional del macho y así sucesivamente hasta que la pareja está fisiológicamente lista para copular. Señales específicas permiten que los rituales de cortejo funcionen como mecanismos de aislamiento reproductivo entre las especies (vea la figura 20-3).

Un ritual de cortejo extremo ha sido descrito para las arañas de espalda roja, que están estrechamente relacionadas con la araña viuda negra. Durante la copulación, la araña macho, que es más pequeña, se coloca arriba de las mandíbulas de su pareja, que es más grande. Durante 65% de los apareamientos el final es que la hembra devora a su pretendiente. La explicación aparente de este comportamiento es que el macho que asume el riesgo es capaz de copular durante un período más largo y fertilizar más huevos que los machos que no son devorados. Asimismo, la hembra tiene mayor probabilidad de rechazar parejas adicionales.

La selección sexual favorece los sistemas de apareamiento polígineo

En la mayoría de las especies, los machos realizan poca inversión paternal en su descendencia, aparte de proporcionar el esperma. Los machos aseguran el éxito reproductivo al fecundar a muchas hembras, aumentando la probabilidad de que sus genes serán propagados en múltiples

Sid Bart/Photo Researchers, Inc

(a) El macho gran fragata (*Frigata minor*) infla el saco en su garganta como parte de un ritual de cortejo. Fotografiado en la Isla Navidad en el Pacífico.

© Tianshan/Dreamstime

(b) Garcetas (*Egretta rufescens*) realizando un ritual de cortejo.

FIGURA 52-18 Rituales de cortejo

Complicados rituales de cortejo ayudan a los animales a determinar que una pareja potencial sea de la misma especie y otorgan a cada animal la posibilidad de evaluar al otro como pareja potencial.

descendencias. Así, la selección sexual a menudo favorece la **poliginia**, un sistema de apareamiento en el que los machos fecundan los huevos de muchas hembras durante una temporada de reproducción.

En el sistema de apareamiento conocido como **poliandria**, una hembra se aparea con varios machos. Los beneficios pueden incluir presentes de varios machos o el enlistamiento de varios de ellos que ayuden a hacerse cargo de las crías. Datos reunidos en el centro de investigación Jane Goodall en el Parque Nacional Gombe en Tanzania indican que los chimpancés hembra se aparean con machos de su propio grupo, pero cuando son más fértiles, muchas se desplazan hacia comunidades vecinas y copulan con machos menos conocidos. Tal vez estos encuentros sexuales sean una protección contra la endogamia.

Los investigadores también conjeturan que el apareamiento con múltiples machos constituye un seguro contra el infanticidio. Los machos no agreden a los bebés de madres con las que han copulado. Estudios recientes indican que las hembras con múltiples parejas son más fértiles y producen más descendencia.

La poliandria y la poliginia a veces ocurren en la misma especie. Después del apareamiento, una chinche de agua hembra gigante sujeta una nidada de huevos al lomo de su pareja (**FIGURA 52-19a**). Él cuida los huevos hasta la eclosión. Luego, ella se aparea con otro macho y adhiere la nueva nidada de huevos a su lomo. Sin embargo, si el macho tiene más espacio para huevos, puede aparearse con otra hembra.

Aparentemente, en la mayoría de las especies no se sabe quién es el padre de la descendencia. Sin embargo, la crianza de la descendencia de otro macho es una desventaja genética, de modo que los machos de alguna especie pueden intercambiar la persecución de compañeras en favor de la **protección de la pareja**. El macho vigila a su pareja después de copular para asegurarse de que ella no se aparee con otro macho. Es probable que el comportamiento de vigilancia de la pareja ocurra cuando la hembra es receptiva y tenga huevos que puedan ser fecundados por otro macho. Por ejemplo, los elefantes africanos que son machos dominantes vigilan a una hembra sólo durante la fase de estro, cuando ésta tiene mayor probabilidad de ser fértil. Antes de ese momento, o más tarde en el estro después de que ha ocurrido el apareamiento, los elefantes machos más jóvenes de menor jerarquía pueden copular con la hembra. Un alto costo de la vigilancia de la pareja es que el macho dominante pierde la oportunidad de aparearse con otras hembras.

La selección sexual favorece a los machos que inseminan a muchas hembras y producen mucha descendencia. Quizá por esta razón la monogamia, un sistema de **emparejamiento** en que el macho se aparea con una sola hembra durante una temporada de reproducción, no es común. Menos de 10% de los mamíferos son monógamos.

Durante mucho tiempo los investigadores consideraron que la monogamia era común en las aves porque muchas especies forman **vínculos de pareja**, que son relaciones estables que aseguran una conducta cooperativa en el apareamiento y la cría de los jóvenes. Sin embargo, la evidencia genética demuestra que alguna descendencia es engendrada por machos distintos a los que se hacen cargo de ella. Por ejemplo, pruebas de ADN demuestran que entre los azulejos orientales, de 15% a 20% de los polluelos son engendrados por otros machos. El macho fuera de la pareja contribuye con nuevos genes. Así, la hembra produce descendencia con mayor variabilidad genética, aumentando la posibilidad de que por lo menos algo de su descendencia sobreviva. Algunos investigadores distinguen entre *monogamia sexual* y *monogamia social*, en la que los animales establecen vínculos de pareja.

La monogamia ocurre en algunas especies, típicamente cuando se requieren machos para proteger y alimentar a las crías. Por ejemplo, el ratón de California es sexual y socialmente monógamo. La descendencia necesita el calor del cuerpo de sus padres para sobrevivir, de modo que éstos se turnan para mantenerlos calientes.

Algunos animales cuidan de sus crías

La **inversión parental** es la contribución que cada padre hace para producir y criar nueva descendencia. El beneficio de la inversión parental es la mayor probabilidad de que cada descendencia sobreviva. Sin embargo, la mayoría de los animales no invierte tiempo y energía en cuidar a su descendencia porque los costos de la crianza de los hijos son elevados. Por ejemplo, un animal ocupado en alimentar y proteger a su descendencia puede producir menos descendencia adicional. También hay riesgos al proteger a las crías de los depredadores.

La selección natural ha favorecido el cuidado parental en especies en las que la hembra engendra pocas crías o se reproduce sólo durante una temporada de apareamiento. El cuidado de los padres es una parte importante de la reproducción exitosa en algunos invertebrados, incluyendo algunos cnidarios (medusas), rotíferos, moluscos y artrópodos (crustáceos, insectos, arañas y escorpiones), y es una práctica común entre los vertebrados (**FIGURA 52-19b, c, d**).

Las hembras de muchas especies de vertebrados producen huevos grandes y relativamente pocos. Debido al tiempo y la energía invertidos en la producción de huevos y en portar el embrión en desarrollo, la hembra tiene más que perder que el macho en caso de que la cría no se desarrolle. Así, las hembras tienen más inclinación que los machos a empollar los huevos y a las crías, y son ellas las que suelen invertir más en el cuidado parental. El cuidado por parte de los padres está especialmente sesgado hacia la hembra en los mamíferos porque ella proporciona la leche para nutrir a sus crías. La inversión de tiempo y esfuerzo en el cuidado de las crías suele ser menos ventajosa para un macho (en el supuesto de que la hembra pueda afrontar la tarea por sí sola) debido a que el tiempo dedicado a la crianza de los hijos es tiempo perdido para inseminar a otras hembras.

En algunas situaciones, un macho se beneficia al ayudar a criar a su propia descendencia e inclusive a la de un pariente genético. Las hembras receptivas pueden ser escasas, los territorios de reproducción pueden ser difíciles de establecer o cuidar, y reunir suficiente comida puede requerir más esfuerzo del que puede proporcionar un solo padre. En algunos hábitats, las crías necesitan protección de los depredadores o machos caníbales de la misma especie. Por ejemplo, entre los lobos y muchos otros carnívoros, los machos defienden a las crías y al abastecimiento de comida.

Entre muchas especies de peces, el macho se ocupa de las crías. Aparentemente, los costos parentales para los machos son menores de lo que serían para las hembras. Un pez macho debe tener un territorio para atraer a una hembra. Mientras cuida su territorio, el macho también cuida los huevos fecundados. Tener huevos también parece hacer más atractivo al macho para parejas potenciales. Por el contrario, cuando una hembra se encuentra cuidando sus huevos o crías, no es capaz de alimentarse de manera óptima. Como resultado, el tamaño de su cuerpo es menor y su fertilidad se reduce.

El ecólogo del comportamiento Bryan D. Neff, de la Universidad de Western Ontario, demostró que el pez sol de branquias azules (*Lepomis macrochirus*) ajusta su nivel de proporcionar cuidado según su grado de certidumbre de que la descendencia es, en efecto, suya. Los machos adultos, denominados parentales, defienden un nido, atraen hembras y cuidan los huevos y las crías recién nacidas. Algunos machos, denominados *machos furtivos* (o infieles), se cuelan en nidos y fecundan huevos durante el desove. Se han desarrollado otros machos furtivos de manera que adquieren características de hembras. El macho parental es engañado al considerar que el intruso es una hembra, permitiéndole el acceso a los huevos (**FIGURA 52-20**).

Daniel M. Dennis/Animals Animals

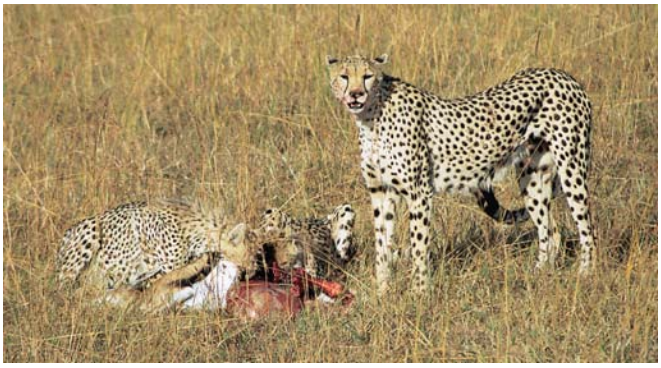
(a) Una chinche de agua gigante Belostomatidae macho transporta una nidada de huevos en el lomo.

Dominique Braud/Dembinsky Photo Associates

(c) Petirrojos adultos invierten energía para alimentar a sus crías.

M. Reardon/Photo Researchers, Inc.

(b) Un cocodrilo hembra en Sudáfrica transporta a sus crías en su hocico desde su nido hasta el lago Santa Lucía.



McMurray Photography

(d) Guepardo hembra (*Acinonyx jubatus*) vigilando que sus cachorros coman la gacela Thompson que ella cazó para ellos.

FIGURA 52-19 Cuidado de las crías

La inversión parental en la descendencia aumenta la probabilidad de que las crías sobrevivan.

Neff realizó una serie de experimentos en los que colocó machos furtivos en contenedores transparentes de modo que no pudiesen fertilizar huevos pero que el parental pudiese verlos. En respuesta, los parentales redujeron su nivel de protección de los huevos (**FIGURA 52-21**). Sin embargo, después de la eclosión de éstos, los parentales aumentaron su nivel de cuidado. Aparentemente, pistas olfativas indicaban que estas crías de peces eran en efecto descendencia del parental que los cuidaba. (Olían como debían).

En un segundo experimento, Neff intercambió alrededor de un tercio de los huevos entre dos nidos. Los parentales continuaban protegiendo los huevos, pero después de su eclosión, los parentales disminuyeron su nivel de cuidado. Neff demostró que los parentales respondían a pistas olfativas. Por lo menos algo de su descendencia no olía como debía. (Este olor puede ser producido por la orina de la descendencia). Neff sugirió que un animal aprende su propio olor (o aspecto) y forma un patrón de cómo deben oler (o verse) sus parientes. Si no coinciden lo suficiente, pueden ser rechazados.

Repaso

- ¿Qué es la selección sexual? ¿Cuáles son algunos factores que influyen en la elección de una pareja?
- ¿En qué condiciones la selección sexual favorece los sistemas de apareamiento poligámico (o poliándrico)? ¿Por qué la monogamia es poco común?
- ¿Cuáles son algunas ventajas de los rituales de cortejo?
- ¿Por qué más hembras que machos invierten en el cuidado de su descendencia? Explique en términos de costos, beneficios y aptitud.

Courtesy Dr. Bryan D. Neff

FIGURA 52-20 Decepción en el apareamiento
Un gran pez sol de branquias azules (*Lepomis macrochirus*) parental (macho adulto) corteja a una hembra (*centro*). Otro macho, con características femeninas, nada cerca de la hembra (*derecha*). El parental no se percata de que el furtivo es un macho rival. En alrededor de 20% de los desoves, un furtivo fertiliza parte de los huevos y luego huye.

52.7 COMPORTAMIENTO DE AYUDA

OBJETIVO DE APRENDIZAJE

11 Relacionar los conceptos de aptitud inclusiva y selección de parentesco con el altruismo.

Entre los pavos silvestres y muchas otras especies, los machos subordinados ayudan a los machos dominantes a atraer una pareja, pero los machos subordinados no se reproducen. Si el principal mandato evolutivo de un animal consiste en perpetuar sus genes, habría que preguntarse por qué algunos animales dedican tiempo y energía en ayudar a otros.

La conducta altruista puede explicarse por aptitud inclusiva

En un tipo de conducta cooperativa conocida como **altruismo**, un individuo se comporta de manera que parece beneficiar a otros en lugar de a sí mismo, sin posible retribución. De hecho, el ayudante experimenta un costo de aptitud, mientras que el beneficiario de la conducta altruista saca provecho. ¿Cómo puede la verdadera conducta altruista ser adaptativa si la respuesta del animal disminuye su éxito reproductivo con respecto a los individuos que no exhiben dicha conducta? En 1964, el biólogo evolutivo William D. Hamilton ofreció una explicación plausible. Sugirió que la evolución no distingue entre los genes transmitidos directamente del padre a la descendencia y los que son transmitidos de manera indirecta a través de parientes cercanos.

Según Hamilton, la selección natural favorece a los animales que ayudan a un pariente porque la descendencia de éste lleva algo de los alelos del ayudante. La **aptitud inclusiva** es la suma de la aptitud directa (que puede ser medida por el número de alelos que un animal perpetúa en su descendencia) más la aptitud indirecta (los alelos que ayuda a perpetuar en la descendencia de sus parientes).

Es posible medir la ganancia genética potencial derivada de ayudar a la parentela por medio del **coeficiente de consanguinidad,** la probabilidad de que dos individuos hereden los mismos alelos poco comunes de un ancestro común reciente. El coeficiente de consanguinidad para dos animales que no son parientes es 0, mientras que entre un padre y su descendencia este coeficiente es 0.5, lo que indica que la mitad de sus genes son iguales. El coeficiente de consanguinidad para hermanos también es 0.5; para los primos hermanos es 0.125. Mientras más alto es el coeficiente de consanguinidad, es más probable que un animal ayude a un pariente.

Hamilton desarrolló un modelo matemático para demostrar cómo un alelo que promueve la conducta altruista puede aumentar su frecuencia en una población. Según la **regla de Hamilton**, un acto altruista es adaptativo si (1) sus beneficios de aptitud indirectos son altos para el animal que se beneficia; (2) los beneficiarios son parientes cercanos del altruista; y (3) el costo de la aptitud directa para el animal altruista es bajo.

Los ecólogos del comportamiento tienen leones identificados mediante el análisis de ADN en el Parque Nacional Serengueti y en el cráter Ngorongoro (ambos en Tanzania). Sus descubrimientos confirman que los leones hermanos que cooperan en manadas tienen una mayor probabilidad de perpetuar sus genes que aquellos que van por su cuenta. Esto es cierto inclusive si el león perpetúa sus genes sólo como representante, a través de su hermano. La **selección por parentesco**, también denominada *selección indirecta,* es una forma de selección natural que aumenta la aptitud inclusiva mediante el éxito de la reproducción de parientes cercanos.

La sociedad de las abejas constituye un interesante ejemplo de la selección de parentesco. Recuerde que las abejas obreras no se reproducen, pero alimentan las larvas de abejas. Las abejas obreras tienen hasta tres cuartos de sus genes en común con las larvas de abejas. Es por ello que las abejas obreras tienen mayor probabilidad de pasar copias de sus genes a la siguiente generación al criar las larvas de abejas que si produjesen su propia descendencia.

Entre algunas aves (como los arrendajos de Florida) los individuos que no se reproducen ayudan a criar a los pequeños. Los nidos hechos por estos ayudantes adicionales, así como los de los padres, producen más crías que los nidos con el mismo número de huevos cuidados sólo por los padres. Los ayudantes que no se reproducen son parientes cercanos que incrementan su propio éxito biológico al asegurar la perpetuación exitosa, aunque indirecta, de sus genes. Factores limitantes como la falta de parejas o territorios pueden impedir que los ayudantes produzcan su propia descendencia.

El comportamiento de ayuda puede tener otras explicaciones

Algunos ecólogos del comportamiento están cuestionando el papel de la selección de parentesco en el comportamiento de ayuda. Uno de los

EXPERIMENTO CLAVE

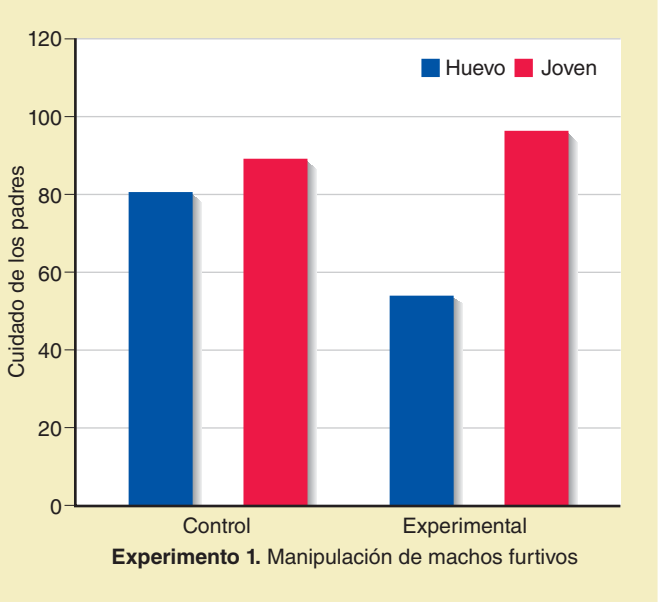
PREGUNTA: ¿Un pez sol de branquias azules ajusta su nivel de proporcionar cuidado si se percata de que no es el padre genético de los huevos o descendencia que está cuidando?

HIPÓTESIS: El ecólogo del comportamiento Bryan D. Neff conjeturó que el pez sol de branquias azules macho ajusta su cuidado paternal según el nivel al que percibe su paternidad.

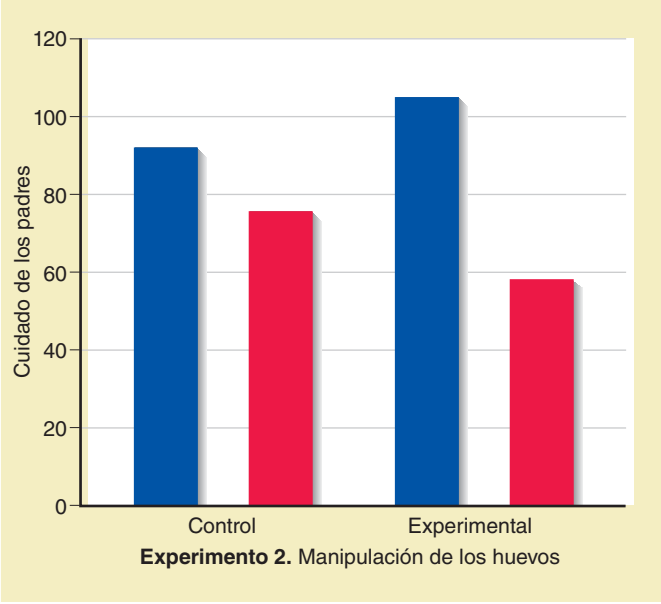
EXPERIMENTO: El doctor Neff manipuló pistas visuales y olfativas.

En el **experimento 1**, el doctor Neff manipuló machos furtivos. Colocó dos contenedores transparentes con machos furtivos cerca de los nidos de 34 parentales (machos adultos) y los dejó ahí durante el desove. Contenedores vacíos se colocaron alrededor de 20 nidos de control. Después de que nacieron los peces se hizo presente un depredador potencial de los huevos (un percasol en un contenedor de plástico transparente), y la conducta defensiva del parental fue observada y cuantificada para los grupos experimental y de control.

En el **experimento 2**, el doctor Neff retiró un tercio de los huevos de los nidos de 20 parentales y los sustituyó con huevos de otros nidos. Se realizaron intercambios de huevos impostores en huevos de 15 parentales control. La conducta defensiva del parental fue observada antes y después de la eclosión de los huevos.



Experimento 1. Manipulación de machos furtivos



Experimento 2. Manipulación de los huevos

RESULTADOS:

Experimento 1: Como se observa en el eje *y*, que mide el nivel de cuidado de los padres, los parentales redujeron su nivel de vigilancia de los huevos. Ocho de los machos en el grupo experimental abandonaron sus nidos y la defensa de los huevos fue significativamente menor en este grupo en comparación con el grupo de control. Sin embargo, después de que los huevos eclosionaron, hubo poca diferencia en el cuidado paternal entre los dos grupos.

Experimento 2: Durante la fase de huevos, había poca diferencia en el nivel de cuidado de los padres entre los grupos experimental y de control. Sin embargo, después de que los huevos eclosionaron, los parentales experimentales disminuyeron de manera significativa su nivel de vigilancia del nido.

CONCLUSIÓN: El pez sol de branquias azules ajusta su nivel de cuidado paternal según su nivel de percepción de paternidad.

En el **experimento 1**, los parentales proporcionaron menos cuidado cuando se percataron de que los huevos hubieran podido ser fertilizados por machos furtivos. Después de que los huevos eclosionaron, pistas olfativas indicaron que la descendencia era, en efecto, de ellos y su nivel de cuidado aumentó.

En el **experimento 2**, los parentales cuidaron los huevos a pesar de que algunos fueron intercambiados. Sin embargo, después de que los huevos eclosionaron, pistas olfativas de la descendencia indicaron que no se trataba de la descendencia propia del parental. El nivel de cuidado de los padres disminuyó en forma significativa.

Fuente: Neff, B. D. *Nature*, vol. 422, pp. 716-719, 17 de abril de 2003.

FIGURA 52-21 Decisiones sobre el cuidado de los padres

ejemplos de la selección de parentesco consagrado por el tiempo ha sido el comportamiento centinela, la vigilancia para detectar la presencia de depredadores y advertir a los otros miembros del grupo cuando hay amenaza de peligro. Hasta hace poco, los biólogos consideraban que los centinelas estaban en mayor riesgo de depredación, aunque de manera desinteresada se implicaban en un comportamiento riesgoso que beneficiaba a sus parientes. Esta explicación parece válida para algunas especies, incluidos los perros de la pradera y las ardillas de tierra (**FIGURA 52-22**). Sin embargo, algunos estudios sugieren una hipótesis opuesta para el comportamiento de vigilancia en otras especies.

El biólogo estadunidense Peter A. Bednekoff desarrolló un modelo para explicar cómo la vigilancia puede resultar de una conducta egoísta. Bednekoff observó que para algunas especies los centinelas no corren mayor riesgo que otros miembros del grupo. De hecho, lo contrario

© Momatiuk-Eastcott/Corbis

FIGURA 52-22 Selección de parentesco en perros de la pradera
Los miembros de menor rango de este grupo de roedores actúan como centinelas, poniendo en riesgo sus propias vidas al exponerse fuera de sus madrigueras. Sin embargo, al proteger a sus hermanos, aseguran que los genes compartidos en común serán perpetuados en la población.

puede ser cierto y los centinelas podrían realmente tener una ventaja. Al detectar primero a los depredadores, los centinelas pueden escapar más rápido.

Estudios sobre el comportamiento centinela en la mangosta africana, conocida popularmente como suricato, apoyan el modelo de Bednekoff. Durante 2000 de observaciones de investigación, ningún centinela fue muerto. De hecho, los investigadores concluyeron que la vigilancia es una conducta egoísta en las poblaciones de suricatos porque los centinelas podían escapar rápidamente hacia sus madrigueras cercanas. Esta investigación es un recordatorio importante de que es riesgoso para los biólogos generalizar los significados de conductas sociales complejas de una especie a otra. Muchas explicaciones son posibles. A la larga, los ayudantes pueden obtener beneficios directos en seguridad y éxito reproductivo. Por ejemplo, entre algunas especies, a los animales más jóvenes que ayudan se les permite permanecer en el grupo social y obtener los beneficios de la protección del grupo. Estos ayudantes también son posicionados para apropiarse de territorios y hembras cuando los miembros más viejos del grupo mueren.

Algunos animales ayudan a no familiares

Ocasionalmente, un animal ayuda a un no familiar en una pelea, lo cría e incluso comparte comida. El biólogo evolutivo Robert L. Trivers, de la Universidad Rutgers, explicó esta conducta en 1971 con su hipótesis del **altruismo recíproco**. Según estas hipótesis, algunos animales ayudan a un no familiar sin obtener un beneficio inmediato, pero en un momento posterior el animal que fue ayudado paga la deuda. De esta manera, el ayudante original experimenta un beneficio neto en aptitud. Un murciélago vampiro que acaba de alimentarse regurgita sangre para murciélagos hambrientos que comparten el lugar de descanso. Si un murciélago no comparte sangre con un vecino que lo ha alimentado en el pasado, es probable que el "tramposo" no sea ayudado en el futuro.

Repaso

- ¿Cómo explica la selección de parentesco la evolución de la conducta altruista?
- ¿Qué otras hipótesis podrían explicar la conducta cooperativa?

52.8 CULTURA EN LAS SOCIEDADES DE VERTEBRADOS

OBJETIVO DE APRENDIZAJE

12 Contrastar una sociedad de vertebrados con una sociedad de insectos sociales, dar ejemplos de transmisión de la cultura y describir brevemente la sociobiología.

Las sociedades de vertebrados no suelen tener algo comparable con las castas física y conductualmente especializadas de las abejas u hormigas. Una excepción es la rata topo desnuda del sureste de África, un roedor cuya estructura social es bastante semejante a la de los insectos sociales. Aunque la mayoría de las sociedades de vertebrados parecen más simples que las de insectos, también son más flexibles. Las sociedades de vertebrados comparten una amplia gama y ductilidad de conductas potenciales y pueden modificar de manera eficaz la conducta para afrontar retos ambientales.

Algunos vertebrados transmiten cultura

La ductilidad conductual de los vertebrados hace posible la transmisión de cultura en algunas especies de aves y mamíferos. La **cultura** es una conducta común a una población, aprendida de otros miembros del grupo y transmitida de una generación a otra. La cultura no se hereda. Es mantenida por el *aprendizaje social*; por ejemplo, mediante la imitación o la enseñanza.

Entre los cetáceos (ballenas, delfines, marsopas) han sido descritas alrededor de 17 conductas que pueden considerarse culturales. Por ejemplo, las orcas hembra enseñan a su descendencia a cazar focas según la costumbre de su grupo particular. Las orcas también tienen dialectos locales que han sido documentados por lo menos en seis generaciones, lo que sugiere que han pasado del padre a la descendencia. Se han mantenido dialectos por separado incluso cuando varias poblaciones de orcas interactúan socialmente. Los delfines nariz de botella son bien conocidos por su habilidad para aprender a imitar. Los ecólogos del comportamiento han documentado prácticas de forrajeo que parecen culturales; es decir, transmitidas por aprendizaje social.

Enseñar es una forma eficaz de aprendizaje social. Si los animales adultos pueden enseñar a los jóvenes, la información crítica puede transmitirse rápidamente de una generación a la siguiente. Los investigadores Alex Thornton y Katherine McAuliffe, ambos de la Universidad de Cambridge, reportaron que los suricatos ayudantes enseñan a sus pupilos habilidades para capturar presas. Los suricatos se alimentan de una variedad de animales, muchos difíciles de someter. Algunos, como los escorpiones, son potencialmente peligrosos. Los cachorros no pueden encontrar y capturar sus propias presas. En lugar de eso, los cachorros emiten llamadas implorantes que inducen a los ayudantes a alimentarlos. Los ayudantes supervisan y estimulan a los cachorros a manejar a su presa de manera eficaz. A medida que los cachorros crecen, sus llamadas implorantes cambian. En respuesta, los ayudantes modifican su enseñanza, dando a los cachorros la oportunidad de practicar una gama más amplia de habilidades. Los ayudantes presentan gradualmente las presas vivas a los cachorros.

Estudios recientes de primates no humanos demuestran que algunos grupos desarrollan costumbres locales que enseñan a su descendencia. Al usar datos proporcionados por investigadores en siete sitios de investigación de chimpancés, los estudiosos del comportamiento animal identificaron 39 conductas de chimpancés que consideraron variantes culturales. Éstas incluían varias formas de utilizar herramientas, rituales de cortejo y técnicas de crianza. Cada una de estas costumbres locales fue aprendida de otros chimpancés en la población, y las costumbres variaron entre poblaciones diferentes. Por ejemplo, los chimpancés en la parte occidental del río Sassandra-N'Zo usan martillos de piedra para romper nueces de coula. Los investigadores han fotografiado madres chimpancés enseñando esta conducta a su descendencia. Sólo a unos kilómetros de ahí, en la parte oriental del río, los chimpancés no rompen nueces, inclusive si las hay disponibles. Cuando un chimpancé migra y se une a una nueva población, puede transmitir conocimiento aprendido en su cultura previa. De esta manera, las costumbres se dispersan de una población a otra.

A medida que los investigadores continúan estudiando la variación cultural entre poblaciones de chimpancés, aprendiendo cada vez más sobre los parientes más cercanos de los humanos, es importante recordar que la capacidad de aprender estas conductas es producto de la selección natural. Las conductas que son mantenidas son adaptativas para estos animales en su ambiente. Estudiar la cultura de los primates no humanos aporta conocimientos sobre los orígenes evolutivos de la cultura humana. La sociedad humana está basada en gran medida en la transmisión simbólica de la cultura por medio del lenguaje hablado y escrito.

La sociobiología explica el comportamiento social humano en términos de la adaptación

La **sociobiología** se enfoca en la evolución del comportamiento social por medio de la selección natural. En su notable libro, *Sociobiology: The New Synthesis*, publicado en 1975, Edward O. Wilson combinó principios de genética de poblaciones, evolución y conducta animal para presentar una visión exhaustiva de la evolución del comportamiento social. Así como Darwin y muchos otros biólogos del pasado, Wilson sugirió que la conducta humana puede ser estudiada en términos evolutivos. Muchos de los conceptos analizados en este capítulo, como la inversión paternal en el cuidado de las crías, están basados en contribuciones hechas por Wilson y otros sociobiólogos. La obra de Wilson influyó sobremanera el desarrollo de la ecología del comportamiento, la psicología evolutiva y la antropología evolutiva.

La sociobiología ha sido controvertida, por lo menos en parte, debido a su aplicación a la conducta humana y las posibles implicaciones éticas de ello. Algunos críticos se han quejado de que según la sociobiología la conducta humana no puede ser suficientemente flexible para permitir mejoras sustanciales en la calidad de las vidas sociales de las personas. Sin embargo, los sociobiólogos coinciden con sus críticos en que la conducta humana *es* flexible. Por lo menos algo del debate se centra en el *grado* en que la conducta humana está genéticamente determinada y la medida en que puede ser modificada.

Como los sociobiólogos reconocen, las personas pueden, mediante la cultura, cambiar en pocos años sus formas de vida más profundamente de lo que podría un enjambre de abejas o una manada de babuinos en cientos de generaciones de evolución genética. Esta capacidad para hacer cambios está determinada sin duda por la genética, lo cual es un gran don. Cómo la usan y qué logran con ella los seres humanos no es sólo un regalo, sino una responsabilidad de la cual dependen su propio bienestar y la sobrevivencia de otras especies.

Repaso

- ¿Cómo difieren las sociedades de vertebrados de las de insectos sociales?
- ¿Cuáles son algunos ejemplos de cultura?
- ¿Qué es la sociobiología?

RESUMEN: ENFOQUE EN LOS OBJETIVOS DE APRENDIZAJE

52.1 *(página 1128)*

1 Distinguir entre causas próximas y últimas del comportamiento, y aplicar los conceptos de causa última y el análisis de costo-beneficio para decidir si una conducta particular es adaptativa.

- El **comportamiento** es lo que hace un animal y cómo lo hace, usualmente en respuesta a estímulos en su ambiente. Las **causas próximas** del comportamiento, como procesos genéticos, de desarrollo y fisiológicos permiten que el animal lleve a cabo una conducta específica. Las causas próximas responden las preguntas del *cómo*. Las **causas últimas** son las explicaciones evolutivas de *por qué* ocurren ciertas conductas.
- Para determinar si una conducta es adaptativa puede usarse el **análisis de costo-beneficio**. Los beneficios contribuyen a la **aptitud directa**, el éxito reproductivo de un animal medido por el número de descendencia viable. Si los beneficios son superiores a los costos, la conducta es adaptativa.

2 Describir las interacciones entre herencia, ambiente y maduración en la conducta animal.

- El comportamiento resulta de la interacción de genes **(comportamiento innato)** y factores ambientales. La capacidad para la conducta es heredada, aunque la conducta es modificada en respuesta a experiencia ambiental.
- Un organismo debe estar maduro, fisiológicamente listo para producir una conducta dada, antes de poder realizar ese patrón de conducta. Caminar y muchas otras conductas que se ven como automáticas son **programas motores**, secuencias coordinadas de acciones musculares.
- Un **patrón conductual** es una conducta automática que, una vez activada por estímulos sensoriales, continúa hasta completarse sin importar la retroalimentación sensorial. Un patrón conductual puede ser activado por un **estímulo signo**, o **liberador**, específico no aprendido.

52.2 *(página 1131)*

3 Analizar la importancia adaptativa de la habituación, la impronta, el condicionamiento clásico, el condicionamiento operante y la cognición.

- El **aprendizaje** es un cambio en la conducta que resulta de la experiencia. La **habituación** es un tipo de aprendizaje en que un animal aprende a ignorar un estímulo repetido e irrelevante, de modo que pueda enfocarse en encontrar comida y llevar a cabo las otras actividades de la vida diaria.
- La **impronta** establece un vínculo padre-descendencia durante un **período crítico** temprano en el desarrollo y asegura que la descendencia reconozca a su madre.
- En el **condicionamiento clásico** se forma una asociación entre alguna función corporal normal y un nuevo estímulo. Este tipo de aprendizaje permite que un animal haga una asociación entre dos estímulos.
- En el **condicionamiento operante**, un animal aprende una conducta para recibir refuerzo positivo o evitar castigo. Este tipo de aprendizaje es importante en muchas situaciones naturales; por ejemplo, las gaviotas jóvenes perfeccionan su conducta de picoteo para obtener comida.
- La **cognición** es el proceso de adquirir conocimiento; incluye el pensamiento, procesamiento de información, aprendizaje, razonamiento y conciencia de pensamientos, percepciones y el yo. El **aprendizaje perceptivo** es la capacidad de adaptar experiencias pasadas para resolver un problema nuevo que puede implicar estímulos diferentes.

52.3 *(página 1134)*

4 Proporcionar ejemplos de ritmos biológicos y describir algunos de los mecanismos fisiológicos responsables de aquéllos.

- Es adaptativo para los procesos metabólicos y la conducta de un organismo estar sincronizado con cambios cíclicos en el ambiente. En muchas especies, los procesos y las actividades fisiológicas siguen **ritmos circadianos**, que son ciclos diarios de actividad.
- Los animales **diurnos** son más activos durante el día; los animales **nocturnos**, en la noche; y los animales **crepusculares**, al amanecer o en el ocaso. Algunos ritmos biológicos reflejan el **ciclo lunar**; por ejemplo, los cambios en la marea debidos a variaciones en la fase de la luna.
- Muchos ritmos biológicos están regulados por mecanismos internos de sincronización que sirven como **relojes biológicos**. En los mamíferos, el reloj maestro está ubicado en el **núcleo supraquiasmático (NSQ)** en el hipotálamo.

5 Analizar costos y beneficios de la migración, y distinguir entre orientación y navegación direccionales.

- La **migración** es un viaje periódico de larga distancia de un sitio a otro. Las causas próximas de la migración incluyen respuestas fisiológicas que son activadas por cambios ambientales. Las causas últimas de la migración incluyen el beneficio de alejarse de un área que estacionalmente se vuelve demasiado fría, seca o sin comida hacia un área más hospitalaria. Los costos de la migración incluyen tiempo, energía y un mayor riesgo de depredación.
- La **orientación direccional** es viajar en una dirección específica y requiere el **sentido de brújula**, un sentido de dirección. Muchos animales migratorios usan el Sol para orientarse.
- La **navegación** requiere tanto el sentido de brújula como el **sentido de mapa**, tener conciencia de la ubicación. Las aves que navegan en la noche usan las estrellas como guía. Las aves y muchos otros animales también usan el campo magnético de la Tierra para navegar.

52.4 *(página 1136)*

6 Definir *comportamiento de forrajeo* óptimo y explicar de qué manera es adaptativo.

- El **forrajeo óptimo**, la estrategia más eficaz para que un animal consiga comida, puede mejorar el éxito reproductivo.

52.5 *(página 1137)*

7 Analizar el comportamiento social en términos de costos y beneficios, y comparar diferentes tipos de grupos sociales, incluyendo sociedades de insectos sociales.

- El **comportamiento social** es la interacción de dos o más animales, usualmente de la misma especie. Una **sociedad** organizada es un grupo de individuos que cooperan activamente, que pertenecen a la misma especie y a menudo están estrechamente relacionados. En algunas especies, la organización social asegura mayor éxito reproductivo. Muchas sociedades animales están caracterizadas por medios de comunicación, cooperación, división del trabajo y una tendencia a permanecer juntos. Los beneficios incluyen cooperación en el forrajeo o caza y en la defensa de los depredadores. Los costos incluyen un incremento en la competencia por comida y hábitats, así como mayores riesgos de atraer depredadores y transmitir enfermedades.

8 Describir modos comunes de comunicación animal, incluyendo la señalización por feromonas.

- La **comunicación animal** implica el intercambio de señales reconocibles mutuamente, las cuales pueden ser eléctricas, táctiles, visuales, auditivas o químicas. Las **feromonas** son señales químicas que transportan información entre los miembros de una especie.

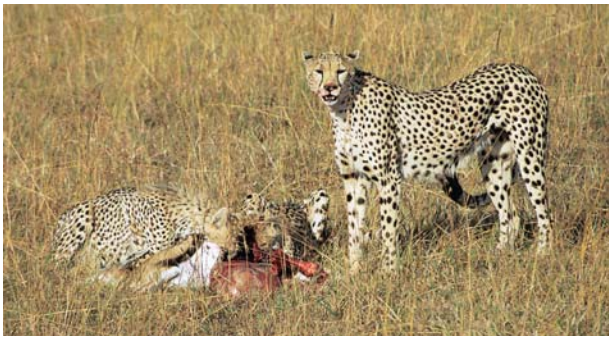
9 Describir los costos y beneficios de las jerarquías de dominancia y de la territorialidad.

- Una **jerarquía de dominancia** es una clasificación de la condición dentro de un grupo en el que los miembros más dominantes reciben beneficios (como comida o parejas) por parte de subordinados, a menudo sin mostrar una conducta agresiva. La condición social reduce las costosas peleas físicas.
- Los animales a menudo habitan una **distribución inicial**, una zona geográfica que rara vez abandonan aunque no necesariamente defienden. Un área defendida dentro de una distribución inicial se denomina **territorio** y la conducta defensiva es **territorialidad**. Los costos de la territorialidad incluyen tiempo y energía gastados en delimitar y defender un territorio, así como los riesgos de pelear por él. Los beneficios incluyen los derechos a la comida en el territorio y la reducción de conflictos entre los miembros de una población.

52.6 *(página 1142)*

10 Definir *selección sexual* y describir los diferentes tipos de sistemas de apareamiento y los métodos para el cuidado parental.

- La **selección sexual**, un tipo de selección natural, ocurre cuando los individuos varían en su habilidad para competir por parejas. Los individuos con ventajas reproductivas son seleccionados en lugar de otros del mismo sexo y especie. En la **selección intrasexual**, los animales del mismo sexo compiten activamente por parejas.
- En la **selección intersexual**, las hembras pueden escoger a sus parejas con base en la dominancia, obsequios, ornamentos o exhibiciones de cortejo. Los machos de algunas especies se reúnen en una **arena**, una pequeña área en la que compiten por hembras. Los **rituales de cortejo** aseguran que el macho sea un miembro de la misma especie y permiten que la hembra valore la calidad del macho.
- La selección sexual a menudo favorece la **poliginia**, un sistema de apareamiento en el que el macho copula con muchas hembras. En la **poliandria**, una hembra se aparea con varios machos. La **monogamia**, el apareamiento con una sola pareja durante una temporada de reproducción, es menos común. Entre varias especies, los machos se ocupan de la **vigilancia de la pareja**, especialmente cuando la hembra es más fértil, para impedir que otros machos fertilicen sus huevos.
- Un **vínculo de pareja** es una relación estable entre un macho y una hembra que puede implicar una conducta cooperativa al aparearse y en la crianza de los jóvenes. La **inversión parental** en el cuidado de los huevos y la progenie aumenta la probabilidad de que ésta sobreviva. Una alta inversión parental suele ser menos ventajosa para el macho que para la hembra.



McMurray Photography

52.7 *(página 1146)*

11 Relacionar los conceptos de aptitud inclusiva y selección de parentesco con el altruismo.

- El **altruismo** es un tipo de conducta cooperativa en la que un individuo parece comportarse de manera que beneficie a otros en lugar de a sí mismo. La **aptitud inclusiva** es la suma de la aptitud directa y la aptitud indirecta de un individuo (número de descendientes de un pariente). Este concepto sugiere que la selección natural favorece a los animales que ayudan a un pariente porque ésta es una forma indirecta de perpetuar algunos de los alelos del ayudante.
- Según la **regla de Hamilton**, un acto altruista es adaptativo si sus beneficios de aptitud indirecta son altos para los animales que son ayudados, si los beneficiarios son parientes cercanos del altruista y si el costo de la aptitud directa para el altruista es bajo.
- La **selección de parentesco** es un tipo de selección natural que incrementa la aptitud inclusiva por medio de la reproducción exitosa de parientes cercanos. Algunos tipos de conducta cooperativa pueden aumentar la aptitud directa del ayudante.
- En un tipo de conducta cooperativa conocida como **altruismo recíproco**, el ayudante no se beneficia de inmediato, pero es asistido más tarde por el animal al que ayudó.

52.8 *(página 1148)*

12 Contrastar una sociedad de vertebrados con una sociedad de insectos sociales, dar ejemplos de transmisión de la cultura y describir brevemente la sociobiología.

- En comparación con las sociedades de insectos, las sociedades de vertebrados son más flexibles y el papel de los individuos está menos estrechamente definido. Algunas especies de aves y mamíferos desarrollan **cultura**, una conducta aprendida común a una población que es transmitida de una generación a la siguiente. Por ejemplo, las orcas tienen dialectos locales que son pasados del padre a la descendencia. La transmisión simbólica de la cultura es importante en sociedades humanas.
- La **sociobiología** se enfoca en la evolución de la conducta humana por medio de la selección natural.

EVALÚE SU COMPRENSIÓN

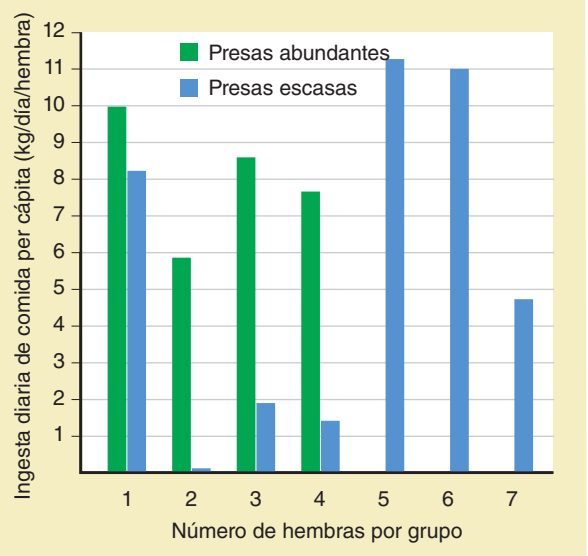
1. Las respuestas de un organismo a señales provenientes de su ambiente son (a) su conducta (b) su cultura (c) su conducta última (d) sus liberadores (e) sus programas motores
2. Un patrón de conducta es ocasionado por (a) un programa motor (b) un estímulo signo (c) un liberador último (d) a, b y c (e) b y c
3. Una forma de aprendizaje en la que un animal forma un vínculo intenso con un objeto en movimiento (usualmente su pariente) a las pocas horas de nacer es (a) condicionamiento clásico (b) condicionamiento operante (c) impronta (d) aprendizaje perceptivo (e) inversión parental
4. Los sentidos de brújula y de mapa son necesarios para (a) navegación (b) migración (c) orientación direccional (d) navegación y migración (e) la acción de relojes biológicos
5. En el forrajeo óptimo, (a) los animales siempre cazan en grupos sociales (b) un animal obtiene comida en la forma más eficaz (c) los animales rara vez pueden ser selectivos (d) grupos de cinco a siete animales tienen más éxito (e) los animales suelen tener más éxito cuando cazan solos
6. Las señales químicas que transportan información entre miembros de una especie son (a) feromonas (b) hormonas (c) neurotransmisores (d) arenas (e) neuropéptidos
7. Los beneficios de la territorialidad incluyen (a) el derecho a defender una distribución inicial (b) mayor potencial para la monogamia (c) inversión de energía para delimitar y defender un área (d) un incremento en el éxito reproductivo (e) vínculos de pareja
8. La selección sexual (a) ocurre principalmente entre animales que practican la poliandria (b) ocurre cuando los animales son muy semejantes en su capacidad para competir por parejas (c) resulta en animales que tienen menor aptitud directa (d) ocurre principalmente entre animales que practican la poliginia (e) es una forma de selección natural
9. En la mayoría de las especies, es menos probable que la elección de una pareja esté influida por (a) exhibiciones ornamentales como las cornamentas (b) fidelidad del macho (c) obsequios (d) el comportamiento de cortejo (e) dominancia
10. La conducta que parece no ser recompensada; es decir, un individuo parece actuar en beneficio de los demás en lugar del suyo propio se conoce como (a) mutualismo (b) conducta de ayuda (c) altruismo recíproco (d) aptitud inclusiva (e) altruismo
11. La selección de parentesco (a) incrementa la aptitud inclusiva por medio del éxito reproductivo de parientes cercanos (b) es una manera de perpetuación de los genes de no familiares (c) explica algunas formas de migración (d) suele implicar la vigilancia de la pareja (e) implica exhibiciones ornamentales y el uso de una arena
12. La cultura (a) es común entre grupos de invertebrados (b) no varía en la misma especie (c) es conducta aprendida de otros miembros del grupo y compartida por miembros de una población (d) tiene un intenso componente genético en los primates (e) es un derivado compartido del carácter de los humanos

PENSAMIENTO CRÍTICO

1. Los ecólogos del comportamiento han demostrado que las crías de salamandras tigre pueden volverse caníbales y devorar a otras salamandras. Los investigadores observaron que las salamandras caníbales preferían devorar a salamandras que no eran sus familiares en lugar de sus primas y preferían comer a sus primos en lugar de sus hermanos y hermanas. Explique esta conducta con base en lo que ha aprendido de este capítulo.
2. ¿Cuál es la diferencia entre la sociedad de un insecto social y la sociedad humana? ¿Cuáles son las semejanzas entre la transmisión de información por medio de la herencia y la cultura?
3. **VÍNCULO CON LA EVOLUCIÓN.** ¿Cuál podría ser el valor adaptativo de la migración de las tortugas de mar? Considere cómo este valor adaptativo ha cambiado si, como resultado de las actividades

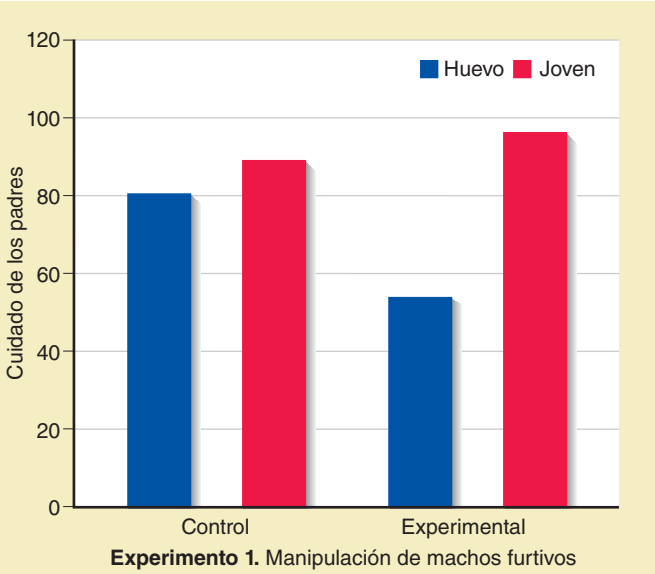
humanas, la migración coloca ahora a las tortugas de mar en mayor riesgo comparado con el que tendrían si sus hábitats estuviesen restringidos a un único sitio. Analice los posibles mecanismos evolutivos por los cuales la conducta de esta especie podría (o no) adaptarse a estas presiones ambientales. ¿Qué esfuerzos de conservación deben tomarse para incrementar la probabilidad de una migración exitosa?

4. **ANÁLISIS DE DATOS.** Observe el diagrama (figura 52-11) e identifique los grupos con mayor probabilidad de estar hambrientos al final de un día de cacería durante períodos en los que hay escasez de comida. Establezca una hipótesis para explicar por qué estos grupos cazan como lo hacen.

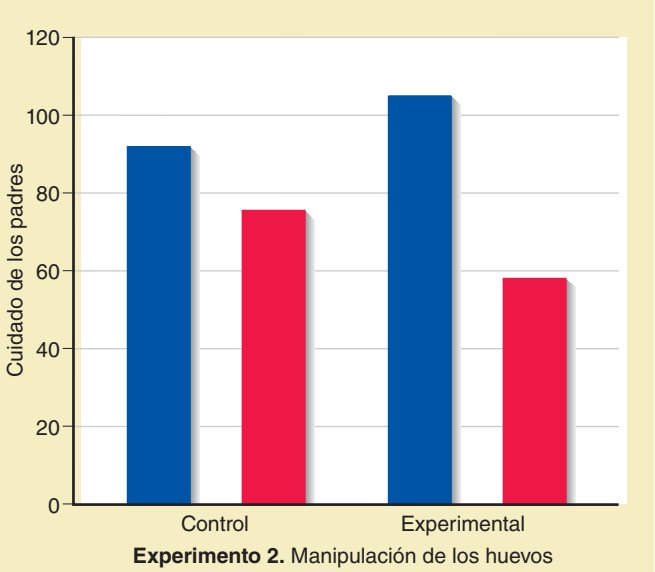


5. **ANÁLISIS DE DATOS.** Observe las dos gráficas (a la derecha). ¿En qué experimento los parentales en el grupo experimental cuidan con más esmero los huevos? ¿En qué experimento los parentales en el grupo experimental cuidan de manera más cercana a las crías? Explique estas diferencias.

CENGAGENOW™ **Preguntas adicionales están disponibles en CengageNOW en www.cengage.com/login.**



Experimento 1. Manipulación de machos furtivos



Experimento 2. Manipulación de los huevos

53 Introducción a la ecología: ecología de poblaciones

Jim Brandenburg/Minden Pictures

Una población de amapolas mexicanas. Las amapolas mexicanas (*Eschsolzia mexicana*), que prosperan en laderas pedregosas del desierto, florecen después de las lluvias de invierno.

CONCEPTOS CLAVE

53.1 Una población puede ser descrita en términos de su densidad, dispersión, tasas de natalidad y mortalidad, tasa de crecimiento, sobrevivencia y estructura de edad.

53.2 Los cambios en el tamaño de la población son provocados por natalidad, mortalidad, inmigración y emigración.

53.3 El tamaño de la población puede ser influido por factores dependientes de la densidad y factores independientes de la densidad.

53.4 Las características de historia de la vida de una población son adaptaciones que afectan la capacidad de los individuos para sobrevivir y reproducirse.

53.5 Una metapoblación consta de dos o más poblaciones locales con dispersión que ocurre entre ellas.

53.6 La estructura de la población humana difiere entre países de maneras que están relacionadas esencialmente con diferencias en el nivel de desarrollo.

La ciencia de la **ecología** es el estudio de cómo los organismos vivos y el ambiente físico interactúan en una inmensa y complicada red de relaciones. Los biólogos denominan **factores bióticos** a las interacciones entre los organismos y **factores abióticos** a sus relaciones con el ambiente físico no viviente. Los factores abióticos incluyen precipitación, temperatura, pH, viento y nutrientes químicos. Los ecólogos plantean hipótesis para explicar fenómenos como la distribución y abundancia de la vida, los papeles ecológicos de especies específicas, las interacciones entre especies en comunidades y la importancia de los ecosistemas en al mantenimiento de la salud de la biosfera. Luego, prueban tales hipótesis.

El enfoque de la ecología puede ser local o global, específico o generalizado, dependiendo de las preguntas que esté planteando e intentando contestar un ecólogo. La ecología es el campo más amplio de la biología, con vínculos explícitos con la evolución y cualquier otra disciplina biológica. Incluye estudios sobre transmisión de información entre organismos y analiza la transferencia de energía para la vida. Su universalidad abarca temas que no son parte tradicional de la biología. Ciencias de la Tierra, geología, química, oceanografía, climatología y meteorología son de suma importancia para la ecología, especialmente cuando los ecólogos analizan el ambiente abiótico del planeta Tierra. Debido a que los humanos forman

parte de la red de vida de la Tierra, todas sus actividades, incluidas las económicas y políticas, tienen profundas implicaciones ecológicas. La **ciencia ambiental**, una disciplina científica vinculada con la ecología, se enfoca en la forma en que los humanos interactúan con el ambiente.

Como aprendió en el capítulo 1, la mayoría de los ecólogos están interesados en los niveles de organización biológica, incluyendo el nivel del organismo individual y los que están por arriba de él: población, comunidad, ecosistema, paisaje y biosfera. Cada nivel tiene su composición, estructura y funcionamiento característicos propios.

Un individuo pertenece a una **población**, un grupo que consta de miembros de la misma especie que viven juntos al mismo tiempo en un área prescrita. Las fronteras del área están definidas por el ecólogo que desarrolla un estudio particular. Un ecólogo de poblaciones podría estudiar una población de microorganismos, animales o plantas, como las amapolas mexicanas en la fotografía, para ver cómo los individuos de esa población interactúan entre sí, con otras especies en la comunidad y con su ambiente físico.

En este capítulo se inicia el estudio de los principios ecológicos, enfocándose en el estudio de poblaciones como sistemas que funcionan y termina con un análisis de la población humana. En capítulos subsecuentes se analizan las interacciones entre poblaciones diferentes dentro de comunidades (capítulo 54), los intercambios dinámicos entre las comunidades y sus ambientes físicos (capítulo 55), las características de los ecosistemas biológicos más importantes de la Tierra (capítulo 56), y la diversidad biológica y la biología de la conservación (capítulo 57).

53.1 CARACTERÍSTICAS DE LAS POBLACIONES

OBJETIVO DE APRENDIZAJE

1 Definir *densidad* y *dispersión de la población*, y describir los tipos principales de dispersión de la población.

Las poblaciones exhiben características distintivas de aquellas de los individuos de los que están integradas. Algunas características analizadas en este capítulo que definen a las poblaciones son la densidad y la dispersión de población, las tasas de nacimiento y mortalidad, las tasas de crecimiento, la sobrevivencia y la estructura de edad.

Aunque las comunidades constan de todas las poblaciones de todas las diferentes especies que viven juntas dentro de un área, las poblaciones tienen propiedades que no tienen las comunidades. Por ejemplo, las poblaciones comparten un acervo génico (vea el capítulo 19). En consecuencia, la selección natural puede provocar cambios en las frecuencias de los alelos en las poblaciones. Como resultado, los cambios en las frecuencias de los alelos que resultan de la selección natural ocurren en las poblaciones. Así, la selección natural actúa directamente para producir cambios adaptativos en las poblaciones y sólo afecta indirectamente el nivel de la comunidad.

La **ecología de poblaciones** considera el número de individuos de una especie particular que se encuentran en un área y la dinámica de la población. La **dinámica de la población** es el estudio de los cambios en las poblaciones: cómo y por qué las cifras aumentan o disminuyen con el tiempo. Los ecólogos de poblaciones intentan determinar los procesos comunes a todas las poblaciones. Estudian de qué manera una población interactúa con el ambiente; por ejemplo, la manera en que los individuos en una población compiten por comida u otros recursos, y cómo la depredación, la enfermedad y otras presiones ambientales afectan a la población. El crecimiento de la población, sea de bacterias, arces o jirafas, no puede aumentar de manera indefinida debido a estas presiones ambientales.

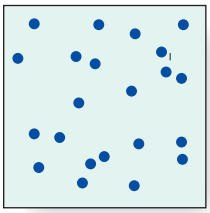
Aspectos adicionales de las poblaciones que son de interés para los biólogos son su éxito o fracaso reproductivo (extinción), su evolución, sus condiciones genéticas y la manera en que afectan el funcionamiento normal de las comunidades y ecosistemas. Los biólogos en disciplinas aplicadas, como silvicultura, agronomía (la ciencia de los cultivos) y gestión de la vida silvestre, deben comprender la ecología poblacional para administrar poblaciones de importancia económica; por ejemplo, bosques, campos de cultivo, animales de caza o peces. La comprensión de la dinámica de la población de especies en peligro y amenazadas desempeña un papel crucial en los esfuerzos por impedir el incremento de poblaciones de plagas a niveles que provoquen importantes impactos económicos y de salud.

La densidad y la dispersión son características importantes de las poblaciones

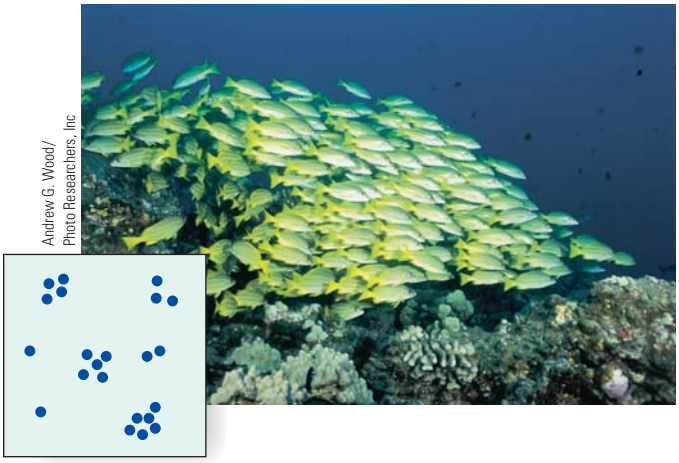
El concepto de tamaño de la población tiene sentido sólo cuando las fronteras de las poblaciones están definidas. Por ejemplo, considere la diferencia entre 1000 ratones en 100 hectáreas y 1000 ratones en 1 hectárea. A menudo la población es demasiado grande para poder estudiarla completamente. Los investigadores analizan una población así al tomar muestras de una parte de ella y luego expresando la población en términos de densidad. Algunos ejemplos incluyen la cantidad de dientes de león por metro cuadrado de césped, el número de moscas de agua por litro de agua de un estanque o el número de pulgones por centímetro cuadrado de hoja de calabaza. Entonces, la **densidad de población** es el número de individuos de una especie por unidad de área o volumen en un momento dado.

Los diversos ambientes varían en la densidad de población de cualquier especie que pueden mantener. Esta densidad también puede variar en un solo hábitat de estación en estación o de año en año. Por ejemplo, los urogallos son aves terrestres de caza cuyas poblaciones son gestionadas para la cacería. Considere dos poblaciones de urogallos en los páramos sin árboles del norte de Escocia, en sitios separados por sólo 2.5 km de distancia. En un lugar la densidad de población permaneció estacionaria durante un período de tres años, pero en el otro sitio casi se duplicó en los dos primeros años y luego disminuyó a su densidad inicial en el tercer año. La razón fue quizá una diferencia en el hábitat. Los investigadores habían quemado experimentalmente el área donde la densidad de población aumentó inicialmente y luego decreció. Después de la quema se produjeron jóvenes brotes de brezo que proporcionaron comida nutritiva para los urogallos (*Calluna vulgaris*). Así, la densidad de población puede ser determinada en gran parte por factores bióticos o abióticos en el ambiente que son externos a los individuos en la población.

Los individuos en una población a menudo exhiben patrones característicos de **dispersión**, o espaciamiento, mutua. Los individuos pueden ser separados en una dispersión aleatoria, agrupada o uniforme. La **dispersión aleatoria** ocurre cuando los individuos en una población son separados a lo largo de un área de manera que no están relacionados con la presencia de otros (**FIGURA 53-1a**). De los tres tipos principales de dispersión, la aleatoria es la menos común y difícil de observar en la naturaleza, lo que ha llevado a algunos ecólogos a cuestionar su existencia. Por ejemplo, algunas veces, árboles de la misma especie parecen



(a) La dispersión aleatoria, ilustrada por comparación, ocurre rara vez en la naturaleza.



(b) La dispersión agrupada es evidente en el comportamiento de cardumen de ciertas especies de peces. Se muestran pargos banda azul (*Lutjanus kasmira*) fotografiados en Hawai. Este pez introducido, que crece hasta 30 cm, puede estar desplazando peces de especies nativas en aguas hawaianas.

(**c) La dispersión uniforme** es característica de este sitio de anidamiento de alcatraces del Cabo (*Morus capensis*) en la costa de Sudáfrica. Las aves espacian sus nidos de manera más o menos uniforme.

FIGURA 53-1 ***Animada*** **Dispersión de los individuos dentro de una población**

estar distribuidos de manera aleatoria en los bosques tropicales. Sin embargo, un equipo internacional de 13 ecólogos estudió seis bosques tropicales que medían entre 25 y 52 hectáreas de superficie y reportaron que la mayoría de las 1000 especies de árboles estaban agrupadas y no dispersas aleatoriamente. (Los ecólogos determinan las dispersiones agrupada y uniforme al probar estadísticamente las diferencias respecto de una dispersión aleatoria supuesta). La dispersión aleatoria puede ocurrir con poca frecuencia debido a que importantes factores ambientales que afectan la dispersión no suelen ocurrir al azar. Las larvas del escarabajo de la harina en un contenedor de la misma están dispersas en forma aleatoria, pero su ambiente (harina) es extraordinariamente homogéneo.

Quizá el espaciamiento más común es la **dispersión agrupada**, también conocida como **distribución agregada** o **agregación**, que ocurre cuando los individuos están concentrados en partes específicas del hábitat. La dispersión agrupada a menudo resulta de la agregación de recursos en el ambiente. También ocurre entre animales debido a la presencia de grupos familiares y parejas, y entre plantas debido a la dispersión limitada de semillas o a la reproducción asexual. Por ejemplo, toda una arboleda de álamos puede originarse asexualmente a partir de una sola planta. La dispersión agrupada algunas veces puede ser ventajosa porque los animales sociales obtienen muchos beneficios de su asociación. Por ejemplo, muchas especies de peces se asocian en densos cardúmenes por lo menos durante parte de su ciclo de vida, quizá porque este tipo de agrupamiento puede reducir el riesgo de depredación para cualquier individuo particular (**FIGURA 53-1b**). Los muchos pares de ojos de los peces en el cardumen tienden a detectar depredadores más eficazmente que el simple par de ojos de un pez. Cuando el cardumen está amenazado, los peces se agrupan aún más entre sí, de modo que es difícil que un depredador aísle a un individuo.

La **dispersión uniforme** ocurre cuando los individuos están distanciados de manera más regular de lo que podría esperarse en una ocupación aleatoria de cierto hábitat. Una colonia de anidación de aves marinas, donde las aves hacen sus nidos en un ambiente relativamente homogéneo y los colocan a una distancia más o menos igual uno de otro, es un ejemplo de dispersión uniforme (**FIGURA 53-1c**). ¿Qué puede significar este patrón de espaciamiento? En este caso la dispersión uniforme puede ocurrir como resultado de territorialidad de anidamiento. Las interacciones agresivas entre las aves cuando se picotean entre sí desde sus nidos ocasionan que cada pareja instale su nido justo más allá del alcance de los nidos vecinos. La dispersión uniforme también ocurre cuando la competencia entre los individuos es severa, cuando las raíces u hojas que se desprenden de una planta producen sustancias tóxicas e inhiben el crecimiento de plantas próximas o cuando los animales establecen territorios de alimentación o apareamiento.

Algunas poblaciones tienen diferentes patrones de separación a edades distintas. La competencia por la luz solar entre algunos pinos de arena de la misma edad en una comunidad de matorrales en Florida resultó en un cambio a lo largo del tiempo de dispersión aleatoria o agrupada cuando las plantas eran jóvenes a una dispersión uniforme cuando las plantas eran viejas. El pino de arena es una planta adaptada a los incendios con conos que no liberan sus semillas hasta que han sido expuestas a altas temperaturas (de 45°C a 50°C o más). Como resultado de la dispersión de semillas y de las condiciones del suelo a continuación de un incendio, las plántulas crecen de nuevo y forman bosques densos que exhiben dispersión aleatoria o ligeramente agrupada. Sin embargo, con el tiempo, muchos de los árboles más hacinados tienden a morir por efecto de la sombra o por competencia, resultando en dispersión uniforme de los árboles sobrevivientes (**TABLA 53-1**).

Repaso

- ¿Cuál es la diferencia entre densidad y dispersión de población?
- ¿Cuáles son algunas ventajas biológicas de una dispersión agrupada? ¿Y algunas desventajas?

TABLA 53-1 Dispersión en una población de pinos en Florida

Troncos de árboles examinados	Densidad (por m^2)	Dispersión
Todos (vivos y muertos)	0.16	Aleatoria
Sólo los vivos	0.08	Uniforme

Fuente: adaptado de Laessle, A. M., "Spacing and Competition in Natural Stands of Sand Pine". *Ecology*, vol. 46, pp. 65-72, 1965. Los datos fueron recolectados 51 años después de un incendio.

53.2 CAMBIOS EN EL TAMAÑO DE LA POBLACIÓN

OBJETIVOS DE APRENDIZAJE

2 Explicar los cuatro factores (natalidad, mortalidad, inmigración y emigración) que producen cambios en el tamaño de la población y resolver problemas simples que implican estos cambios.

3 Definir *tasa intrínseca de crecimiento* y *capacidad de carga*, y explicar las diferencias entre curvas de crecimiento en forma de J y en forma de S.

Un objetivo de la ciencia es descubrir patrones comunes entre observaciones separadas. Como ya se mencionó, los ecólogos de poblaciones desean comprender procesos generales que son compartidos por muchas poblaciones diferentes, así que desarrollan modelos matemáticos basados en ecuaciones que describen la dinámica de una sola población. Los modelos poblacionales no son representaciones perfectas de una población, pero ayudan a esclarecer procesos complejos. Más aún, elaborar un modelo matemático mejora el proceso científico al proporcionar un marco de referencia con el que es posible comparar los estudios experimentales de población. Un modelo puede probarse y ver cómo se ajusta o no a los datos existentes. Los datos inconsistentes con el modelo son particularmente útiles porque demandan preguntarse en qué difiere el sistema natural del modelo matemático desarrollado para explicarlo. A medida que se acumula más conocimiento a partir de observaciones y experimentos, el modelo se refina y se hace más preciso.

El tamaño de la población, sea de girasoles, elefantes o humanos, cambia con el tiempo. A escala mundial, este cambio termina por ser provocado por dos factores, expresados sobre una base per cápita (es decir, por individuo): la **natalidad**, la tasa de nacimientos promedio per cápita, y la **mortalidad**, la tasa de muertes promedio per cápita. En los humanos, la tasa de nacimientos suele expresarse como el número de nacimientos por cada 1000 personas al año y la tasa de mortalidad, como el número de muertes por cada 1000 personas al año.

Para determinar la razón de cambio en el tamaño de una población, también es necesario considerar el lapso implicado; es decir, el cambio en el tiempo. Para expresar el cambio, en las ecuaciones se usa la letra griega delta (Δ). En la ecuación (1), ΔN es el cambio en el número de individuos en la población, Δt es el cambio en el tiempo, N es el número de individuos en la población existente, b es la natalidad y d es la mortalidad.

$$(1)\ \Delta N/\Delta t = N(b - d)$$

La tasa de crecimiento (r), o razón de cambio (aumento o disminución) de una población en una base per cápita, es la tasa de nacimientos menos la tasa de mortalidad:

$$(2)\ r = b - d$$

Como ejemplo, considere una población humana hipotética de 10,000 donde hay 200 nacimientos al año (es decir, por convención, 20 nacimientos por cada 1000 personas) y 100 muertes por año (10 muertes por cada 1000 personas):

$$r = 20/1000 - 10/1000 = 0.02 - 0.01 = 0.01, \text{ o } 1\% \text{ por año}$$

Una modificación de la ecuación (1) indica la tasa a la que la población está creciendo en un instante particular; es decir, su tasa de crecimiento instantánea (dN/dt). (Los símbolos dN y dt son las diferenciales matemáticas de N y t, respectivamente; no son productos, y tampoco debe confundirse la d en dN y dt con la tasa de mortalidad, d). Al usar cálculo diferencial, esta tasa de crecimiento puede expresarse como sigue:

$$(3)\ dN/dt = rN$$

donde N es el número de individuos en la población existente, t es el tiempo y r es la tasa de crecimiento per cápita.

Debido a que $r = b - d$, si los individuos en la población nacen más rápido de lo que mueren, r es un valor positivo y el tamaño de la población aumenta. Si los individuos en la población mueren más rápido de lo que nacen, r es un valor negativo y el tamaño de la población disminuye. Si r es igual a cero, los nacimientos y las muertes coinciden y el tamaño de la población es estacionario a pesar de que la reproducción y las muertes continúen.

La dispersión afecta la tasa de crecimiento de algunas poblaciones

Además de las tasas de nacimiento y mortalidad, cuando se analizan cambios en poblaciones a escala *local* es necesario considerar la **dispersión**, que es el movimiento de individuos entre poblaciones. Hay dos tipos de dispersión: inmigración y emigración. La **inmigración** ocurre cuando a una población entran individuos, incrementando así su tamaño. La **emigración** ocurre cuando de una población salen individuos, disminuyendo así su tamaño. La tasa de crecimiento de una población local debe tomar en cuenta la tasa de natalidad (b), la tasa de mortalidad (d), la tasa de inmigración (i) y la tasa de emigración (e) con una base per cápita. La tasa de crecimiento per cápita es igual a la tasa de natalidad menos la tasa de mortalidad, más la tasa de inmigración menos la tasa de emigración:

$$(4)\ r = (b - d) + (i - e)$$

Por ejemplo, la tasa de crecimiento de una población humana de 10,000 que tiene 200 nacimientos (por convención, 20 por cada 1000), 100 muertes (10 por cada 1000), 10 inmigrantes (1 por cada 1000) y 100 emigrantes (10 por cada 1000) en un año podría calcularse como sigue:

$$r = (20/1000 - 10/1000) + (1/1000 - 10/1000)$$
$$= 0.001, \text{ o } 0.1\% \text{ por año}$$

Cada población tiene una tasa intrínseca de crecimiento característica

La tasa máxima a la que una población de una especie dada puede crecer en condiciones ideales, cuando los recursos son abundantes y la densidad de población es baja, se conoce como **tasa intrínseca de crecimiento** ($r_{máx}$). Especies diferentes tienen tasas intrínsecas de crecimiento distintas. La tasa intrínseca de crecimiento de una especie particular es influida por varios factores. Éstos incluyen la edad a la que empieza la reproducción, la fracción de la **esperanza de vida** (duración de la vida de un individuo) durante la cual el individuo es capaz de reproducirse, el número de períodos reproductivos a lo largo de la vida y el número de descendientes que el individuo es capaz de producir durante cada período de reproducción. Estos factores, que se analizan con mayor detalle más adelante en el capítulo, determinan si una especie particular tiene una tasa intrínseca de crecimiento grande o pequeña.

En general, especies grandes como las ballenas azules y los elefantes tienen las tasas intrínsecas de crecimiento más pequeñas, mientras que los microorganismos tienen las tasas intrínsecas de crecimiento más grandes. En condiciones ideales (un ambiente con recursos ilimitados), ciertas bacterias pueden reproducirse por fisión binaria cada 20 minutos. A esta tasa de crecimiento, ¡una sola bacteria se incrementaría hasta una población de más de mil millones en apenas 10 horas!

Si se grafica el tamaño de la población en función del tiempo, en condiciones óptimas, la gráfica tiene la forma de J característica de un **crecimiento exponencial de la población,** que es la tasa de crecimiento poblacional acelerada que ocurre cuando las condiciones óptimas permiten una tasa de crecimiento per cápita constante (**FIGURA 53-2**). Cuando una población crece exponencialmente, mientras más grande sea la población, más rápido crece.

Sin importar la especie en consideración, siempre que una población crece a su tasa intrínseca de crecimiento, la gráfica del tamaño de la población en función del tiempo da una curva de la misma forma. La única variable es el tiempo. Una población de elefantes puede requerir más tiempo que una de bacterias para alcanzar cierto tamaño (debido a que los elefantes no se reproducen tan rápido), pero ambas poblaciones siempre crecen exponencialmente en tanto sus tasas de crecimiento per cápita permanezcan constantes.

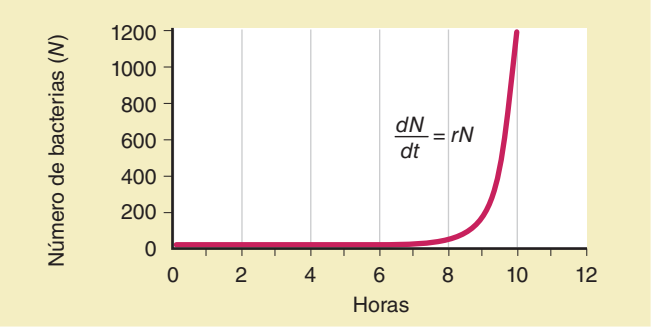


FIGURA 53-2 ***Animada*** **Crecimiento exponencial de una población**

Cuando las bacterias se dividen cada 20 minutos, su cantidad (expresada en millones) crece exponencialmente. La curva de crecimiento exponencial de una población tiene una forma de J característica. Las condiciones ideales en que las bacterias u otros organismos se reproducen exponencialmente ocurren rara vez en la naturaleza y cuando se dan dichas condiciones son de corta duración.

Ninguna población puede crecer exponencialmente de manera indefinida

Ciertas poblaciones pueden crecer exponencialmente durante cortos períodos. El crecimiento exponencial ha sido demostrado experimentalmente en ciertos insectos y cultivos de bacterias o protistas (al suministrar de manera continua nutrientes y eliminar los productos de desecho). Sin embargo, los organismos no pueden reproducirse indefinidamente a sus tasas intrínsecas de crecimiento porque el ambiente establece límites. Éstos incluyen condiciones ambientales desfavorables como la disponibilidad limitada de comida, agua, refugio y otros recursos esenciales (que resultan en un aumento de la competencia), así como límites impuestos por las enfermedades y la depredación.

En el ejemplo anterior, las bacterias en la naturaleza jamás podrían reproducirse sin control durante un período indefinido porque se les agotaría la comida y el espacio para vivir, y los residuos venenosos se acumularían en su vecindad. Con el apiñamiento, las bacterias también se volverían más sensibles a los parásitos (altas densidades de población facilitan la dispersión de organismos infecciosos, como los virus, entre los individuos) y depredadores (las altas densidades de población aumentan la probabilidad de que un depredador atrape a un individuo). En la medida que el ambiente se deteriorara, su tasa de nacimiento (b) descendería y su tasa de mortalidad (d) aumentaría. Las condiciones podrían empeorar hasta un punto en que d sea superior a b y la población disminuiría. Entonces, el número de individuos en una población está controlado por la capacidad del ambiente para apoyarlo. A medida que el número de individuos en una población (N) aumenta, los límites ambientales actúan para controlar el crecimiento de la población.

En períodos largos, la tasa de crecimiento de la población puede decrecer casi hasta cero. Esta situación ocurre en los límites del ambiente para mantener a la población o cerca de ellos. La **capacidad de carga (K)** representa la mayor población que un ambiente particular puede mantener por un período indefinido, en el supuesto de que en dicho ambiente no haya cambios. En la naturaleza, la capacidad de carga es dinámica y varía en respuesta a cambios ambientales. Por ejemplo, una larga sequía podría disminuir la cantidad de vegetación que crece en un área y este cambio, a su vez, podría disminuir la capacidad de carga para los ciervos y otros herbívoros en ese ambiente.

Cuando una población regulada por límites ambientales se grafica durante largos períodos, la curva tiene una forma de S característica. La curva muestra el incremento exponencial inicial de la población (observe la forma de J de la curva al principio, cuando los límites ambientales son pocos), seguido por una nivelación a medida que se aproxima a la capacidad de carga del ambiente (**FIGURA 53-3**). La curva de crecimiento en forma de S, también denominada **crecimiento logístico de población**, puede modelarse por medio de una ecuación de crecimiento modificada denominada *ecuación logística*. El modelo logístico de crecimiento de población fue desarrollado para explicar el crecimiento de poblaciones que se reproducen continuamente. Existen modelos semejantes para poblaciones que tienen temporadas de reproducción específicas.

El modelo logístico describe una población que crece desde un pequeño número de individuos hasta un gran número de ellos que en última instancia está limitado por el ambiente. La ecuación logística toma en consideración la capacidad de carga del ambiente:

$$(5)\ dN/dt = rN[(K - N)/K]$$

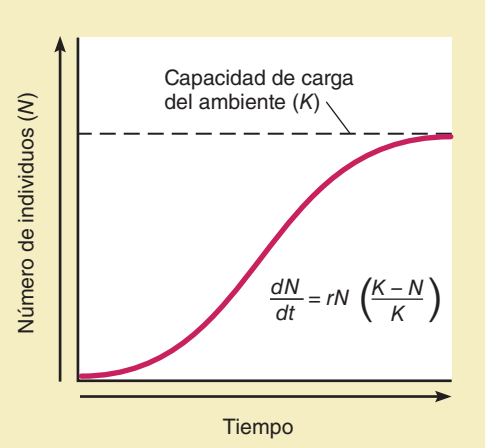


FIGURA 53-3 Capacidad de carga y crecimiento logístico de población

En muchos estudios de laboratorio, el crecimiento exponencial de la población disminuye a medida que tiende a la capacidad de carga (K) del ambiente. Cuando se grafica el modelo logístico de crecimiento de la población, tiene una curva característica en forma de S.

Observe que parte de la ecuación es igual a la ecuación (3). El elemento añadido $[(K - N)/K]$ refleja un declive en el crecimiento a medida que el tamaño de la población se aproxima a su capacidad de carga. Cuando el número de organismos (N) es pequeño, la tasa de crecimiento de la población no es frenada por el ambiente porque la expresión $[(K - N)/K]$ tiene un valor de casi 1. Pero a medida que la población (N) empieza a acercarse a la capacidad de carga (K), la tasa de crecimiento declina porque el valor de $[(K - N)/K]$ tiende a cero.

Aunque la curva S es una simplificación excesiva de cómo cambian la mayoría de las poblaciones con el tiempo, parece ajustarse a algunas poblaciones que han sido estudiadas en el laboratorio, así como a algunas que han sido estudiadas en la naturaleza. Por ejemplo, Georgyi F. Gause, un ecologista ruso que condujo experimentos durante la década de 1930, hizo crecer una población de una sola especie, *Paramecium caudatum*, en un tubo de ensayo. Cada día proporcionaba una cantidad limitada de comida (bacterias) y reponía ocasionalmente el medio de crecimiento para eliminar la acumulación de residuos metabólicos. En estas condiciones, la población de *P. caudatum* creció exponencialmente al principio, pero luego su tasa de crecimiento disminuyó a cero y el tamaño de la población se estabilizó (vea la figura 54-5, gráfica de en medio).

Es raro que una población se estabilice en K (capacidad de carga), aunque temporalmente puede crecer por arriba de K. Luego descenderá de nuevo hasta la capacidad de carga o por debajo de ella. Algunas veces una población que sobrepasa a K puede experimentar un *desplome de la población*, un descenso abrupto desde una densidad de población alta a una baja. Un cambio abrupto así suele observarse comúnmente en cultivos de bacterias, zooplancton y otras poblaciones cuyos recursos se han agotado.

La capacidad de carga para los renos, que viven en fríos hábitats nórdicos, está determinada en gran medida por la disponibilidad de forraje invernal. En 1910, los humanos introdujeron una pequeña manada de 26 renos en una de las islas Pribilof en Alaska. La población de renos creció exponencialmente durante alrededor de 25 años hasta que había aproximadamente 2000 renos, muchos más de los que la isla podía mantener, particularmente en el invierno. Los renos pacieron en exceso la vegetación hasta que la vida vegetal casi fue eliminada. Luego, en poco más de una década, a medida que los renos morían de hambre, su número se redujo a 8, un tercio del tamaño de la población introducida originalmente. La recuperación de la vegetación subártica y ártica después del apacentamiento excesivo puede llevarse de 15 a 20 años, tiempo durante el cual la capacidad de carga para los renos está bastante reducida.

Repaso

- ¿Qué efecto tiene cada uno de los siguientes en el tamaño de la población?: (1) natalidad, (2) mortalidad, (3) inmigración y (4) emigración.
- ¿Cuál es la diferencia entre una curva en forma de J y una en forma de S en términos de tasa intrínseca de crecimiento y capacidad de carga?
- ¿Cuál sería la diferencia más importante entre gráficas que representen el crecimiento a largo plazo de dos poblaciones de bacterias cultivadas en tubos de ensayo, uno en el que el medio nutriente es repuesto y otro en el que no lo es?

53.3 FACTORES QUE AFECTAN EL TAMAÑO DE LA POBLACIÓN

OBJETIVO DE APRENDIZAJE

4 Contrastar la influencia de los factores dependientes e independientes de la densidad sobre el tamaño de la población, y proporcionar ejemplos de cada uno.

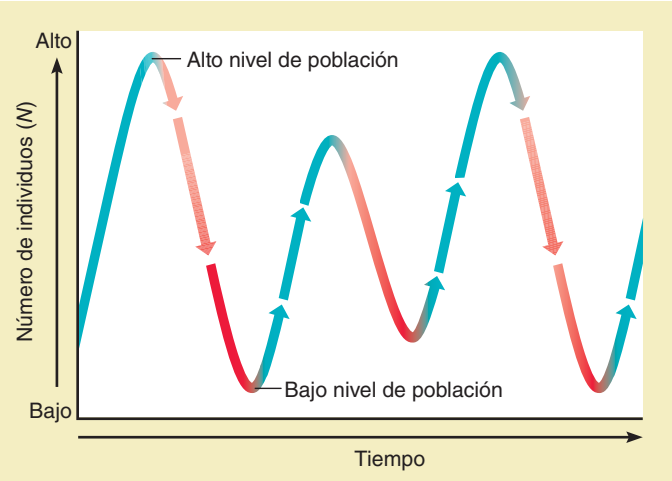
Ciertos mecanismos naturales influyen en el tamaño de la población. Los factores que afectan el tamaño de la población caben en dos categorías: factores dependientes de la densidad y factores independientes de la densidad. Estos dos conjuntos de factores varían en importancia de una especie a otra y, en la mayoría de los casos, es probable que interactúen de manera simultánea para determinar el tamaño de una población.

Los factores dependientes de la densidad regulan el tamaño de una población

Algunas veces la influencia de un factor ambiental sobre los individuos en una población varía con la densidad o apiñamiento de dicha población. Si un cambio en la densidad de población altera la forma en que un factor ambiental afecta a la población, entonces se dice que el factor ambiental es un **factor dependiente de la densidad**.

A medida que la densidad de población aumenta, los factores dependientes de la densidad tienden a disminuir el crecimiento de la población al provocar un incremento en la tasa de mortalidad y/o una disminución en la tasa de natalidad. El efecto de estos factores dependientes de la densidad sobre el crecimiento de la población crece a medida que aumenta la densidad de población; es decir, los factores dependientes de la densidad afectan una proporción mayor, no sólo a un número más grande, de la población. Los factores dependientes de la densidad también pueden afectar el crecimiento de la población cuando la densidad de población declina al disminuir la tasa de mortalidad e/o incrementar la tasa de natalidad. Así, los factores dependientes de la densidad tienden a regular una población a un tamaño relativamente constante que está próximo a la capacidad de carga del ambiente. (Sin embargo, tenga en cuenta que la capacidad de carga del ambiente cambia con frecuencia). Los factores dependientes de la densidad son un excelente ejemplo de un **sistema de retroalimentación negativa** (**FIGURA 53-4**).

La depredación, enfermedad y competencia son ejemplos de factores dependientes de la densidad. A medida que la densidad de una población aumenta, es más probable que los depredadores encuentren un individuo de una especie de presa dada. Cuando la densidad de población



Los factores dependientes de la densidad son cada vez más severos: la población alcanza un máximo y comienza a declinar.

Los factores dependientes de la densidad son cada vez más laxos: la población llega a un mínimo y comienza a aumentar.

FIGURA 53-4 Factores dependientes de la densidad y retroalimentación negativa

Cuando el número de individuos aumenta en una población, los factores dependientes de la densidad provocan un declive de aquélla. Cuando disminuye el número de individuos de una población, un relajamiento de los factores dependientes de la densidad permite que la población se incremente.

Tom McHugh/Photo Researchers, Inc.

FIGURA 53-5 Lemming

El lemming café (*Lemmus trimucronatus*) vive en la tundra ártica. Aunque las poblaciones de lemmings han sido estudiadas durante décadas, aún no se comprende mucho acerca de la naturaleza cíclica de las oscilaciones de la población de lemmings y sus efectos sobre el ecosistema de la tundra. Esta especie habita desde Alaska hacia el oriente hasta la bahía de Hudson.

es alta, los miembros de una población se encuentran entre sí con mayor frecuencia y aumenta la posibilidad de transmisión de parásitos y organismos causantes de enfermedades infecciosas. A medida que la densidad de población crece, también lo hace la competencia por recursos como espacio vital, comida, abrigo, agua, minerales y luz solar; finalmente, puede alcanzarse un punto en el que muchos miembros de una población no puedan obtener la cantidad mínima de cualquier recurso del que haya escasez. A mayores densidades de población, los factores dependientes de la densidad incrementan la tasa de mortalidad y/o disminuyen la tasa de natalidad, inhibiendo aún más el crecimiento de la población. El efecto opuesto ocurre cuando la densidad de una población decrece. Los depredadores tienen menor probabilidad de encontrar presas individuales, los parásitos y las enfermedades infecciosas tienen menor probabilidad de transmitirse de un huésped a otro y la competencia entre los miembros de la población por recursos como el espacio vital y la comida disminuye.

Los factores dependientes de la densidad pueden explicar las razones por las que ciertas poblaciones fluctúan cíclicamente con el tiempo

Los lemmings son pequeños roedores con cola corta que se encuentran en las regiones más frías del hemisferio norte (**FIGURA 53-5**). Son herbívoros que se alimentan de juncias y hierbas en la tundra ártica. Desde hace mucho se sabe que la población de lemmings tiene una oscilación cíclica de tres a cuatro años que suele denominarse "auge y caída". Es decir, la población crece de manera espectacular y luego se colapsa; los picos de población pueden ser de hasta 100 veces el valor de los puntos bajos en el ciclo de población. Muchas otras poblaciones, como la de la liebre de montaña y la del urogallo rojo, también exhiben fluctuaciones cíclicas.

¿Cuál es la fuerza motora detrás de estas fluctuaciones? Se han sugerido varias hipótesis para explicar la periodicidad cíclica de las poblaciones de lemmings y otras de auge y caída; muchas implican factores dependientes de la densidad. Una posibilidad es que cuando una población de presas se vuelve más densa, excede su abastecimiento de comida; como resultado, la población declina. En el ejemplo de los lemmings, los investigadores han estudiado la forma de varias curvas de población de estos roedores durante sus oscilaciones; los datos sugieren que la población de lemmings decae porque pacen en exceso las plantas, no porque los depredadores se los coman.

Otra explicación es que la densidad de población de los depredadores, como los salteadores de cola larga (aves emparentadas con las gaviotas, que comen lemmings), aumenta en respuesta a la densidad de población creciente de la presa. Pocos salteadores se reproducen cuando la población de lemmings es baja. Sin embargo, cuando la población de lemmings es alta, la mayoría de los salteadores se reproducen y el número de huevos por nidada es mayor de lo normal. A medida que más depredadores consumen las presas abundantes, la población de presas declina. Luego, con menos presas en el área, la población de depredadores disminuye (algunos se dispersan fuera de la zona y se produce menos descendencia).

En 2003, los investigadores de la Universidad de Helsinki, Finlandia, reportaron los resultados de un estudio a largo plazo de los lemmings de collar en Groenlandia, donde observaron ciclos de cuatro años de densidad de población de los lemmings que no eran afectados por la disponibilidad de comida o de espacio vital. Desarrollaron un modelo en el cual las fluctuaciones en la población de lemmings se pronostican con mayor precisión por el hecho de que la población de armiños, miembros de la familia de las comadrejas que se alimentan casi exclusivamente de lemmings, llega a un pico un año después de que la población de lemmings alcanza un máximo. Por otro lado, las poblaciones de otros tres depredadores de lemmings: búhos nevados, zorros árticos y págalos de cola larga (aves relacionadas con las gaviotas), responden de manera más rápida a los cambios en la población de lemmings y por tanto tienden a estabilizar el ciclo de población establecido por los armiños.

Los cambios climáticos también pueden afectar la dinámica de la población de lemmings. En 2008, investigadores de la Universidad de Oslo, Noruega, y un grupo de colaboradores internacionales reportaron una correlación entre el clima y los ciclos de los lemmings. Encontraron que la población de lemmings crece en los años en que pueden sobre-

vivir alimentándose del musgo que crece en el espacio entre el suelo y la capa de nieve. Las poblaciones se reducen en los años más cálidos, cuando un deshielo y recongelamiento ligeros en la nieve elimina este espacio.

Los parásitos también pueden interactuar con sus huéspedes para provocar fluctuaciones cíclicas regulares. Estudios detallados sobre el urogallo rojo han demostrado que incluso poblaciones administradas en reservas de vida silvestre pueden tener oscilaciones cíclicas importantes. La reproducción del urogallo rojo está relacionada con la densidad de nematodos parásitos (lombrices) que viven en los intestinos de los adultos. Menos aves se reproducen con éxito cuando los adultos están infestados de lombrices; así, una alta densidad de lombrices lleva a la disminución de una población. Al conjeturar que la población de urogallo rojo fluctuaba en respuesta a los parásitos, los ecólogos de la Universidad de Stirling en Escocia redujeron o eliminaron exitosamente las fluctuaciones de población en varias poblaciones de urogallo rojo. Lo lograron al atrapar y tratar oralmente a las aves con un producto químico que provoca la expulsión de los gusanos.

La competencia es un factor importante dependiente de la densidad

La **competencia** es una interacción entre dos o más individuos que intentan usar el mismo recurso esencial, como comida, agua, luz solar o espacio vital, cuya disponibilidad es limitada. El uso del recurso por uno de los individuos reduce la disponibilidad de ese recurso para otros individuos. La competencia ocurre dentro de una población dada (**competencia intraespecífica**) y entre poblaciones de especies diferentes (**competencia interespecífica**). Aquí se consideran los efectos de la competencia intraespecífica; la competencia interespecífica se analizará en el capítulo 54.

Los individuos de la misma especie compiten por un recurso limitado mediante competencia de interferencia o competencia de explotación. En la **competencia de interferencia**, también denominada **competencia tipo concurso**, ciertos individuos dominantes obtienen un abastecimiento adecuado del recurso limitado a expensas de otros miembros de la población; es decir, los individuos dominantes interfieren activamente con el acceso de otros a los recursos. En la **competencia de explotación**, también conocida como **competencia mediante lucha**, todos los individuos en la población "comparten" el recurso limitado de manera más o menos equitativa de modo que a altas densidades de población ninguno obtiene la cantidad que necesita. Las poblaciones de especies en las que opera la competencia de explotación a menudo oscilan con el tiempo y siempre existe el riesgo de que su tamaño descienda a cero. Por el contrario, las especies en las que opera la competencia de interferencia experimentan una caída relativamente pequeña en su tamaño, provocada por la muerte de los individuos incapaces de competir con éxito.

La competencia intraespecífica entre los urogallos rojos implica competencia de interferencia. Cuando las poblaciones de urogallos rojos son pequeñas, las aves son menos agresivas y las más jóvenes establecen un territorio de alimentación (un área defendida contra otros miembros de la misma especie). Sin embargo, cuando la población es grande, el establecimiento de un territorio es difícil porque hay más aves que terreno y los urogallos son mucho más agresivos. Los que quedan sin territorio a menudo mueren por depredación o inanición. Por tanto, las aves con territorios usan una mayor porción del recurso limitado (el territorio con su comida y refugio asociados), mientras las que carecen de él no pueden competir con éxito.

La población de alces en isla Royal, Michigan, la de mayor superficie en el lago Superior, es un ejemplo vívido de competencia de explotación semejante al de la población de renos en las islas Pribilof (abordadas antes). La isla Royal difiere de la mayoría de las demás islas en que grandes mamíferos pueden llegar a ella caminando cuando el lago está congelado en invierno. Sin embargo, la distancia mínima por caminar es de 24 km, de modo que este movimiento ha ocurrido con poca frecuencia. Alrededor de 1900, una pequeña manada de alces vagó a través del hielo del lago Superior congelado y llegó a la isla por vez primera. Aproximadamente en 1934, la población de alces en la isla había crecido hasta alrededor de 3000 y ya había consumido casi toda la vegetación comestible. Cuando ya no hubo más este recurso comestible, en 1934 se produjo una hambruna masiva. Más de 60 años después, en 1996, una mortandad semejante reclamó 80% de los alces después de que habían aumentado de nuevo a una alta densidad. Así, la competencia de explotación cuando están de por medio recursos escasos puede resultar en oscilaciones espectaculares de la población.

Los efectos de los factores dependientes de la densidad son difíciles de evaluar en la naturaleza

La mayoría de los estudios sobre dependencia de la densidad han sido conducidos en entornos de laboratorio donde todos los factores dependientes (e independientes) de la densidad excepto uno son controlados experimentalmente. Pero las poblaciones en entornos naturales están expuestas a un conjunto complicado de variables que cambia de manera continua. Como resultado, en comunidades naturales es difícil evaluar los efectos relativos de diferentes factores dependientes de la densidad.

Ecólogos de la Universidad de California en Davis observaron que en las islas tropicales habitadas por lagartos hay pocas arañas, mientras que en islas sin lagartos hay más arañas y más especies de ellas. Decididos a estudiar experimentalmente estas observaciones, David Spiller y Thomas Schoener eligieron parcelas de vegetación (principalmente arbustos de uva de mar) y encerraron algunas con biombos a prueba de lagartos (**FIGURA 53-6**). En algunas de las parcelas no se permitió que hubiese ningún lagarto; cada cercado de control contenía aproximadamente nueve lagartos. En los cercados se observaron nueve especies de arañas tejedoras de telarañas. Las arañas fueron contadas alrededor de 30 veces desde 1989 hasta 1994. Durante los 4.5 años de observaciones reportadas ahí, las densidades de población de las arañas eran mayores en las parcelas sin lagartos que en las parcelas donde había lagartos. Además, las parcelas sin lagartos tenían más especies de arañas. En consecuencia, es posible concluir que los lagartos controlan las poblaciones de arañas.

Pero incluso este experimento relativamente simple puede explicarse por medio de una combinación de dos factores dependientes de la densidad: depredación (los lagartos comen arañas) y competencia interespecífica (los lagartos compiten con las arañas por insectos presa; es decir, tanto las arañas como los lagartos comen insectos). En este experimento, los efectos de los dos factores dependientes de la densidad en la determinación del tamaño de la población de arañas no pueden evaluarse por separado. Líneas adicionales de evidencia apoyan las acciones de la competencia y la depredación en estos sitios.

Los factores independientes de la densidad suelen ser abióticos

Cualquier factor ambiental que afecte el tamaño de una población pero que no esté influido por cambios en la densidad de población se denomina **factor independiente de la densidad.** Estos factores suelen ser abióticos. Eventos climáticos aleatorios que reducen el tamaño de la población sirven como factores independientes de la densidad. Dichos factores afectan a menudo la densidad de población de maneras impredecibles. Por ejemplo, una helada asesina, una severa tormenta de nieve,

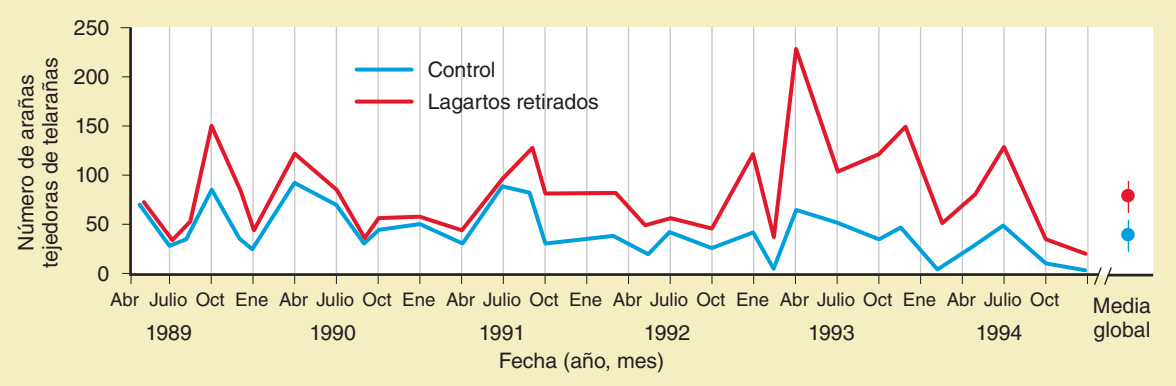
EXPERIMENTO CLAVE

PREGUNTA: ¿Cuál es la influencia de los factores dependientes de la densidad sobre el tamaño de la población en un hábitat natural?

HIPÓTESIS: Los lagartos reducen las poblaciones de arañas.

EXPERIMENTO: Los investigadores condujeron un experimento de campo en el que construyeron parcelas cerradas (vea la fotografía); las arañas y los insectos podían pasar libremente hacia dentro y fuera de la parcela, pero los lagartos no. En algunas parcelas había lagartos; en las demás no los había. Las arañas fueron contadas periódicamente durante un período de 4.5 años. Un experimento anterior indicaba que las parcelas no afectaban el número de arañas tejedoras de telarañas.

Cortesía de Thomas W. Schoener



RESULTADOS Y CONCLUSIÓN: La gráfica del número medio de arañas tejedoras de telarañas en cada conteo por cercado con lagartos (*control*, *azul*) y por cercado sin lagartos (*rojo*) demuestra que el número de arañas tejedoras de telarañas era consistentemente alto en ausencia de lagartos. Los lagartos pueden controlar las poblaciones de arañas al depredarlas, al competir por los insectos presa o por una combinación de estos factores.

Fuente: gráfica de Spiller, D. A. y T. W. Schoener, "Lizards Reduce Spider Species Richness by Excluding Rare Species". *Ecology*, vol. 79, núm. 2, 1998. Derechos reservados © 1998 Ecological Society of America. Reproducido con autorización.

FIGURA 53-6 Interacciones de los factores dependientes de la densidad

un huracán, pueden ocasionar reducciones extremas e irregulares en una población vulnerable, sin importar su tamaño y por tanto pueden ser considerados bastante independientes de la densidad.

Considere un factor independiente de la densidad que influye en la población de mosquitos en ambientes árticos. Estos insectos producen varias generaciones por verano y alcanzan una alta densidad de población al final de la estación. La escasez de comida no parece ser un factor limitante para los mosquitos, ni tampoco cualquier falta de estanques en los cuales reproducirse. Lo que impone un límite a la población de nubes de mosquitos es el invierno. Ningún mosquito adulto sobrevive al invierno y toda la población debe crecer de nuevo el siguiente verano a partir de los huevos y larvas en hibernación que sobreviven. Así, el serio clima invernal es un factor independiente de la densidad que afecta las poblaciones árticas de mosquitos.

Los factores independientes y dependientes de la densidad a menudo están correlacionados. Por ejemplo, los animales sociales a menudo resisten condiciones climatológicas peligrosas por conducta colectiva, como en el caso de las ovejas que se agrupan en una tormenta de nieve. En este caso parece que mientras más grande sea la densidad de población de las ovejas, es mejor su capacidad para resistir el estrés ambiental de un factor independiente de la densidad (como una tormenta de nieve).

Repaso

- ¿Cuáles son tres ejemplos de factores dependientes de la densidad que afectan el crecimiento de la población?
- ¿Cuáles son tres factores independientes de la densidad?

53.4 CARACTERÍSTICAS DE HISTORIA DE LA VIDA

OBJETIVOS DE APRENDIZAJE

5 Contrastar la reproducción semélpara e iterópara.

6 Distinguir entre especies que exhiben una estrategia *r*, las que muestran una estrategia *K* y las que no se ubican fácilmente en ninguna de estas categorías.

7 Describir las curvas de sobrevivencia tipo I, tipo II y tipo III, y explicar cómo las tablas de vida y las curvas de sobrevivencia indican la mortalidad y la sobrevivencia.

Cada especie está adaptada de manera única a su estilo de vida. Pasan muchos años antes que un joven árbol de magnolia florezca y produzca

semillas, mientras que una planta anual germina, florece y muere en una estación. Una pareja de albatros de ceja negra produce una sola cría cada año, pero una pareja de albatros cabeza gris produce una sola cría cada dos años.

Se dice que las especies que dedican su energía a un solo esfuerzo reproductivo inmenso son **semélparas**. La mayoría de los insectos e invertebrados, muchas plantas y algunas especies de peces exhiben semelparidad. Por ejemplo, el salmón del Pacífico eclosiona en agua dulce y nada hacia el océano, donde vive hasta la madurez. Los salmones maduros nadan de regreso del océano por los mismos ríos o corrientes en los que eclosionaron para desovar (reproducirse). Después de que han desovado, los salmones mueren.

Los agaves son plantas semélparas comunes en áreas semitropicales y tropicales. Las gruesas hojas carnosas de la planta de agave están apiñadas en un rosetón en la base del tallo. Comúnmente denominadas planta del siglo porque erróneamente se consideraba que florecían una vez cada cien años, los agaves pueden florecer después de los 10 años de edad o algo así, después de lo cual toda la planta muere (**FIGURA 53-7**).

Muchas especies son **iteróparas** y exhiben ciclos de reproducción repetidos; es decir, reproducción durante varias temporadas de apareamiento a lo largo de su existencia. La iteroparidad es común en la mayoría de los vertebrados, así como en las plantas herbáceas, matorrales y árboles perennes. La sincronización de la reproducción, más pronto o más tarde en la vida, es un aspecto crucial de la iteroparidad e implica concesiones. Por un lado, la reproducción temprana en la vida puede significar una probabilidad reducida de sobrevivencia (porque un individuo gasta energía en la reproducción en lugar de en su propio desarrollo), la cual reduce el potencial de una reproducción posterior. Por otro lado, la reproducción tardía en la vida significa que el individuo tiene menos tiempo para eventos reproductivos adicionales.

R. Gustafson/Visuals Unlimited

FIGURA 53-7 Semelparidad

Los agaves florecen una vez y luego mueren. El agave es una planta suculenta con hojas en forma de espada dispuestas en forma de rosetón alrededor de un tallo corto. Se muestra un *Agave shawii*, cuyas hojas crecen hasta 61 cm. Observe el tallo floral, que puede crecer hasta 3 m de alto.

Los ecólogos tratan de comprender la consecuencia adaptativa de varias **características de historia de la vida**, como la semelparidad y la iteroparidad. Adaptaciones como la tasa de reproducción, la edad a la que se alcanza la madurez y la **fecundidad** (capacidad potencial de producir descendencia), forman parte de las características de historia de la vida de una especie, e influyen la sobrevivencia y reproducción de un organismo. La capacidad de un individuo para reproducirse con éxito, haciendo así una contribución genética a las generaciones futuras de una población, se denomina **aptitud** (recuerde el análisis de la aptitud en el capítulo 19).

Aunque existen muchas historias de vida, algunos ecólogos reconocen dos extremos: las especies seleccionadas *r* y las especies seleccionadas *K*. Al leer las siguientes descripciones de selección *r* y selección *K* tenga en cuenta que estos conceptos, aunque son de utilidad, simplifican demasiado la mayoría de las historias de vida. Las especies tienden a poseer una combinación de rasgos de selección *r* y selección *K*, así como rasgos que no es posible clasificar en ninguna de las dos categorías. Además, algunas poblaciones dentro de una especie pueden exhibir las características de la selección *r*, mientras otras poblaciones en ambientes diferentes pueden asumir rasgos de la selección *K*.

Las poblaciones descritas por el concepto de **selección *r*** poseen rasgos que contribuyen a una alta tasa de crecimiento de población. Recuerde que *r* designa la tasa de crecimiento per cápita. Debido a que estos organismos tienen una *r* alta, los biólogos los denominan **estrategas *r*** o **especies seleccionadas *r***. Tamaño corporal pequeño, madurez prematura, vida corta, progenies numerosas y poco o ningún cuidado parental son típicos de muchos estrategas *r*, que son oportunistas que se encuentran en ambientes variables, temporales o impredecibles donde la probabilidad de sobrevivencia a largo plazo es baja. Algunos de los mejores ejemplos de los estrategas *r* son los insectos, como los mosquitos, y plantas como las amapolas mostradas en la fotografía al principio del capítulo. Luego de un período de lluvia, estas plantas anuales del desierto crecen rápidamente a partir de semillas, florecen y producen semillas, y luego mueren.

En poblaciones descritas por el concepto de **selección *K***, los rasgos maximizan la posibilidad de sobrevivencia en un ambiente donde el número de individuos está cerca de la capacidad de carga (*K*) del ambiente. Estos organismos, denominados **estrategas *K*** o **especies seleccionadas *K***, no producen grandes cantidades de descendencia. Se caracterizan por tener largas duraciones de vida con bajo desarrollo, reproducción tardía, gran tamaño corporal y baja tasa de reproducción. Los estrategas *K* tienden a encontrarse en ambientes relativamente constantes o estables, donde tienen una alta habilidad competitiva. Los árboles secoya, así como la mayoría de los árboles de los bosques tropicales, son clasificados como estrategas *K*. Los animales que son estrategas *K* suelen invertir en el cuidado parental de sus crías. Por ejemplo, los cárabos (*Strix aluco*) son estrategas *K* que forman vínculos de pareja para toda la vida, con ambos miembros de un par viviendo y cazando en territorios adyacentes bien definidos. Su reproducción es regulada según los recursos, especialmente el suministro de alimentos, presentes en sus territorios. En un año promedio, 30% de las aves no se reproducen en absoluto. Si el suministro de alimentos es más limitado de lo que indicaba inicialmente, muchos de los que se reproducen fracasan en incubar sus huevos. Rara vez los búhos ponen el número máximo de huevos que son fisiológicamente capaces de engendrar y la reproducción suele ser retrasada hasta muy entrada la estación, cuando ha crecido la población de roedores de los que dependen.

Así, la conducta de los cárabos asegura un mejor éxito reproductivo de los individuos y conduce a una población estable cerca de la capacidad de carga del ambiente o justo en ella. El hambre, un indicador de que la población de cárabos ha excedido la capacidad de carga, ocurre muy pocas veces.

Las tablas de vida y las curvas de sobrevivencia indican mortalidad y sobrevivencia

Una **tabla de vida** puede elaborarse para mostrar los datos de mortalidad y sobrevivencia de una población o **cohorte**, un grupo de individuos de la misma edad, en diferentes etapas de su vida. Las compañías de seguros fueron las primeras en usar tablas de vida para calcular la relación entre la edad de un cliente y la probabilidad de que sobreviviera para pagar suficientes primas de seguro para saldar el costo de la póliza. Los ecólogos elaboran estas tablas para animales y plantas con base en datos que dependen de una variedad de métodos de muestreo de poblaciones y técnicas para determinar la edad.

TABLA 53-2 Tabla de vida para una cohorte de 530 ardillas grises (*Sciurus carolinensis*)

Intervalo de edad (años)	Número de vivos al inicio del intervalo de edad	Proporción de vivos al inicio del intervalo de edad	Proporción de muertes durante el intervalo de edad	Tasa de mortalidad para el intervalo de edad
0–1	530	1.000	0.747	0.747
1–2	134	0.253	0.147	0.581
2–3	56	0.106	0.032	0.302
3–4	39	0.074	0.031	0.418
4–5	23	0.043	0.021	0.488
5–6	12	0.022	0.013	0.591
6–7	5	0.009	0.006	0.666
7–8	2	0.003	0.003	1.000
8–9	0	0.000	0.000	—

Fuente: Adaptado de Smith, R. L. y T. M. Smith. *Elements of Ecology*, 4a. ed., tabla 13.1, p. 150. Benjamin/Cummings Science Publishing, San Francisco, 1998..

En la **TABLA 53-2** se muestra una tabla de vida para una cohorte de 530 ardillas grises. Las dos primeras columnas muestran las unidades de edad (años) y el número de individuos en la cohorte que estaban vivos al inicio de cada intervalo de edad (los datos reales reunidos en el campo por el ecologista). Los valores de la tercera columna (la proporción de vivos al inicio de cada intervalo de edad) se calculan al dividir cada número en la columna 2 entre 530, el número de ardillas en la cohorte original. Los valores en la cuarta columna (la proporción de muertes durante cada intervalo de edad) se calculan usando los valores en la tercera columna, al restar el número de sobrevivientes al inicio del siguiente intervalo de los vivos al inicio del intervalo actual. Por ejemplo, la proporción de muertes durante el intervalo 0-1 años es $1.000 - 0.253 = 0.747$. La última columna, la tasa de mortalidad para cada intervalo de edad, se calcula al dividir la proporción de muertes durante el intervalo de edad (columna 4) entre la proporción de vivos al inicio del intervalo de edad (columna 3). Por ejemplo, la tasa de mortalidad para el intervalo de edad de 1-2 años es $0.147 \div 0.253 = 0.581$.

La **sobrevivencia** es la probabilidad de que un individuo dado en una población o cohorte sobreviva a una edad particular. Al graficar el logaritmo (base 10) del número de individuos sobrevivientes contra la edad, desde el nacimiento hasta la edad máxima alcanzada por cualquier individuo, se obtiene una **curva de sobrevivencia**. En la **FIGURA 53-8** se muestran las tres curvas de sobrevivencia más importantes reconocidas por los ecólogos.

En la *sobrevivencia tipo I,* como se ejemplifica con el bisonte y los humanos, las crías y los que están en edad reproductiva tienen mayor probabilidad de sobrevivir. La probabilidad de sobrevivencia disminuye más rápido con el aumento de la edad; la mortalidad se concentra más tarde en la vida. En la **FIGURA 53-9** se muestra una curva de sobrevivencia para una población natural de flox de Drummond, una planta nativa anual del este de Texas que se distribuyó ampliamente en el suroeste de Estados Unidos luego de escapar al cultivo. Debido a que la mayoría de las plántulas de flox sobreviven para reproducirse, después de germinar la planta exhibe una sobrevivencia tipo I típica de las anuales.

En la *sobrevivencia tipo III,* la probabilidad de mortalidad es mayor en la etapa temprana de la vida y los individuos que han evitado una muerte temprana ulteriormente tienen mayor probabilidad de sobrevivencia; es decir, la posibilidad de sobrevivir crece con el aumento de edad. La sobrevivencia tipo III es característica de las ostras; las ostras jóvenes tienen tres etapas larvarias de desplazamiento libre antes de establecerse y secretar una concha. Estas larvas son vulnerables a la depredación y pocas sobreviven para llegar a la edad adulta.

En la *sobrevivencia tipo II,* que es intermedia entre los tipos I y III, la probabilidad de sobrevivencia no cambia con la edad. La probabilidad de muerte es igualmente probable en todos los grupos de edad, lo que resulta en un decremento lineal en la supervivencia. Es probable que esta constancia resulte de eventos esencialmente aleatorios que provocan la muerte con poco sesgo en la edad. Aunque esta relación entre edad y sobrevivencia es rara, algunos lagartos exhiben sobrevivencia tipo II.

Las tres curvas de sobrevivencia son generalizaciones y pocas poblaciones se ajustan exactamente a una de las tres. Algunas especies tienen un tipo de sobrevivencia durante su vida temprana y otro de adultos. Por ejemplo, las gaviotas empiezan con una curva de sobrevivencia tipo III pero desarrollan una tipo II cuando son adultas (**FIGURA 53-10**). La curva de sobrevivencia mostrada en esta figura es característica de las

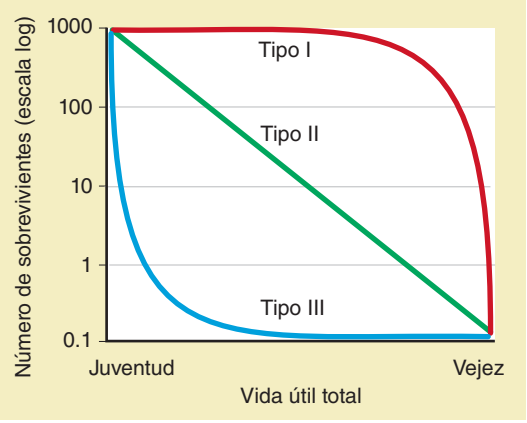


FIGURA 53-8 ***Animada*** **Curvas de sobrevivencia**
Estas curvas representan la sobrevivencia ideal de especies en las cuales la mortalidad es mayor a edad avanzada (tipo I), se distribuye uniformemente en todos los grupos de edad (tipo II) y es máxima entre las crías (tipo III). La sobrevivencia de la mayoría de los organismos puede compararse con estas curvas.

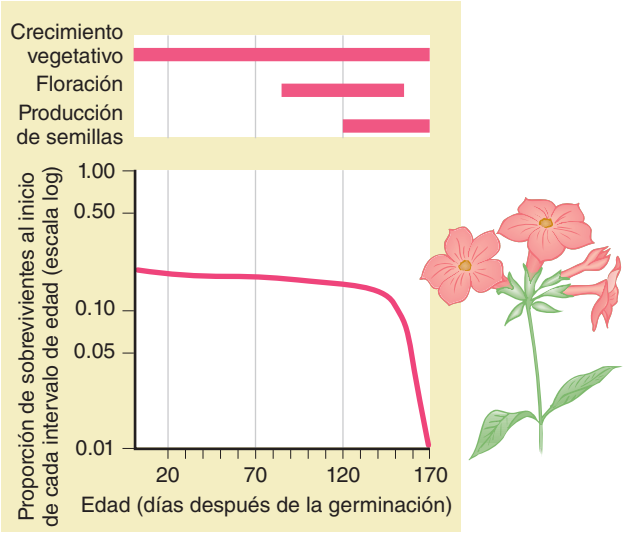


FIGURA 53-9 **Curva de sobrevivencia de una población de flox de Drummond**

El flox de Drummond tiene una curva de sobrevivencia tipo I después de la germinación de las semillas. Las barras arriba de la gráfica indican las varias etapas en la historia de vida del flox de Drummond. Los datos fueron reunidos en Nixon, Texas, en 1974 y 1975. La sobrevivencia sobre el eje *y* empieza en 0.296 en lugar de en 1.00 porque el estudio consideró la muerte durante el período latente de las semillas antes de la germinación (*no se muestra*). (Tomado de: Leverich, W. J. y D. A. Levin, "Age-Specific Survivorship and Reproduction in *Phlox drummondii*". *American Naturalist*, vol. 113, núm. 6, p. 1148, 1979. Derechos reservados © 1979 University of Chicago Press. Reproducido con autorización.

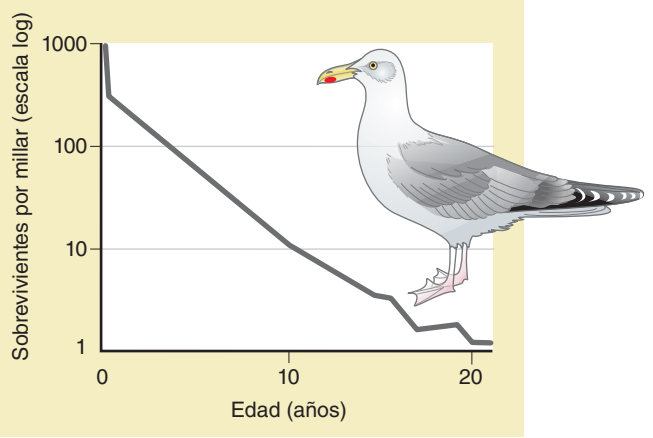


FIGURA 53-10 **Curva de sobrevivencia para una población de gaviotas**

Las gaviotas (*Larus argentatus*) tienen sobrevivencia tipo III cuando son crías y sobrevivencia tipo II cuando son adultas. Los datos fueron obtenidos de la isla Kent, Maine, durante un período de cinco años en la década de 1930; a las gaviotas crías se les colocó una cinta para identificarlas. El muy ligero aumento antes de los 20 años de edad se debe a error de muestreo. (Paynter, R. A., Jr. "A New Attempt to Construct Lifetables for Kent Island Herring Gulls". *Bulletin of the Museum of Comparative Zoology*, vol. 133, núm. 11, pp. 489-528, 1966).

aves en general. Observe que la mayoría de las muertes ocurre inmediatamente después de eclosionar, a pesar de la protección y cuidado proporcionado a los polluelos por el padre. Los polluelos de las gaviotas mueren por depredación o ataque de otras gaviotas, clima inclemente, enfermedades infecciosas o hambre luego de la muerte del padre. Una vez que los polluelos se vuelven independientes, su sobrevivencia aumenta de manera espectacular y la muerte ocurre aproximadamente a la misma tasa a lo largo del resto de sus vidas. Pocas o ninguna gaviota mueren por las enfermedades degenerativas de la "vejez" que ocasionan la muerte de la mayoría de los humanos.

Repaso

- ¿Cuáles son las ventajas de la semelparidad? ¿Y de la iteroparidad? ¿Hay desventajas?
- ¿Por qué el cuidado parental de las crías es una característica común de los estrategas *K*?
- ¿Todas las curvas de sobrevivencia se ajustan claramente a los modelos tipo I, II o III? Explique su respuesta.

53.5 METAPOBLACIONES

OBJETIVO DE APRENDIZAJE

8 Definir *metapoblación*, y distinguir entre hábitats fuente y hábitats sumidero.

El ambiente natural es un **paisaje** heterogéneo que consta de ecosistemas interactuantes que proporcionan una variedad de parches de hábitats. Los paisajes, que suelen tener muchos kilómetros cuadrados de área, abarcan áreas de terreno más grandes que los ecosistemas individuales. Por ejemplo, considere un bosque. El paisaje boscoso es un mosaico de diferentes elevaciones, temperaturas, niveles de precipitación, humedad del suelo, tipos de suelo y otras propiedades. Debido a que cada especie tiene sus propios requerimientos de hábitat, esta heterogeneidad en las propiedades físicas se ve reflejada en los diferentes organismos que ocupan los diversos parches en el paisaje (**FIGURA 53-11**). Algunas especies existen en rangos de territorio muy estrechos, mientras que otras tienen distribuciones de hábitat más amplias.

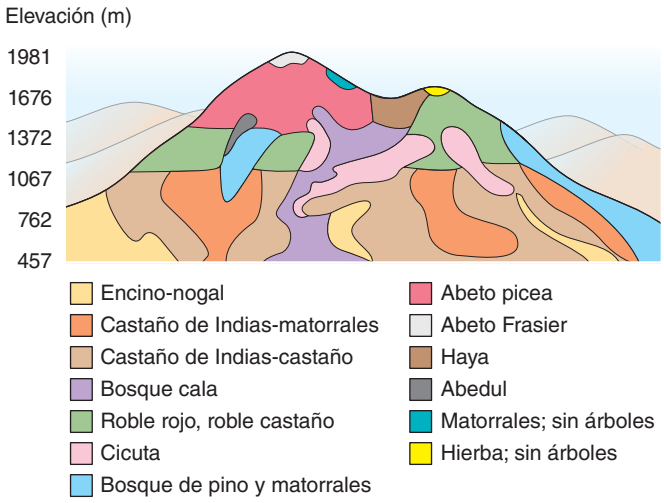
Los ecólogos poblacionales han descubierto que muchas especies no están distribuidas como una gran población a lo largo del paisaje. En lugar de ello, muchas especies existen como una serie de poblaciones locales distribuidas en distintos parches del hábitat. Cada población local tiene sus propias características demográficas, como tasas de nacimiento, mortalidad, emigración e inmigración. Una población que está dividida en varias poblaciones locales entre las cuales los individuos se dispersan ocasionalmente (emigran e inmigran) se conoce como **metapoblación**. Por ejemplo, observe las varias poblaciones locales de roble rojo en la ladera montañosa en la figura 53-11b.

La distribución espacial de una especie ocurre porque los diferentes hábitats varían en idoneidad, desde aceptable hasta preferida. Los sitios preferidos son hábitats más productivos que incrementan la probabilidad de sobrevivencia y éxito reproductivo para los individuos que viven ahí. Los buenos hábitats, denominados **hábitats fuente**, son áreas donde el éxito reproductivo es mayor que la mortalidad local. Las **poblaciones fuente** suelen tener densidades de población mayores que las poblaciones en sitios menos adecuados, y los individuos excedentes en el hábitat fuente se dispersan y encuentran otro hábitat donde establecerse y reproducirse.

Los individuos que viven en hábitats de menor calidad pueden sufrir muerte o, en caso de sobrevivir, poco éxito reproductivo. Los hábitats de menor calidad, denominados **hábitats sumidero** son áreas donde el éxito reproductivo local es menor que la mortalidad local. Sin

Adam Jones/Photo Researchers, Inc.

(a) Esta vista a principios de la primavera del valle Deep Creek en el Parque Nacional Great Smoky Mountains da una idea de la heterogeneidad del paisaje. Durante el verano, cuando toda la vegetación es verde oscuro, el paisaje parece homogéneo.



(b) Una evaluación de la distribución de la vegetación en una ladera común orientada al oeste en el Parque Nacional Great Smoky Mountains revela que el paisaje consta de parches. El castaño de Indias es un especie de castaño (*Quercus prinus*); el matorral es un área dentro del bosque de castaños donde los árboles están bastante dispersos y las laderas debajo están cubiertas por un crecimiento espeso de arbustos de laurel (*Kalmia*); el bosque cala es un sitio mixto de árboles caducifolios.

FIGURA 53-11 La naturaleza de mosaico de los paisajes
(Adaptado de Whittaker, R. H., "Vegetation of the Great Smoky Mountains". *Ecological Monographs*, vol. 26, 1956).

inmigración de otras áreas, una **población sumidero** declina hasta la extinción. Si una población local se extingue, los individuos de un hábitat fuente pueden recolonizar después el hábitat vacante. Entonces, los hábitats fuente y sumidero están vinculados mutuamente por la dispersión (**FIGURA 53-12**).

Las metapoblaciones se están volviendo más comunes a medida que los humanos modifican el paisaje al fragmentar hábitats para acomodar casas y fábricas, campos agrícolas y explotación forestal. Como resultado, el concepto de metapoblaciones, en particular a medida que se relacionan con especies en peligro y amenazadas, se ha convertido en un área de estudio importante en la biología de la conservación.

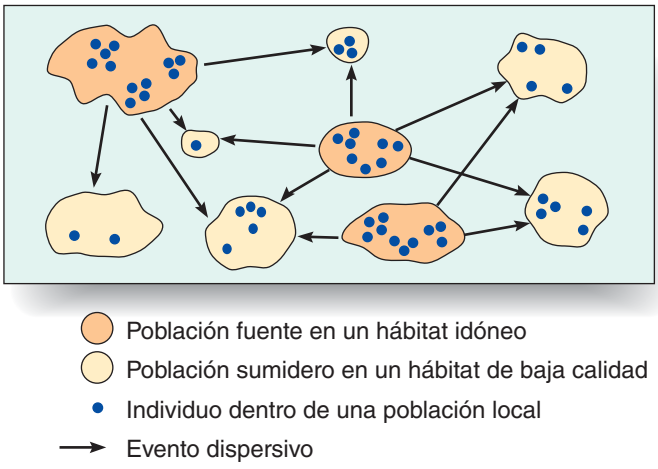


FIGURA 53-12 Poblaciones fuente y sumidero en una metapoblación hipotética
Las poblaciones locales en los parches de hábitat que se muestran aquí conforman colectivamente la metapoblación. Los hábitats fuente proveen individuos que emigran y colonizan los hábitats sumidero. Estudiada a lo largo del tiempo, se muestra que la metapoblación existe como un patrón cambiante de parches de hábitat ocupados y vacantes.

Repaso

- ¿Qué es una metapoblación?
- ¿Cómo se distingue entre un hábitat fuente y un hábitat sumidero?

53.6 POBLACIONES HUMANAS

OBJETIVOS DE APRENDIZAJE

9 Resumir la historia del crecimiento de la población humana.
10 Explicar cómo los países altamente desarrollados y los países en desarrollo difieren en características de población tales como tasa de mortalidad infantil, tasa total de fertilidad, fertilidad a nivel de reemplazo y estructura de edad.
11 Distinguir entre sobrepoblación humana y sobrepoblación de consumo.

Ahora que se han abordado algunos de los conceptos básicos de ecología de poblaciones, es posible aplicar estos conceptos a la población humana. Analice la **FIGURA 53-13**, que muestra el aumento mundial de la población humana desde el desarrollo de la agricultura hace aproximadamente 10,000 años. Ahora vuelva a revisar la figura 53-2 y compare las dos curvas. La curva característica en forma de J del crecimiento exponencial de la población mostrada en la figura 53-13 refleja la cantidad decreciente de tiempo que tomó cada vez añadir mil millones de personas a las cifras. Fueron necesarios miles de años para que la población humana

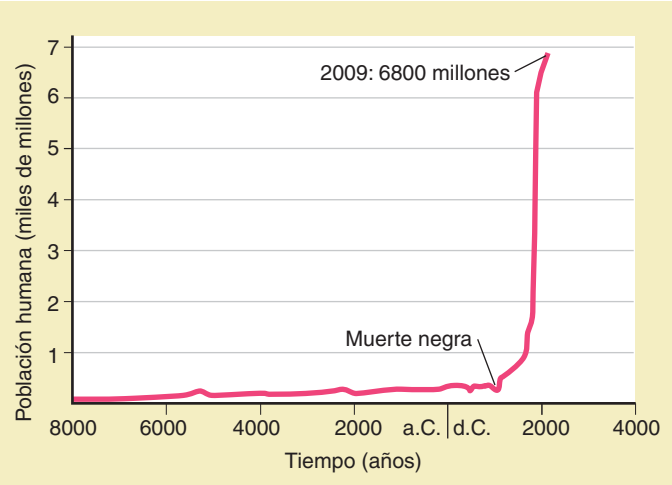


FIGURA 53-13 Crecimiento de la población humana

Durante los últimos 1000 años, la población humana ha crecido de manera casi exponencial. Los expertos en demografía pronostican que la población se nivelará durante el siglo XXI, formando la curva en forma de S observada en otras especies. (La muerte negra se refiere a una enfermedad devastadora, probablemente la peste bubónica, que diezmó a Europa y Asia en el siglo XIV).

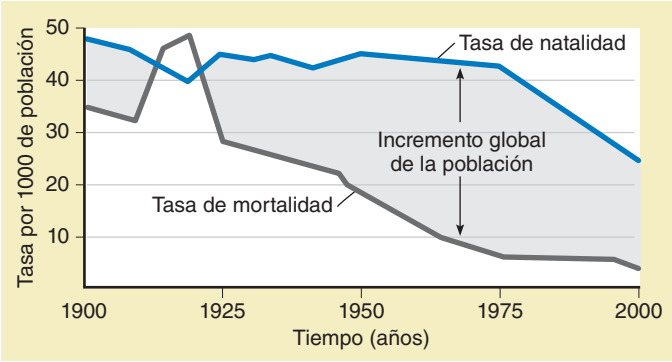


FIGURA 53-14 Tasas de natalidad y mortalidad en México, 1900 a 2000

Las tasas de natalidad y mortalidad declinaron durante el siglo XX, pero debido a que la tasa de mortalidad declinó mucho más rápido que la de natalidad, México ha experimentado una alta tasa de crecimiento. (La alta tasa de mortalidad antes de 1920 fue ocasionada por la Revolución Mexicana; Population Reference Bureau).

alcanzara mil millones, un hito que se llevó a cabo alrededor de 1800. Fueron necesarios 130 años para alcanzar dos mil millones (en 1930), 30 años para alcanzar tres mil millones (en 1960), 15 para llegar a cuatro mil millones (en 1975), 12 años para alcanzar cinco mil millones (en 1987) y 12 años para llegar a seis mil millones (en 1999). La Organización de Naciones Unidas informaron en 2011 que la población humana llegó a los siete mil millones.

Thomas Malthus (1766-1834), un clérigo y economista británico, fue uno de los primeros en reconocer que la población humana no podía continuar creciendo de manera indefinida (vea el capítulo 18). Señaló que el crecimiento de la población humana no siempre es deseable (una opinión contraria a lo que en esa época se creía, aunque en la actualidad todavía hay quienes siguen pensando igual) y que la población humana es capaz de crecer más rápido que el suministro de alimentos. Sostenía que las consecuencias inevitables del crecimiento de la población son hambruna, enfermedades y guerra.

La población mundial actualmente está creciendo en alrededor de 83 millones de personas cada año. Alcanzó 6800 millones a mediados de 2009. Este cambio no fue provocado por un incremento en la tasa de natalidad (b). De hecho, la tasa de natalidad mundial en realidad ha descendido durante los pasados 200 años. En lugar de ello, el incremento de la población se debe a una disminución espectacular en la tasa de mortalidad (d). Esta reducción en la mortalidad ha ocurrido principalmente a causa de más producción de alimentos, mejores cuidados médicos y mejores prácticas de saneamiento que han incrementado las esperanzas de vida de una gran mayoría de la población mundial. Por ejemplo, de 1920 a 2000, la tasa de mortalidad en México descendió de aproximadamente 40 por cada 1000 individuos a 4 por cada 1000, mientras la tasa de natalidad cayó de aproximadamente 40 por cada 1000 individuos a 24 por cada 1000 (**FIGURA 53-14**).

La población humana ha llegado a un momento de decisión. Aunque las cifras continúan creciendo, la tasa de crecimiento per cápita mundial (r) ha declinado a lo largo de varios años en el pasado, de un máximo de 2.2% al año a mediados de la década de 1960 hasta 1.2% al año en 2009. Los expertos en población en la Organización de Naciones Unidas y el Banco Mundial han proyectado que la tasa de crecimiento puede continuar disminuyendo lentamente hasta alcanzar una tasa de crecimiento poblacional cero. Así, el crecimiento exponencial de la población humana podría terminar y, en caso de hacerlo, la curva S podría sustituir a la curva J. Los demógrafos proyectan que un **crecimiento poblacional cero,** el punto en que la tasa de natalidad es igual a la tasa de mortalidad ($r = 0$) ocurrirá hacia fines del siglo XXI.

Las últimas proyecciones disponibles (2009) del Population Reference Bureau, con base en datos de la Organización de Naciones Unidas, pronostican que la población humana excederá los 9300 millones en el año 2050. Ésta es una proyección "media"; dichas proyecciones de población son ejercicios de "qué ocurriría si". Dadas ciertas hipótesis sobre futuras tendencias en la natalidad, mortalidad y dispersión, los expertos en población pueden calcular la población de un área para un número dado de años en el futuro. Las proyecciones de población indican los cambios que podrían ocurrir, aunque deben ser interpretadas con cuidado porque varían en función de las hipótesis que se hayan planteado. Pequeñas diferencias en la fertilidad, así como en las tasas de mortalidad, producen grandes diferencias en los pronósticos de población.

El principal factor desconocido en cualquier escenario de crecimiento de población es la capacidad de carga de la Tierra. Según Joel Cohen, profesor adjunto en la Universidad Rockefeller y en la Universidad de Columbia, la mayoría de las estimaciones publicadas de cuánta población puede soportar la Tierra varían de 4 mil millones a 16 mil millones. Estas estimaciones varían tanto a causa de las hipótesis que se hacen sobre estándar de vida, consumo de recursos, innovaciones tecnológicas y generación de desechos. Si se quiere que todas las personas tengan un elevado nivel de bienestar material equivalente a los estilos de vida comunes en países altamente desarrollados, entonces resulta evidente que la Tierra será capaz de mantener muchos menos humanos que si todos viven justo por arriba del nivel de subsistencia. Así, la capacidad de carga de la Tierra para la población humana no es decidida simplemente por restricciones ambientales naturales. Las elecciones y valores humanos deben ser tomados en cuenta en la evaluación.

Tampoco es claro qué le ocurrirá a la población humana si se aproxima a la capacidad de carga o cuando lo hará. Los optimistas sugieren que la población humana se estabilizará debido a un decremento en la tasa de natalidad. Algunos expertos asumen un punto de vista más pesimista y pronostican que la degradación ampliamente distribuida

del ambiente provocada por las cifras siempre en aumento hará que la Tierra sea inhabitable para los humanos y otras especies. Estos expertos sostienen que ocurrirá una ola masiva de sufrimiento y muerte humana. Algunos expertos creen que la población humana ya ha excedido la capacidad de carga del ambiente, una situación potencialmente peligrosa que amenaza la sobrevivencia a largo plazo de la especie humana.

No todos los países tienen la misma tasa de crecimiento

Aunque las cifras de la población mundial ilustran tendencias globales, no describe otros aspectos importantes de la historia de la población humana, como las diferencias en la población de un país a otro. La **demografía humana**, la ciencia que trata con estadísticas sobre la población humana como tamaño, densidad y distribución, proporciona información sobre las poblaciones de varios países. Como quizá sepa el lector, no todas las partes del mundo tienen las mismas tasas de aumento de población. Los países pueden clasificarse en dos grupos: los altamente desarrollados y los que están en vías de desarrollo, con base en sus tasas de crecimiento de la población, grado de industrialización y prosperidad relativa (**TABLA 53-3**).

Los **países altamente desarrollados**, como Estados Unidos, Canadá, Francia, Alemania, Suecia, Australia y Japón, tienen bajas tasas de crecimiento de población y están altamente industrializados con respecto al resto del mundo. Los países altamente desarrollados tienen las menores tasas de natalidad del mundo. En efecto, algunos países altamente desarrollados como Alemania tienen tasas de natalidad justo por debajo de las necesarias para sostener la población, por lo que declinan lentamente en número. Los países altamente desarrollados también tienen bajas **tasas de mortalidad infantil** (el número de muertes infantiles por cada 1000 nacidos vivos). Por ejemplo, la tasa de mortalidad infantil de Estados Unidos fue de 6.6 en 2009, en comparación con una tasa de mortalidad infantil mundial de 46.

Los países altamente desarrollados también tienen mayores esperanzas de vida (78 años al nacer en Estados Unidos, contra 69 años en todo el mundo) y mayor PIB en términos de paridad del poder adquisitivo per cápita ($46,970 en Estados Unidos contra $10,090 en el resto del mundo). El PIB en términos de paridad del poder adquisitivo per cápita es el Producto Interno Bruto en términos de paridad del poder adquisitivo dividido entre la población a la mitad del año. Indica la cantidad de bienes y servicios que un ciudadano promedio de esa región o país particular puede adquirir en Estados Unidos.

Los **países en desarrollo** caben en dos subcategorías: moderadamente desarrollados y menos desarrollados. México, Turquía, Tailandia y la mayoría de los países de Sudamérica son ejemplos de *países moderadamente desarrollados*. Sus tasas de natalidad y mortalidad infantil suelen ser mayores que las de los países altamente desarrollados, aunque dichas tasas están declinando. Los países moderadamente desarrollados tienen un nivel medio de industrialización y su PIB en términos de paridad del poder adquisitivo per cápita es inferior al de los países altamente desarrollados.

Bangladesh, Nigeria, Etiopía, Laos y Camboya son ejemplos de *países menos desarrollados*. Éstos tiene las tasas de natalidad más altas, las tasas de mortalidad infantil más elevadas, las esperanzas de vida más bajas y el menor PIB medio en términos de paridad del poder adquisitivo per cápita del mundo.

Una forma de representar el crecimiento de población de un país es determinar su **tiempo de duplicación**, la cantidad de tiempo necesaria para duplicar el tamaño de su población, en el supuesto de que su tasa de crecimiento actual no cambiara. Una fórmula simplificada para el tiempo de duplicación (t_d) es $t_d = 70 \div r$. (La verdadera fórmula implica cálculo diferencial y rebasa el alcance de este texto. La fórmula simplificada tiene en realidad muchas aplicaciones prácticas; por ejemplo, puede usarse para estimar en cuánto tiempo se duplicará una cantidad de dinero en una cuenta de ahorro a una tasa de interés compuesto específica).

Al considerar el tiempo de duplicación de un país es posible identificarlo como un país con un desarrollo alto, moderado o menor; mientras más corto es el tiempo de duplicación, menos desarrollado es el país en cuestión. A las tasas de crecimiento de 2009, el tiempo de duplicación aproximado es 26 años para Etiopía, 33 años para Laos, 58 años para Turquía, 117 años para Tailandia, 117 años para Estados Unidos y 175 años para Francia.

También resulta instructivo analizar la **fertilidad a nivel de reemplazo**, el número de niños que debe producir una pareja para "reemplazarse" a sí mismos. La fertilidad a nivel de reemplazo suele darse como 2.1 niños en países altamente desarrollados y 2.7 niños en países en desarrollo. El número siempre es mayor que 2 porque algunos niños mueren antes de llegar a una edad reproductiva. Las tasas de mortalidad infantil más altas son la razón más importante por la cual los niveles de reemplazo en los países en desarrollo sean mayores que en los países altamente desarrollados. La **tasa de fertilidad global**, el número promedio de niños nacidos de una mujer durante su vida útil, es 2.6 en todo el mundo, lo cual está bastante por arriba de los niveles de reemplazo. Sin embargo, ha descendido por debajo de dichos niveles, hasta 1.7, en los países altamente desarrollados. La tasa de fertilidad global en Estados Unidos es mayor que en otros países industrializados: 2.1.

TABLA 53-3 Comparación de datos de población de 2009 en países desarrollados y en desarrollo seleccionados

	Desarrollado	En desarrollo	
	(Altamente desarrollado) Estados Unidos	(Moderadamente desarrollado) Brasil	(Menos desarrollado) Etiopía
Tasa de fertilidad	2.1	2.0	5.3
Tiempo de duplicación	117 años	70 años	26 años
Tasa de mortalidad infantil	6.6 por cada 1000	24 por cada 1000	77 por cada 1000
Esperanza de vida al nacer	78 años	73 años	53 años
PIB en términos de paridad del poder adquisitivo per cápita (en dólares de E. U.)	$46,970	$10,070	$870
Mujeres casadas entre 15 y 49 años que usan métodos anticonceptivos modernos	68%	70%	14%

Fuente: Population Reference Bureau.

TABLA 53-4 Cambios en la fertilidad en países en desarrollo seleccionados

	Tasa de fertilidad global	
País	1960-1965	2009
Bangladesh	6.7	2.5
Brasil	6.2	2.0
China	5.9	1.6
Egipto	7.1	3.0
Guatemala	6.9	4.4
India	5.8	2.7
Kenia	8.1	4.9
México	6.8	2.3
Nepal	5.9	3.1
Nigeria	6.9	5.7
Tailandia	6.4	1.8

Fuente: Population Reference Bureau.

La población en muchos países en desarrollo está empezando a tender a la estabilización. La tasa de fertilidad debe disminuir para que la población se estabilice (**TABLA 53-4**; observe la disminución general en la tasa de fertilidad global desde la década de 1960 hasta 2009 en los países en desarrollo seleccionados). La tasa de fertilidad global en los países en desarrollo ha disminuido desde un promedio de 6.1 niños por mujer en 1970 hasta 3.1 en 2009 (con excepción de China) o 2.7 si se incluye a China. La fertilidad es muy variable en los países en desarrollo y aunque en muchos de éstos las tasas de fertilidad han disminuido, es necesario recordar que la mayoría todavía siguen excediendo la fertilidad a nivel de reemplazo. En consecuencia, las poblaciones en estos países siguen creciendo. Además, aun cuando las tasas de fertilidad sean iguales a la fertilidad a nivel de reemplazo, la población seguirá creciendo durante algún tiempo. Para comprender este hecho es necesario analizar la estructura de edad de varios países.

La estructura de edad de un país ayuda a pronosticar el crecimiento futuro de la población

Para pronosticar el crecimiento futuro de una población es importante conocer la **estructura de edad**, que es el número y la proporción de personas en cada edad en la población. Las cifras de hombres y mujeres en cada edad, desde el nacimiento hasta el fallecimiento, se representan en un **diagrama de estructura de edad**.

La forma global de un diagrama de estructura de edad indica si la población está creciendo, es estacionaria o se está reduciendo (**FIGURA 53-15**). El diagrama de estructura de edad para los países menos desarrollados tiene forma piramidal. Debido a que el porcentaje mayoritario de la población está en el grupo de edad previa a la reproductiva (es decir, de 0 a 14 años de edad), la probabilidad de un incremento futuro en la población es grande. Existe un gran **impulso al crecimiento de la población** porque cuando todos estos niños maduren se volverán padres de la siguiente generación y este grupo de padres será más grande que el grupo previo. Entonces, incluso si las tasas de fertilidad en estos países disminuyen a niveles de reemplazo (es decir, que las parejas tengan familias más pequeñas que las de sus padres), la población seguirá creciendo durante algún tiempo. El impulso al crecimiento de la población puede tener un valor positivo (es decir, la población seguirá creciendo) o uno negativo (es decir, la población disminuirá). Sin embargo, suele analizarse en un contexto positivo a fin de explicar cómo el crecimiento futuro de la población se ve afectado por su distribución de edad actual.

En contraste, las bases más estrechas de los diagramas de estructura de edad de los países altamente desarrollados con poblaciones con crecimiento lento, estable o que disminuyen indican que una proporción más pequeña de la población serán padres de la siguiente generación. El diagrama de estructura de edad de una población estable, una que no crece ni disminuye, demuestra que el número de personas en edad previa a la reproductiva y reproductiva son aproximadamente las mismas. Asimismo, un porcentaje mayor de la población es más vieja (es decir, posreproductiva) que en una población de rápido crecimiento. Muchos países europeos tienen poblaciones estables. En una población cuyo tamaño se reduce, el grupo prerreproductivo es menor que el grupo reproductivo o que el grupo posreproductivo. Alemania, Rusia y Bulgaria son ejemplos de países con poblaciones que disminuyen lentamente.

En todo el mundo, 27% de la población humana tiene menos de 15 años de edad. Cuando estas personas llegan a su edad reproductiva, tienen el potencial de ocasionar un gran incremento en la tasa de crecimiento. Incluso si la tasa de natalidad no aumenta, la tasa de crecimiento se incrementa simplemente porque más personas están reproduciéndose.

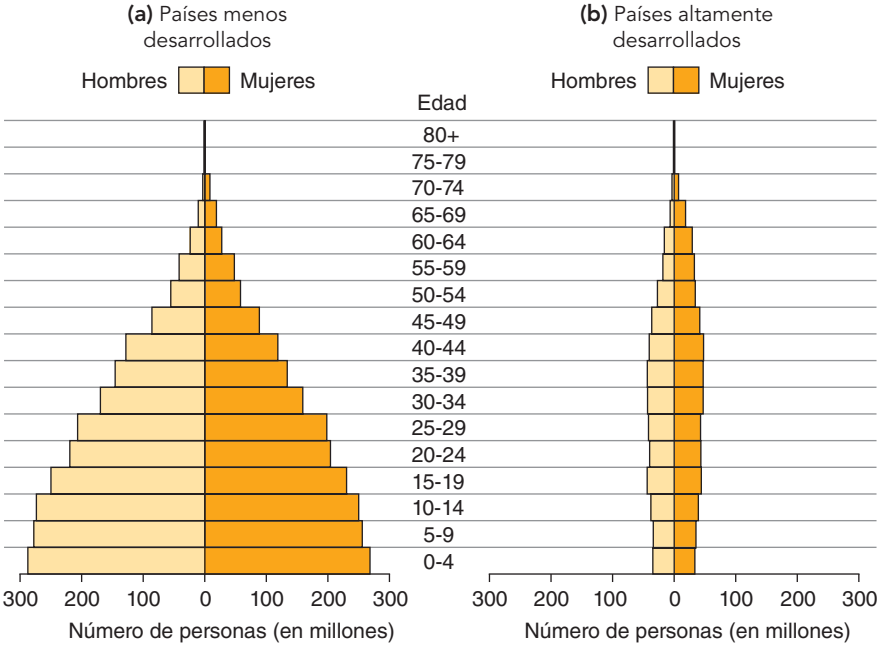


FIGURA 53-15 *Animada* Diagramas de estructura de edad

Estos diagramas de estructura de edad para **(a)** países menos desarrollados y **(b)** países altamente desarrollados indican que las regiones menos desarrolladas tiene un mayor porcentaje de jóvenes que la mayoría de los países altamente desarrollados. Como resultado, se proyecta que los países menos desarrollados tengan un mayor crecimiento de población que los países altamente desarrollados. (Adaptado de la Population Reference Bureau usando datos de Naciones Unidas, World Population Prospects: The 2002 Revision, 2003).

La mayor parte del crecimiento de la población mundial desde 1950 ha ocurrido en países en desarrollo como resultado de la estructura de edad más joven y las tasas más altas de fertilidad a nivel de reemplazo de sus poblaciones. En 1950, 66.8% de la población mundial se encontraba en países en desarrollo en África, Asia (menos Japón) y América Latina. Entre 1950 y 2009, la población mundial creció a más del doble, pero la mayoría de este crecimiento ocurrió en países en desarrollo. Como reflejo de esto, en 2009 la población en los países en desarrollo creció hasta casi 82% de la población mundial. La mayor parte del incremento en la población que ocurrirá durante el siglo XXI también tendrá lugar en los países en desarrollo, en gran medida como resultado de sus estructuras de edad más jóvenes. Estos países, la mayoría de los cuales son pobres, son menos capaces de soportar este crecimiento.

La degradación ambiental está relacionada con el crecimiento de la población y el consumo de recursos

Las relaciones entre crecimiento de la población, uso de recursos naturales y degradación ambiental son complicadas, aunque es posible hacer dos generalizaciones útiles. Primero, aunque la cantidad de recursos necesaria para la sobrevivencia de un individuo pueda ser poca, una población que crece rápidamente (como en los países en desarrollo) tiende a sobrepasar y agotar los suelos, bosques y otros recursos naturales de un país (**FIGURA 53-16a**). Segundo, en naciones altamente desarrolladas, las demandas por recursos naturales son grandes, mucho más altas que los requerimientos para sobrevivir. Con el fin de satisfacer sus deseos más que sus necesidades básicas, las personas en las naciones ricas agotan recursos y degradan el ambiente global a causa de un consumo excesivo y estilos de vida de "usar y tirar" (**FIGURA 53-16b**).

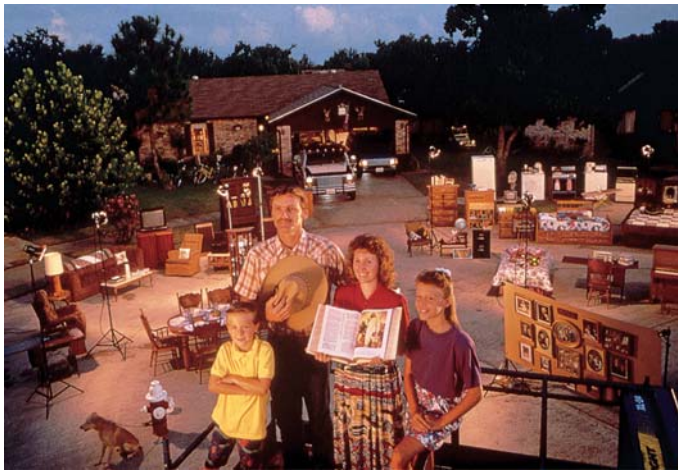
El rápido crecimiento de la población puede provocar la sobreexplotación de los recursos naturales. Por ejemplo, grandes grupos de personas pobres deben cultivar en terrenos inadecuados para hacerlo, como laderas de montañas o algunos bosques tropicales. Aunque esta práctica puede representar una solución a corto plazo para la necesidad de alimentos, no funciona a largo plazo, porque cuando estas tierras están limpias para la agricultura, su productividad declina rápidamente y ocurren graves deterioros ambientales.

Los efectos del crecimiento de la población sobre los recursos naturales son particularmente críticos en los países en desarrollo, pues su crecimiento económico suele ir atado a la explotación de recursos naturales, a menudo para exportar a países altamente desarrollados. Los países en desarrollo afrontan la dificultad de elegir entre explotar recursos naturales para satisfacer sus crecientes poblaciones a corto plazo (para pagar los alimentos o saldar deudas) o conservar dichos recursos para futuras generaciones. Resulta ilustrativo observar que el crecimiento y desarrollo económicos de Estados Unidos y otras naciones altamente desarrolladas se logró a cambio de la explotación y, en algunos casos, la destrucción de sus recursos naturales.

Aunque el tema de los recursos está claramente relacionado con el tamaño de la población (más personas usan más recursos), un factor igualmente importante, si no es que más, es el consumo de los recursos de una población. Las personas en los países altamente desarrollados son consumidores extravagantes, su uso de los recursos está totalmente desproporcionado de su cantidad. Un solo niño nacido en un país altamente desarrollado como Estados Unidos provoca mayor impacto en el ambiente y el agotamiento de recursos que una docena o más de niños nacidos en un país en desarrollo. Se requieren muchos recursos naturales para proporcionar los automóviles, acondicionadores de aire, pañales desechables, computadoras, vestimenta, calzado deportivo, mobiliario, yates de placer y otras "comodidades" de la vida en naciones altamente desarrolladas. Así, el grande y desproporcionado consumo de recursos por parte de Estados Unidos y otros países altamente desarrollados afecta los recursos naturales y el ambiente tanto o más que la explosión demográfica en el mundo en desarrollo.

Peter Ginter/Material World

(a) El número de personas que se incrementa rápidamente en los países en desarrollo supera sus recursos naturales, aun cuando los requerimientos individuales puedan ser escasos. En la imagen se muestra una familia común de la India, en la villa de Ahraura, con todas sus pertenencias.



Peter Ginter/Material World

(b) Las personas en países altamente desarrollados consumen una porción desproporcionada de recursos naturales. En la imagen se muestra una familia estadounidense común de Pearland, Texas, con todas sus pertenencias.

FIGURA 53-16 Personas y recursos naturales

Un país está sobrepoblado si el nivel de demanda de su base de recursos resulta en un daño al ambiente. Si se compara el impacto humano sobre el ambiente en los países en desarrollo y altamente desarrollados, se observa que un país puede estar sobrepoblado en dos formas. La **sobrepoblación humana** ocurre cuando el ambiente empeora a causa de demasiadas personas, incluso si éstas consumen pocos recursos cada una. La sobrepoblación humana es el problema actual en muchas naciones en desarrollo.

Por el contrario, la **sobrepoblación de consumo** ocurre cuando cada individuo en una población consume una porción demasiado elevada de recursos. El efecto de la sobrepoblación de consumo sobre el ambiente es el igual que la sobrepoblación humana: contaminación y

degradación del ambiente. Los países altamente desarrollados más ricos, incluido Estados Unidos, sufren sobrepoblación de consumo. Los países altamente desarrollados representan alrededor de 18% de la población mundial, pero consumen significativamente más de la mitad de los recursos. Según el Worldwatch Institute, una institución privada de investigación en Washington, D. C., los países altamente desarrollados se llevan la mayor parte de todos los recursos consumidos como sigue: 86% del aluminio usado, 76% de la madera cosechada, 68% de la energía producida 61% de la carne consumida y 42% del agua potable consumida. Estas naciones también generan 75% de la contaminación y los desechos mundiales.

Repaso

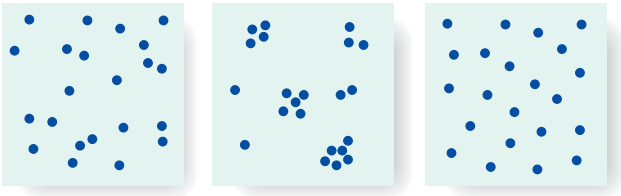
- ¿Qué es la fertilidad a nivel de reemplazo? ¿Por qué es mayor en países en desarrollo que en países altamente desarrollados?
- ¿Cómo es posible que un solo niño nacido en Estados Unidos tenga un efecto más grande sobre el ambiente y los recursos naturales que una docena de niños nacidos en Kenia?

RESUMEN: ENFOQUE EN LOS OBJETIVOS DE APRENDIZAJE

53.1 *(página 1154)*

1 Definir *densidad* y *dispersión de la población*, y describir los tipos principales de dispersión de la población.

- La **densidad de población** es el número de individuos de una especie por unidad de área o volumen en un momento dado.



Dispersión aleatoria | Dispersión agrupada | Dispersión uniforme

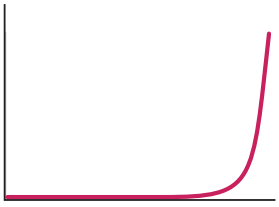
- La **dispersión** de población (espaciamiento) puede ser **dispersión aleatoria** (espaciamiento impredecible), **dispersión agrupada** (acumulada en partes específicas del hábitat) o **dispersión uniforme** (espaciada uniformemente).

53.2 *(página 1156)*

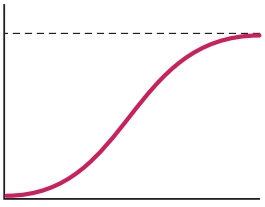
2 Explicar los cuatro factores (natalidad, mortalidad, inmigración y emigración) que producen cambios en el tamaño de la población y resolver problemas simples que implican estos cambios.

- El tamaño de una población se ve afectado por la tasa de natalidad promedio per cápita (b), la tasa de mortalidad promedio per cápita (d) y dos medidas de la dispersión: la tasa de **inmigración** promedio per cápita (i) y la tasa de **emigración** promedio per cápita (e).
- La **tasa de crecimiento (r)** es la razón de cambio (aumento o disminución) de una población sobre una base per cápita. En una escala mundial (cuando la dispersión no es un factor), $r = b - d$. Las poblaciones aumentan de tamaño en tanto la tasa de natalidad promedio per cápita **(natalidad)** sea mayor que la tasa de mortalidad promedio per cápita **(mortalidad)**.
- Para una población local (donde la dispersión es un factor), $r = (b - d) + (i - e)$.

3 Definir *tasa intrínseca de crecimiento* y *capacidad de carga*, y explicar las diferencias entre curvas de crecimiento en forma de J y en forma de S.



Crecimiento exponencial de la población



Crecimiento logístico de la población

- La **tasa intrínseca de crecimiento ($r_{máx}$)** es la tasa máxima a la que una especie o población puede crecer en cantidad en condiciones ideales.
- Aunque ciertas poblaciones exhiben un patrón acelerado de crecimiento conocido como **crecimiento exponencial de la población** durante períodos limitados (la curva en forma de J), la tasa de crecimiento termina por caer a casi cero o se vuelve negativa.
- El tamaño de la población es modificado por límites establecidos por el ambiente. La **capacidad de carga (K)** del ambiente es la mayor población que puede ser mantenida durante un tiempo indefinido por un ambiente particular. Cuando se grafica el **crecimiento logístico de la población**, muestra una curva característica en forma de S. Rara vez las poblaciones naturales siguen la curva de crecimiento logístico con mucha aproximación.

CENGAGENOW™ **Aprenda más sobre las curvas de crecimiento de la población al hacer clic en las figuras en CengageNOW.**

53.3 *(página 1158)*

4 Contrastar la influencia de los factores dependientes e independientes de la densidad sobre el tamaño de la población, y proporcionar ejemplos de cada uno.

- Los **factores dependientes de la densidad** regulan el crecimiento de la población al afectar a una gran proporción de la población a medida que la densidad de población crece. La depredación, las enfermedades y la competencia son ejemplos de estos factores.
- Los **factores independientes de la densidad** limitan el crecimiento de la población pero no son influidos por cambios en la densidad de población. Los huracanes y las tormentas de nieve son ejemplos de estos factores.

53.4 *(página 1161)*

5 Contrastar la reproducción semélpara e iteópara.

- Las especies **semélparas** gastan su energía en un solo e inmenso esfuerzo reproductivo. Las especies **iteóparas** exhiben ciclos reproductivos repetidos a lo largo de sus vidas.

6 Distinguir entre especies que exhiben una estrategia r, las que muestran una estrategia K y las que no se ubican fácilmente en ninguna de estas categorías.

- Aunque existen muchas combinaciones diferentes de características de historia de la vida, algunos ecólogos reconocen dos extremos: estrategia r y estrategia K.
- Una estrategia r enfatiza una alta tasa de crecimiento. Los organismos caracterizados como **estrategas r** a menudo tienen pequeños tamaños corporales, altas tasas de reproducción y **vidas útiles** cortas, y suelen habitar en ambientes variables.
- Una estrategia K mantiene una población cerca de la capacidad de carga del ambiente. Los organismos caracterizados como **estrategas K** a menudo tienen un gran tamaño corporal, bajas tasas de reproducción y vidas útiles largas, y suelen habitar en ambientes estables.
- Las dos estrategias simplifican exageradamente la mayoría de las historias de vida. Muchas especies combinan rasgos seleccionados r y K, así como rasgos que no pueden ser clasificados como ninguno de los dos.

7 Describir las curvas de sobrevivencia tipo I, tipo II y tipo III, y explicar cómo las tablas de vida y las curvas de sobrevivencia indican la mortalidad y la sobrevivencia.

- Una **tabla de vida** muestra los datos de mortalidad y sobrevivencia de una población o **cohorte,** un grupo de individuos de la misma edad, en momentos diferentes de su vida útil.

- La **sobrevivencia** es la probabilidad de que un individuo dado en una población o cohorte sobreviva una edad particular. Hay tres curvas de sobrevivencia: *sobrevivencia tipo I*, en la que la mortalidad es mayor con la edad; *sobrevivencia tipo II*, en la que la mortalidad está distribuida de manera uniforme a lo largo de todos los grupos de edad, y *sobrevivencia tipo III*, en la que la mortalidad es mayor entre los jóvenes.

CENGAGENOW™ **Explore las curvas de sobrevivencia al hacer clic en la figura en CengageNOW.**

53.5 *(página 1164)*

8 Definir *metapoblación*, y distinguir entre hábitats fuente y hábitats sumidero.

- Muchas especies existen como **metapoblación**, un conjunto de poblaciones locales entre las cuales están distribuidos los individuos en distintos parches de hábitat a lo largo de un **paisaje**, que es una gran área de terreno (desde varios hasta muchos kilómetros cuadrados) compuestos de ecosistemas que interactúan.
- Dentro de una metapoblación los individuos se dispersan ocasionalmente de un hábitat local a otro, por emigración e inmigración. Los **hábitats fuente** son sitios preferidos donde el éxito reproductivo local es mayor que la mortalidad local. El exceso de individuos se dispersa desde los hábitats fuente. Los **hábitats sumidero** son de menor calidad, en ellos los individuos pueden sufrir muerte o, en caso de sobrevivir, un deficiente éxito reproductivo. Si ocurre la extinción de una **población sumidero**, los individuos de una **población fuente** pueden recolonizar el hábitat vacante en un momento posterior.

53.6 *(página 1165)*

9 Resumir la historia del crecimiento de la población humana.

- La población mundial se incrementa en aproximadamente 83 millones de personas cada año y a mediados de 2011 alcanzó los 7000 millones.
- Aunque la población continúa creciendo, la tasa de crecimiento per cápita (r) ha descendido durante varios años en el pasado, desde un pico en 1965 de alrededor de 2% al año hasta una tasa de crecimiento en 2009 de 1.2%.
- Los científicos que estudian la **demografía humana** (estadísticas de la población humana) proyectan que la población humana se volverá estacionaria ($r = 0$ o **tasa de crecimiento cero**) a fines del siglo XXI.

CENGAGENOW™ **Explore la población humana y el futuro al hacer clic en la figura en CengageNOW.**

10 Explicar cómo los países altamente desarrollados y los países en desarrollo difieren en características de población tales como tasa de mortalidad infantil, tasa total de fertilidad, fertilidad a nivel de reemplazo y estructura de edad.

- Los **países altamente desarrollados** tienen las tasas de natalidad más bajas, las tasas de mortalidad infantil más bajas, las tasas de fertilidad total más bajas, las esperanzas de vida más largas y mayor PIB en términos de paridad del poder adquisitivo per cápita (una medida de la cantidad de bienes y servicios que el ciudadano común puede adquirir en Estados Unidos). Los **países en desarrollo** tienen las tasas de nacimientos más altas, las tasas de mortalidad infantil más altas, las tasas de fertilidad total más altas, las esperanzas de vida más cortas y el menor PIB en términos de paridad del poder adquisitivo per cápita.
- La **estructura de edad** de una población influye bastante en la dinámica de la población. Es posible que un país tenga una **fertilidad a nivel de reemplazo** y siga experimentando crecimiento si el porcentaje mayoritario de la población está en los años previos a los reproductivos. Una estructura de edad joven ocasiona un **impulso al crecimiento de la población** a medida que las personas en el grupo de edad previa a la reproductiva maduran y se convierten en padres.

11 Distinguir entre sobrepoblación humana y sobrepoblación de consumo.

- Los países en desarrollo tienden a tener **sobrepoblación humana**, en la cual el crecimiento de la población degrada el ambiente aun cuando cada individuo use menos recursos.
- Los países altamente desarrollados tienden a tener **sobrepoblación de consumo,** en la que cada individuo en una población de lento crecimiento o estacionaria consume una gran parte de los recursos, lo que resulta en degradación ambiental.

EVALÚE SU COMPRENSIÓN

1. La _____ de población es el número de individuos de una especie por unidad de área o volumen de hábitat en un momento dado. (a) dispersión (b) densidad (c) sobrevivencia (d) estructura de edad (e) demografía

2. ¿Cuál de los siguientes patrones de automóviles estacionados en una calle es un ejemplo de dispersión uniforme? (a) cinco automóviles estacionados cerca de otro en medio, dejando dos espacios vacíos en un extremo y tres espacios vacíos en el otro extremo (b) cinco automóviles estacionados con este patrón: automóvil, espacio vacío, automóvil, espacio vacío y así sucesivamente (c) cinco automóviles estacionados sin ningún patrón discernible, algunas veces con espacios vacíos a cada lado y algunas veces estacionados cerca de otro automóvil

3. La tasa de crecimiento per cápita de una población donde la dispersión no es un factor se expresa como (a) $i + e$ (b) $b - d$ (c) dN/dt (d) $rN(K - N)$ (e) $(K - N) \div K$.

4. La tasa máxima a la que una población podría crecer en condiciones ideales se conoce como su (a) tasa de fertilidad total (b) sobrevivencia (c) tasa intrínseca de crecimiento (d) tiempo de duplicación (e) estructura de edad

5. Cuando r es un número positivo, el tamaño de la población es (a) estable (b) creciente (c) decreciente (d) creciente o decreciente, dependiendo de la competencia de interferencia (e) creciente o estable, dependiendo de si la especie es semélpara

6. En una gráfica de tamaño de población en función del tiempo, una curva con forma de J es característica de (a) un crecimiento exponencial de la población (b) un crecimiento logístico de la población (c) un crecimiento poblacional cero (d) una fertilidad a nivel de reemplazo (e) un impulso al crecimiento de la población

7. La mayor población que un ambiente particular puede mantener durante un período indefinido se conoce como (a) población semélpara (b) población que experimenta un crecimiento exponencial (c) metapoblación (d) capacidad de carga de una población (e) población fuente

8. El bambú gigante vive muchos años sin reproducirse, luego da lugar a un largo pedúnculo florecido y muere poco después. Por tanto, el bambú gigante es un ejemplo de (a) iteroparidad (b) una población fuente (c) una metapoblación (d) un estratega r (e) semelparidad

9. Depredación, enfermedad y competencia son ejemplos de factores _____. (a) dependientes de la densidad (b) independientes de la densidad (c) sobrevivencia (d) dispersión (e) semélparos

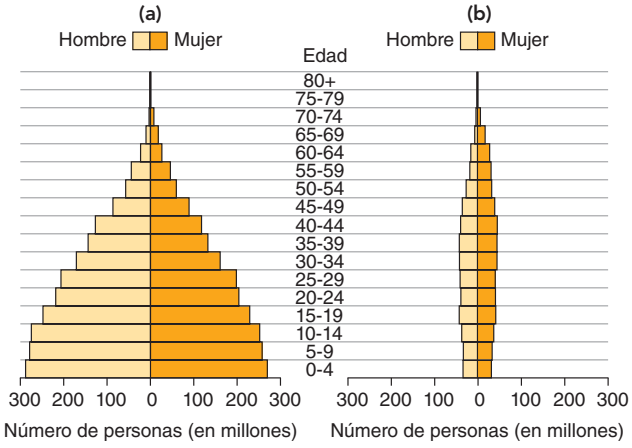
10. La competencia _____ ocurre dentro de una población y la competencia _____ ocurre entre poblaciones de especies diferentes. (a) Interespecífica; intraespecífica (b) Intraespecífica; interespecífica (c) Sobrevivencia tipo I; sobrevivencia tipo II (d) Interferencia; explotación (e) Explotación; interferencia

11. Un país altamente desarrollado tiene (a) un tiempo de duplicación largo (b) una tasa de mortalidad infantil baja (c) un alto PIB en términos de paridad del poder adquisitivo (d) a y b (e) a, b y c

12. El crecimiento continuo de una población con una estructura de edad joven, incluso después de que su tasa de fertilidad ha disminuido, se conoce como (a) duplicación de población (b) iteroparidad (c) impulso al crecimiento de la población (d) selección *r* (e) dependencia de la densidad

PENSAMIENTO CRÍTICO

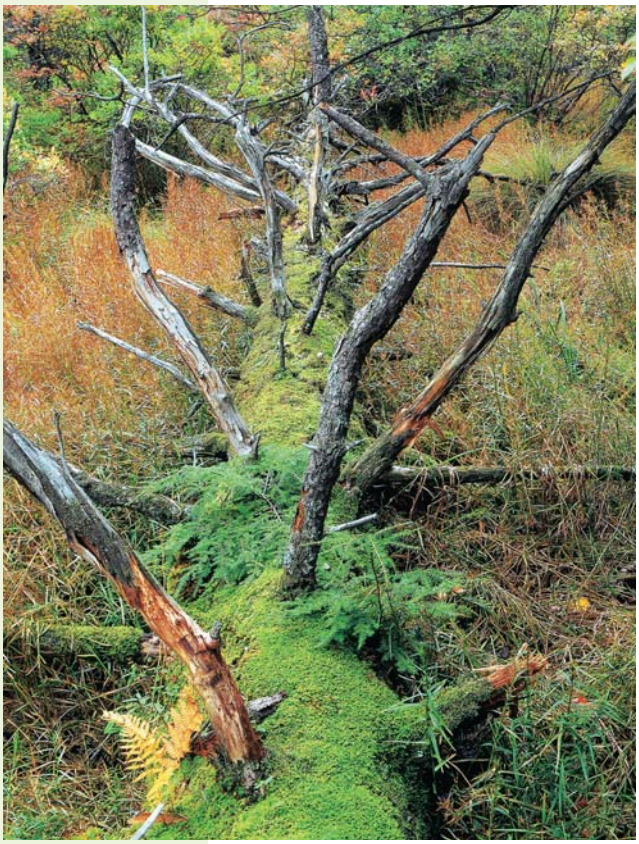
1. ¿Pueden los cerdos en un abrevadero ser un ejemplo de competencia de explotación? ¿Y de competencia de interferencia? ¿Por qué?
2. Explique por qué el tamaño de la población de una especie que compite por interferencia a menudo está cerca de la capacidad de carga, mientras que el tamaño de la población de una especie que compite por explotación a menudo es mayor o inferior a la capacidad de carga.
3. Un elefante hembra produce una sola cría cada dos o cuatro años. Con base en esta información, ¿qué curva de sobrevivencia considera el lector que es representativa de los elefantes? Explique su respuesta.
4. **VÍNCULO CON LA EVOLUCIÓN.** Al desarrollar su teoría de la selección natural, Charles Darwin consideró cuatro observaciones principales: variación heredable entre los individuos de una población, sobreproducción de descendencia, límites al crecimiento de la población y éxito reproductivo diferencial. Compare cómo estas observaciones pueden aplicarse a poblaciones que tienden a ajustarse a los conceptos de selección *r* y selección *K*.
5. **ANÁLISIS DE DATOS.** En Bolivia, 39% de la población es menor de 15 años de edad y 4% es mayor de 65 años de edad. En Australia, 16% de la población es menor de 15 años de edad y 16% es mayor de 65 años de edad. ¿Qué país tendrá la mayor tasa de crecimiento durante las dos décadas siguientes?
6. **ANÁLISIS DE DATOS.** En 2009 la población en los Países Bajos era 16.5 millones y su territorio mide 15,768 millas cuadradas. La población en Estados Unidos ese mismo año era de 306.8 millones y su área territorial es 3,717,796 millas cuadradas. ¿Cuál país tiene mayor densidad de población?
7. **ANÁLISIS DE DATOS.** La población de la India en 2009 era de 1171 millones y su tasa de crecimiento era 1.6% anual. Calcule la población de la India en 2010.
8. **ANÁLISIS DE DATOS.** La población mundial en 2009 era de 6800 millones y su tasa de crecimiento anual era 1.2%. Si la tasa de natalidad era 20 por cada 1000 personas en 2009, ¿cuál era la tasa de mortalidad, expresada como una cifra por cada 1000 personas?
9. **ANÁLISIS DE DATOS.** Considere los siguientes diagramas de estructura de edad para los países (a) y (b) siguientes. ¿Cuál diagrama es consistente con un impulso negativo de crecimiento de la población? ¿Por qué?



10. **CIENCIA, TECNOLOGÍA Y SOCIEDAD.** ¿De qué maneras ha contribuido la tecnología a la sobrepoblación de consumo? ¿Puede el lector proponer algunas aplicaciones de la tecnología que puedan ayudar a aliviar estos efectos?

CENGAGENOW™ **Preguntas adicionales están disponibles en CengageNOW en www.cengage.com/login.**

54 Ecología de comunidades



Michael P. Gadomski/Photo Researchers, Inc.

Comunidad en un tronco en descomposición. Los árboles caídos, conocidos como "troncos nodriza", protegen plantas y otros organismos para enriquecer el suelo a medida que se desintegran. Fotografiado en Pennsylvania.

CONCEPTOS CLAVE

54.1 Una comunidad consta de poblaciones que viven en el mismo sitio al mismo tiempo. Los ecólogos de comunidades se centran en cuestiones concernientes al número de especies, la abundancia relativa de cada una, la interacción entre ellas y la resistencia de la comunidad a las perturbaciones ambientales.

54.2 Las especies dominantes y las especies clave tienen amplios efectos comunitarios sobre el flujo de energía y la estructura de la comunidad: las especies dominantes debido a su gran biomasa o abundancia y las especies clave a pesar de su biomasa o abundancia relativamente pequeña.

54.3 Los factores que influyen en la diversidad de la comunidad incluyen el número, la variedad y la abundancia de las especies. Experimentos de campo con plantas, que se iniciaron en la década de 1990 sugieren que las comunidades más diversas tienen mayor estabilidad o resistencia al cambio.

54.4 La mayoría de los ecólogos considera que las comunidades son asociaciones laxas de organismos que tienen requerimientos ambientales semejantes y por tanto viven juntos en el mismo ambiente. Luego de una perturbación, las comunidades experimentan una sucesión de comunidades pioneras a comunidades maduras.

En el capítulo 53 se analizó la dinámica de poblaciones. En el mundo natural, la mayoría de las poblaciones forman parte de una **comunidad**, que consta de una asociación de poblaciones de especies diferentes que viven e interactúan en el mismo sitio al mismo tiempo. La definición de *comunidad* es deliberadamente amplia porque se refiere a categorías ecológicas que varían bastante en tamaño, carecen de fronteras precisas y rara vez están aisladas por completo.

Las comunidades más pequeñas se anidan dentro de comunidades más grandes. Un bosque es una comunidad, pero también lo es un tronco en descomposición en ese bosque (vea la fotografía). Los insectos, las plantas y los hongos invaden un árbol caído en la medida en que éste se desintegra. Las termitas y otros insectos que habitan en la madera perforan túneles a través de la corteza y la madera. Otros insectos, raíces de plantas y hongos continúan agrandando estas aberturas. Los musgos y líquenes en la superficie del tronco atrapan agua de lluvia y extraen minerales (nutrientes inorgánicos), y los hongos y las bacterias hacen más rápida la degradación, lo que suministra nutrientes para otros habitantes. A medida que la decadencia avanza, pequeños mamíferos cavan en la madera y se comen a los hongos, insectos y plantas.

Los organismos existen en un ambiente abiótico (inerte) que es tan esencial para sus vidas como las interacciones entre unos y otros. Por ejemplo: minerales, aire, agua y luz solar son tan importantes en el ambiente de una abeja como las flores que poliniza y de las que toma el néctar. En conjunto, una comunidad biológica y su ambiente abiótico forman un **ecosistema**. Igual que las comunidades, los ecosistemas son entidades amplias que hacen referencia a unidades ecológicas de varios tamaños.

Ahora se presentan algunos de los retos en el intento de encontrar patrones y procesos comunes que rigen a las comunidades. La comunidad viviente se destaca en este capítulo y los componentes abióticos de los ecosistemas, incluyendo el flujo de energía y la estructura trófica (relaciones alimenticias), el ciclo de nutrientes y el clima se consideran en el capítulo 55.

Jardín Lautaret/Station Alpine Joseph Fourier

(a) Las plantas *Laretia acaulis* incrementan la tasa de supervivencia de ciertas plantas vecinas a 2800 m en los Andes chilenos. El efecto es menos pronunciado a elevaciones mayores.

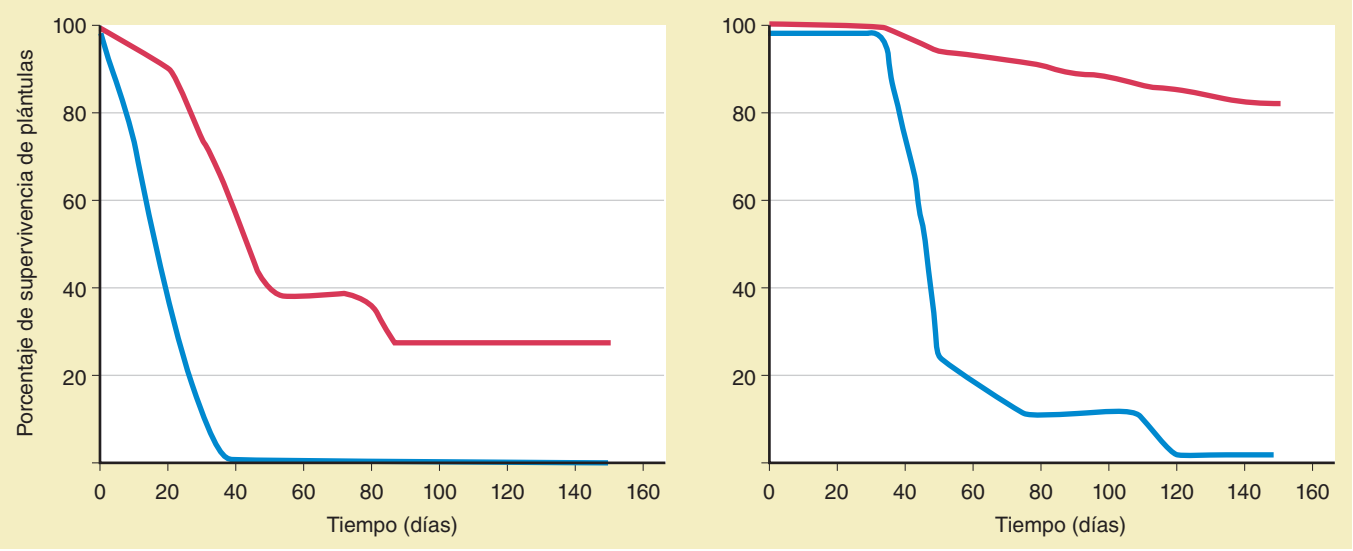
54.1 ESTRUCTURA Y FUNCIONAMIENTO DE LA COMUNIDAD

OBJETIVOS DE APRENDIZAJE

1. Definir *nicho ecológico* y distinguir entre un nicho fundamental de un organismo y su nicho realizado.
2. Definir *competencia* y distinguir entre competencia interespecífica e intraespecífica.
3. Resumir los conceptos de principio de exclusión competitiva, repartición de recursos y desplazamiento de carácter.
4. Definir *depredación* y describir los efectos de la selección natural en las relaciones depredador-presa.
5. Distinguir entre mutualismo, comensalismo y parasitismo, y dar ejemplos de cada uno.

Las comunidades exhiben características propias que no ocurren en las poblaciones. Estas propiedades, conocidas en conjunto como *estructura comunitaria* y *funcionamiento comunitario,* incluyen el número y los tipos de especies presentes, la abundancia relativa de cada una, la interacción entre especies diferentes, la resistencia de la comunidad a las perturbaciones, el flujo de energía y nutrientes por toda la comunidad, y la productividad. La **ecología de comunidades** es la descripción y análisis de patrones y procesos dentro de la comunidad. El descubrimiento de patrones y procesos comunes en una amplia gama de comunidades, por ejemplo: una comunidad estanque, una comunidad de bosque de pinos y una comunidad de artemisas del desierto, ayudan a los ecólogos a comprender la estructura y el funcionamiento de la comunidad.

Las comunidades son bastante difíciles de estudiar porque un gran número de individuos de muchas especies diferentes interactúan entre sí y son interdependientes de varias maneras. Las especies compiten en-



(b) Se plantaron pamplinas oreja de ratón de campo (*Cerastium arvense*) que crecieron en grupos dentro (*rojo*) y fuera (*azul*) de macizos de *Laretia acaulis*.

(c) Se plantaron plantas de cebada alpina (*Hordeum comosum*) que crecieron en grupos dentro (*rojo*) y fuera (*azul*) de macizos de *Laretia acaulis*.

FIGURA 54-1 Facilitación en comunidades alpinas

(b y **c**, adaptadas de Cavieres, L. A. *et al*. "Positive Interactions between Alpine Plant Species and the Nurse Cushion Plants *Laretia acaulis* Do Not Increase with Elevation in the Andes of Central Chile". *New Phytologist*, 2005).

tre sí por comida, agua, espacio vital y otros recursos. (De acuerdo con este contexto, un *recurso* es cualquier cosa del ambiente que satisfaga las necesidades de una especie particular). Algunos organismos matan y consumen a otros organismos.

Algunas especies establecen asociaciones estrechas entre sí, mientras otras parecen estar conectadas sólo de manera distante. Ciertas especies interactúan en formas positivas, en un proceso conocido como **facilitación**, que modifica y mejora el ambiente local para otras especies. Por ejemplo, las plantas alpinas en ambientes montañosos hostiles crecen más rápido, a mayor altura y se reproducen con mayor éxito cuando en su proximidad crecen otras plantas de cierta clase (**FIGURA 54-1**).

Asimismo, cada organismo desempeña uno de tres papeles importantes en la vida comunitaria: productor, consumidor o desintegrador. Uno de los objetivos de los ecólogos de comunidades es desentrañar las muchas interacciones positivas y negativas, directas e indirectas de los organismos que viven juntos como comunidad.

Las interacciones comunitarias son complicadas y a menudo no son fácilmente evidentes

A fines de la década de 1990 surgió una relación intrincada entre la producción de bellotas, ratones de patas blancas, ciervos, crecimiento de población de polillas gitanas y la posible presencia de la enfermedad de Lyme en los humanos (**FIGURA 54-2**). Experimentos a gran escala realizados en bosques de roble en el noreste de Estados Unidos relacionaron las abundantes cosechas de bellotas, que ocurren cada tres o cuatro años, con el aumento de las poblaciones de ratón (el ratón come bellotas). Debido a que los ratones también comen pupas de polillas gitanas, las condiciones de abundancia de bellotas también llevan a bajas poblaciones de polillas gitanas. Este resultado ayuda a los robles porque las polillas gitanas producen defoliación grave. Sin embargo, la abundancia de bellotas también atrae a ciervos portadores de garrapatas hacia los bosques de robles. La descendencia hambrienta de las garrapatas se alimenta de los ratones, que a menudo son vectores de la bacteria que produce la enfermedad de Lyme. La bacteria infecta a las garrapatas en maduración y, a su vez, se dispersa a los humanos que son mordidos por las garrapatas infectadas. En 2006, los científicos concluyeron que es posible pronosticar qué años representan la mayor amenaza potencial de la enfermedad de Lyme para los humanos, con base en la época cuando los robles son más productivos. El riesgo de la enfermedad de Lyme es mayor dos años después de una abundante cosecha de bellotas.

Dentro de una comunidad, ninguna especie existe de manera independiente de otra especie. Como muestra el ejemplo precedente, las poblaciones de una comunidad interactúan y se afectan mutuamente de maneras complicadas que no siempre son evidentes. Entre las especies en una comunidad ocurren tres tipos principales de interacciones: competencia, depredación y simbiosis. Sin embargo, antes de abordarlas, es necesario analizar el estilo de vida de una especie dada en su comunidad.

El nicho es un papel ecológico de una especie en la comunidad

Se cree que cada especie tiene su propio papel ecológico dentro de la estructura y funcionamiento de una comunidad; dicho papel se denomina **nicho ecológico**. Aunque el concepto de nicho ecológico ya ha estado en uso en ecología desde principios del siglo XX, el ecólogo de Yale, G. E. Hutchinson fue el primero en describir en 1957 la naturaleza multidimensional del nicho que se acepta hoy. Un nicho ecológico considera todos los aspectos bióticos y abióticos de la existencia de la especie; es decir, todos los factores físicos, químicos y biológicos que las especies requieren para sobrevivir, permanecer sanas y reproducirse. Entre otras

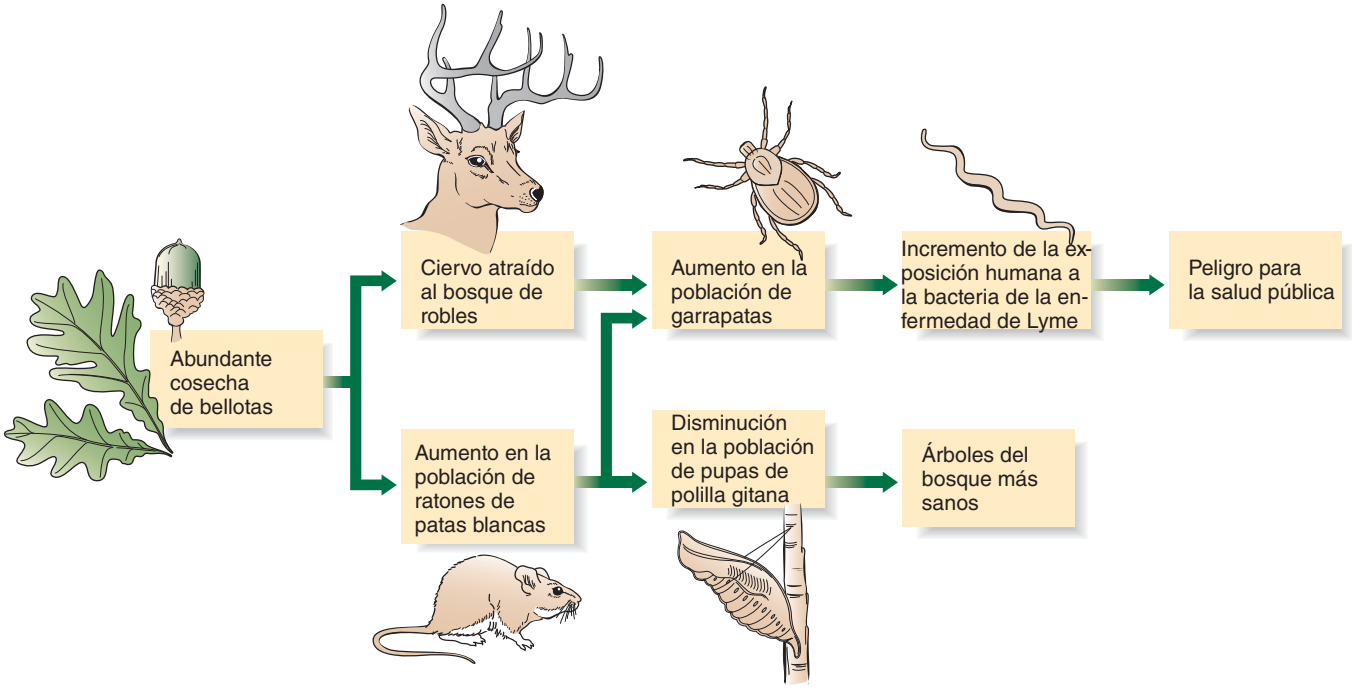


FIGURA 54-2 Relaciones con el tamaño de una cosecha de bellotas
Cuando hay una abundante cosecha de bellotas, más ratones sobreviven y se reproducen en invierno, y más ciervos son atraídos a los bosques de robles. Los ratones y los ciervos son huéspedes de garrapatas que pueden transmitir la bacteria de la enfermedad de Lyme a los humanos. La abundancia de ratones también reduce las poblaciones de polillas gitanas, mejorando así la salud de los árboles del bosque.

cosas, el nicho incluye el ambiente local en que vive una especie: su **hábitat**. Un nicho también comprende lo que una especie come, qué se la come, qué organismos compiten con ella y cómo interactúa con los componentes abióticos de su ambiente, como luz, temperatura y humedad, y como es influida por ellos. Así, el nicho representa la totalidad de adaptaciones de una especie a su ambiente, su uso de recursos y el estilo de vida al que se adapta. Aunque una descripción completa de nicho ecológico de un organismo implica muchas dimensiones y resulta difícil de definir con precisión, los ecólogos suelen confinar sus estudios a una o algunas variables del nicho, como conductas de alimentación o capacidad para tolerar temperaturas extremas.

El nicho ecológico de una especie es mucho más amplio desde un punto de vista hipotético que real. Una especie suele ser capaz de usar muchos más de los recursos de su ambiente o de vivir en una variedad de hábitats más amplia de los que realmente habita. El nicho ecológico potencial de una especie es su **nicho fundamental**, pero varios factores, como la competencia con otras especies, pueden excluirla de parte de su nicho fundamental. Así, el estilo de vida que una especie persigue realmente y los recursos que verdaderamente usa constituyen su **nicho realizado**.

Un ejemplo puede ayudar a hacer esta distinción más clara. La lagartija verde, nativa de Florida y otros estados sudorientales de Estados Unidos, se posa en los árboles, arbustos o vallas durante el día en espera de presas: insectos o arañas (**FIGURA 54-3a**). En el pasado estas pequeñas lagartijas abundaban en Florida. Sin embargo, hace algunos años, una especie relacionada, la lagartija café, fue introducida desde Cuba en el sur de Florida y rápidamente se volvió común (**FIGURA 54-3b**). De repente, las lagartijas verdes se volvieron raras, aparentemente expulsadas de su hábitat por competencia con las lagartijas cafés ligeramente más grandes. Sin embargo, una investigación detallada descubrió que las lagartijas verdes aún habitaban el lugar. Ahora estaban bastante confinadas a la vegetación en los humedales y a las copas foliadas de los árboles, donde eran menos fáciles de ver.

La porción de hábitat del nicho fundamental de las lagartijas verdes incluye los troncos y las copas de los árboles, las paredes exteriores de las casas y muchos otros sitios. Una vez que las lagartijas cafés se establecieron en el hábitat de las lagartijas verdes, desplazaron a éstas de todas partes, salvo de los humedales y de las copas de los árboles; la competencia entre las dos especies redujo el nicho realizado de las lagartijas verdes (**FIGURA 54-3c** y **d**). Debido a que las comunidades constan de numerosas especies, muchas de las cuales compiten en alguna medida, las interacciones entre ellas producen el nicho realizado de cada especie.

Los recursos limitantes restringen el nicho ecológico de una especie

Las adaptaciones estructurales, fisiológicas y conductuales de una especie determinan su tolerancia a extremos ambientales. Si cualquier característica de un ambiente se ubica fuera de los límites de su tolerancia, entonces la especie no puede vivir ahí. De la misma manera en que no se espera encontrar un cactus viviendo en un estanque, no es de esperar encontrar lirios acuáticos en un desierto.

Los factores ambientales que realmente determinan el nicho ecológico de una especie son difíciles de identificar. Por ello, el concepto de nicho ecológico es bastante abstracto, aunque algunas de sus dimensiones pueden determinarse de manera experimental. Cualquier recurso ambiental que, debido a que es escaso o desfavorable, tiende a restringir el nicho ecológico de una especie se denomina **recurso limitante**.

La mayoría de los recursos limitantes que han sido estudiados son variables simples, como el contenido de minerales en el suelo, las temperaturas extremas y las cantidades de precipitación. Tales investigaciones han revelado que cualquier factor que excede la tolerancia de una especie o que está presente en cantidades inferiores al mínimo requerido, limita la presencia de dicha especie en una comunidad. Por su interacción, tales factores ayudan a definir el nicho ecológico de una especie.

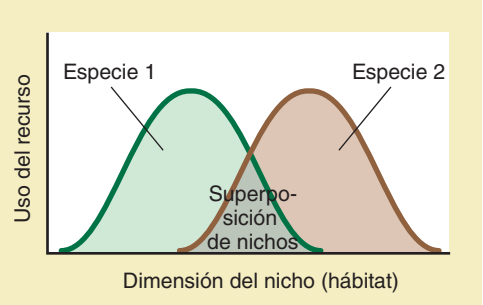
Los recursos limitantes pueden afectar sólo parte del ciclo de vida de un organismo. Por ejemplo, aunque los cangrejos azules adultos viven en agua dulce o ligeramente salobre, no se establecen permanentemente en tales áreas porque sus larvas (formas inmaduras) requieren agua salada.

Ed Kanze/Dembinsky Photo Associates

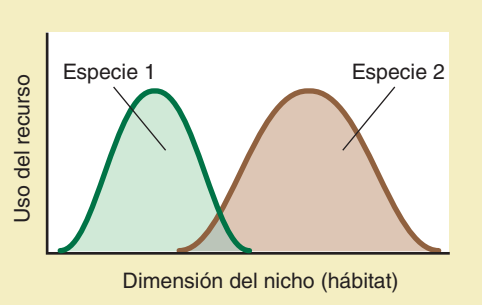
(a) La lagartija verde (*Anolis carolinensis*) es la única especie de su tipo nativa de Norteamérica. Los machos miden alrededor de 12.5 cm de largo; las hembras son ligeramente más pequeñas.

© Hakoar/Dreamstime

(b) La larga lagartija café de 15.2 cm de longitud fue introducida en Florida. Es nativa de Cuba y las Bahamas.



(c) Posiciones de las dos especies a lo largo de una sola dimensión del nicho (en este caso, hábitat). La especie 1 representa la lagartija verde y la 2 la lagartija café. Los nichos fundamentales de las dos lagartijas se superponen.



(d) La lagartija café compite con la lagartija verde en el área donde sus nichos se superponen, restringiendo el nicho de la lagartija verde.

FIGURA 54-3 Efecto de la competencia en el nicho realizado de una especie

De manera semejante, el faisán de collar, un popular ave de caza nativa de Asia, ha sido introducido ampliamente en el sur de Estados Unidos. Las aves adultas se encuentran bien ahí, pero los huevos no se desarrollan apropiadamente en las temperaturas sureñas más cálidas.

Los factores bióticos y abióticos influyen el nicho ecológico de una especie

En la década de 1960, el ecólogo estadounidense Joseph H. Connell investigó los factores bióticos y abióticos que afectan la distribución de dos especies de percebes en la *zona intermareal* rocosa a lo largo de la costa de Escocia. Esta zona es un ambiente desafiante, cuyos organismos deben tolerar la exposición al aire que los seca durante las mareas bajas. Los percebes son crustáceos sésiles cuyos cuerpos están cubiertos por una concha de carbonato de calcio (vea la figura 31-22a). Cuando su concha está abierta, extiende sus apéndices plumosos para filtrar comida del agua.

A lo largo de la costa de Escocia, más adultos de una especie de percebe, *Balanus balanoides*, están fijos en rocas inferiores en la zona intermareal que adultos de otra especie, *Chthalamus stellatus* (**FIGURA 54-4**). La distribución de las dos especies no se traslapa, aunque larvas inmaduras de ambas especies viven juntas en la zona intermareal. Connell manipuló las dos poblaciones para determinar los factores que afectan sus distribuciones. Cuando retiró los *Chthalamus* de las rocas superiores, los percebes *Balanus* no se expandieron al área vacante. Los experimentos de Connell demostraron que el *Chthalamus* es más resistente que el *Balanus* a la desecación cuando la marea se retira. Sin embargo, cuando Connell retiró los *Balanus* de las rocas inferiores, el *Chthalamus* se expandió hacia las partes inferiores de la zona intermareal. Las dos especies compiten por espacio y el *Balanus*, que es más grande y crece más rápido, compite con los percebes *Chthalamus* más pequeños.

La competencia entre las especies de percebes por el recurso limitante de espacio vital fue uno de los procesos que demostró la investigación de Connell. A continuación se abordan algunos aspectos de la competencia que varios ecólogos han revelado tanto en el laboratorio como en estudios de campo.

La competencia es intraespecífica o interespecífica

La **competencia** ocurre cuando dos o más individuos intentan usar el mismo recurso esencial, como comida, agua, abrigo, espacio vital o luz solar. Debido a que el suministro de recursos a menudo está limitado en el ambiente, su uso por un individuo disminuye la cantidad disponible para otros (**TABLA 54-1**). Por ejemplo, si un árbol en un bosque denso crece más alto que los árboles circundantes, absorbe más de la luz solar entrante. En consecuencia, hay menos luz solar disponible para los árboles próximos que crecen a la sombra del árbol más alto. La competencia ocurre entre los individuos de una población (**competencia intraespecífica**) o entre especies diferentes (**competencia interespecífica**). (La competencia intraespecífica se analizó en el capítulo 53).

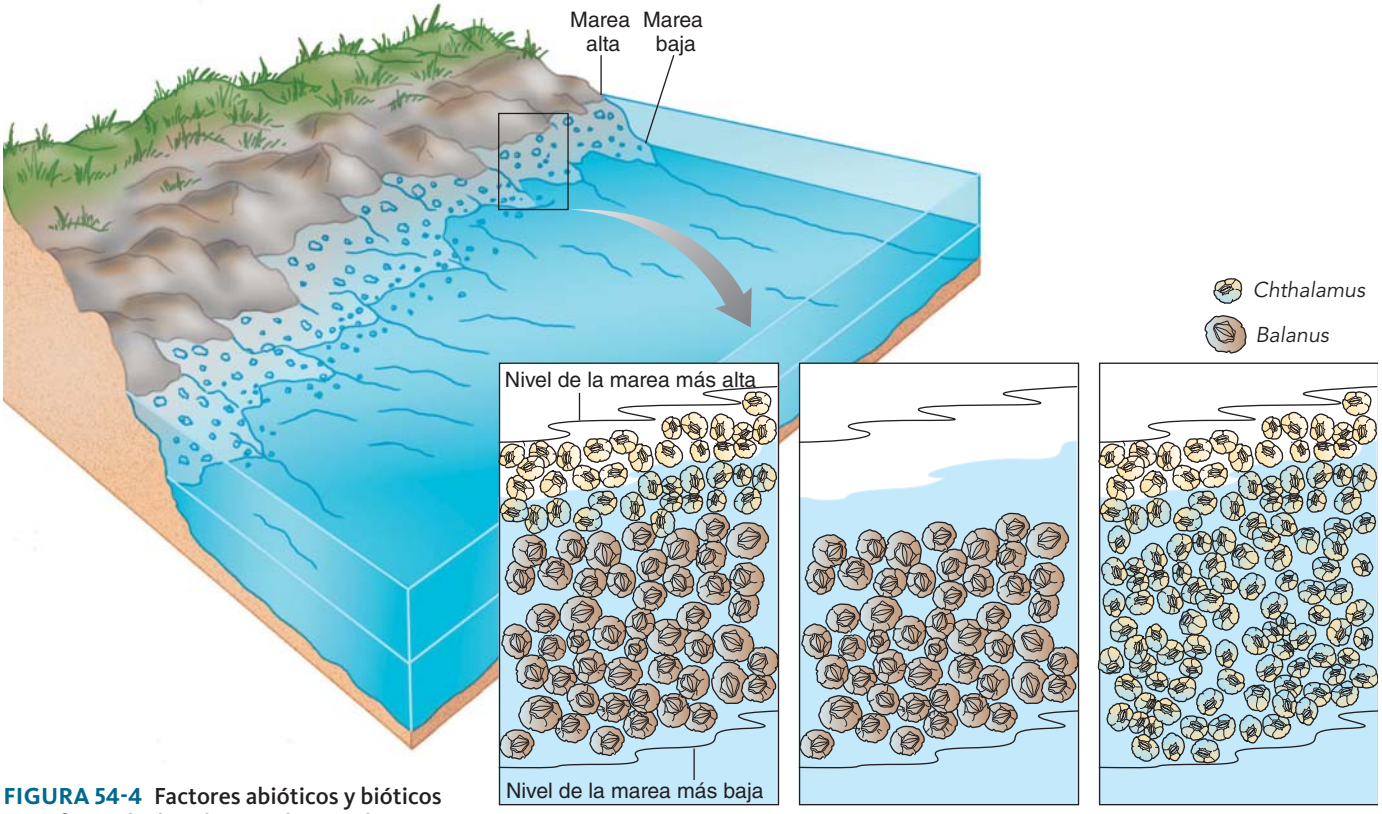


FIGURA 54-4 Factores abióticos y bióticos que afectan la distribución de percebes
(Según Connell, J. H., "The Influence of Interspecific Competition and Other Factors on the Distribution of the Barnacle *Chthalamus stellatus*". *Ecology*, vol. 42, 1961).

(a) Especies de percebes de dos géneros, *Chthalamus* y *Balanus*, crecen en la zona intermareal de una costa rocosa en Escocia.

(b) Cuando individuos de *Chthalamus* fueron retirados experimentalmente, los individuos de *Balanus* no se expandieron a su sección en la roca.

(c) Cuando individuos de *Balanus* fueron retirados experimentalmente, los individuos de *Chthalamus* se distribuyeron en el área vacía.

TABLA 54-1 Interacciones ecológicas entre especies

Interacción	Efecto en la especie 1	Efecto en la especie 2
Competencia entre la especie 1 y la especie 2	Dañino	Dañino
Depredación de la especie 2 (presa) por la especie 1 (depredador)	Benéfico	Dañino
Simbiosis		
Mutualismo de las especies 1 y 2	Benéfico	Benéfico
Comensalismo de las especies 1 y 2	Benéfico	Ningún efecto
Parasitismo de la especie 1 (parásito) sobre la especie 2 (huésped)	Benéfico	Dañino

Los ecólogos suponían tradicionalmente que la competencia es el determinante más importante tanto en el número de especies encontradas en una comunidad como en el tamaño de cada población. Hoy los ecólogos reconocen que la competencia es sólo uno de los muchos factores bióticos y abióticos interactuantes que afectan la estructura de la comunidad. Además, la competencia no siempre es una interacción directa. Por ejemplo, varios tipos de plantas que florecen viven en un bosque de pinos jóvenes y presumiblemente compiten con las coníferas por recursos como la humedad del suelo y los minerales presentes en éste. Sin embargo, su relación es más complicada que la simple competencia. Las flores producen néctar que es consumido por algunas especies de insectos que también son depredadores de insectos que se alimentan de las agujas de los árboles, reduciendo así el número de insectos que se alimentan de los pinos. Por tanto, resulta difícil valorar el efecto global que las plantas con flores ejercen sobre los pinos. Si las plantas que florecen fuesen retiradas de su comunidad, ¿los pinos crecerían más rápido debido a que ya no tendrían que competir por los recursos naturales? ¿O el aumento en la cantidad de insectos que se alimentan de las agujas de los árboles (ocasionado por menos insectos depredadores) inhibiría el crecimiento de los pinos?

Experimentos a corto plazo, en los que la especie de una planta que compite se retira de una comunidad boscosa, a menudo han demostrado una mejora en el crecimiento de las especies restantes. Sin embargo, muy pocos estudios han probado los efectos experimentados a largo plazo por las especies forestales debidos a la eliminación de una sola especie que compite. Estos efectos a largo plazo pueden ser sutiles, indirectos y difíciles de comprobar; podrían disminuir o negar los efectos a corto plazo de la competencia por recursos.

La competencia entre especies con nichos que se podría llevar a exclusión competitiva

Cuando dos especies son semejantes, como las lagartijas verde y café o las dos especies de percebes, sus nichos fundamentales pueden superponerse. Sin embargo, con base en trabajo experimental y de elaboración de modelos, muchos ecólogos consideran que no hay dos especies que ocupen de manera indefinida el mismo nicho en la misma comunidad. Según el **principio de exclusión competitiva**, se conjetura que una especie excluye a otra de su nicho como resultado de la competencia interespecífica. Aunque es posible que las especies compitan por algún recurso necesario sin ser competidores totales, no pueden coexistir dos especies específicas con nichos ecológicos absolutamente idénticos. Sin embargo, la coexistencia ocurre si el traslape entre los dos nichos se reduce. En el ejemplo de las lagartijas, la competencia directa entre las dos especies se redujo a medida que las lagartijas café excluyeron a las verdes de la mayor parte de su hábitat.

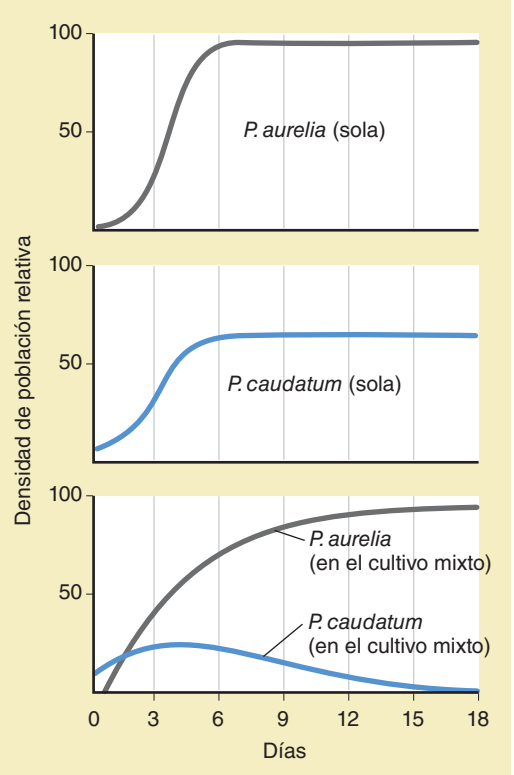
La evidencia inicial de que la competencia interespecífica contribuye al nicho realizado de una especie proviene de una serie de experimentos de laboratorio efectuados por el biólogo ruso Georgyi F. Gause en la década de 1930 (vea las descripciones de otros experimentos de Gause en el capítulo 53). En un estudio, Gause hizo crecer poblaciones de dos especies de protozoarios, *Paramecium aurelia*, y el más grande *P. caudatum*, en condiciones controladas (**FIGURA 54-5**). Cuando se les hizo crecer en tubos de ensayo separados; es decir, en ausencia de la segunda especie, la población de cada especie aumentó rápidamente

EXPERIMENTO CLAVE

PREGUNTA: ¿Es posible demostrar la exclusión competitiva en el laboratorio en condiciones controladas?

HIPÓTESIS: Cuando dos poblaciones de paramecios (protozoos ciliados) crecen juntas en un cultivo mixto, una especie compite con la otra.

EXPERIMENTO: Gause hizo crecer dos especies de paramecios por separado y juntas.



RESULTADOS Y CONCLUSIÓN: Las gráficas superior y de en medio muestran cómo cada especie de Paramecium prospera cuando crece sola. La gráfica inferior muestra la forma en que crecen juntas, en competencia mutua. En el cultivo mixto, el P. aurelia compite con el P. caudatum, lo cual resulta en exclusión competitiva.

Fuente: adaptado de Gause, G. F., *The Struggle for Existence.* Williams & Wilkins, Baltimore, 1934.

FIGURA 54-5 ***Animada*** **Experimento clásico de G. F. Gause sobre competencia interespecífica**

hasta un nivel impuesto por los recursos y permaneció ahí durante algún tiempo. Sin embargo, cuando crecen juntos, sólo el *P. aurelia* prosperó, mientras el *P. caudatum* disminuyó y terminó por morir. En condiciones de cultivo diferentes, el *P. caudatum* prevaleció sobre el *P. aurelia*. Gause interpretó estos resultados como el hecho de que aun cuando un conjunto de condiciones favoreció a una especie, un conjunto diferente favoreció a la otra. A pesar de lo anterior, debido a que ambas especies eran tan semejantes, con el tiempo el triunfo final era posible para una u otra. Experimentos semejantes con especies en competencia de moscas de fruta, ratones, escarabajos y plantas anuales han apoyado los resultados de Gause: una especie prospera y la otra termina por desaparecer.

Así, la competencia tiene efectos adversos sobre especies que usan un recurso limitado y puede resultar en exclusión competitiva de una o más de ellas. En consecuencia, se concluye que con el tiempo la selección natural debe favorecer a individuos de cada especie que evitan o reducen la competencia por recursos ambientales. La competencia reducida entre especies que coexisten se denomina **repartición de recursos** y es resultado de que el nicho de cada especie difiere de los nichos de otras de una o más formas. La repartición de recursos está bien documentado en animales; estudios en bosques tropicales en América Central y Sudamérica demuestran poco traslape en la dietas de aves, primates y murciélagos que comen frutos y coexisten en el mismo hábitat. Aunque los frutos son la comida más importante de varios cientos de especies de aves, primates y murciélagos, la amplia gama de frutos disponibles ha permitido que los consumidores de frutos se especialicen, lo cual reduce la competencia.

La repartición de recursos también puede incluir la hora de alimentación, la ubicación de la comida, los sitios para anidar y otros aspectos del nicho ecológico de una especie. El estudio de Robert MacArthur, ecólogo de Princeton, de cinco especies de currucas es un ejemplo clásico de repartición de recursos (**FIGURA 54-6**). Aunque al principio los nichos de las currucas parecían casi idénticos, MacArthur encontró que los individuos de cada especie pasan la mayor parte de su tiempo de alimentación en porciones diferentes de los abetos y otras coníferas que frecuentan. También se mueven en direcciones diferentes a través de la copa, consumen combinaciones diferentes de insectos y anidan en momentos ligeramente distintos.

La diferencia en la profundidad de la raíz es un ejemplo de repartición de recursos en las plantas. Por ejemplo, tres plantas anuales comunes encontradas en campos abandonados son: pimienta de agua, malva de la India y cola de zorra erizada. Las raíces de la pimienta de agua se extienden profundamente en el suelo, las de malva crecen a una profundidad media y las de cola de zorra erizada son superficiales. Esta diferencia reduce la competencia por los mismos recursos, agua y minerales, al permitir que las plantas exploten porciones diferentes del recurso.

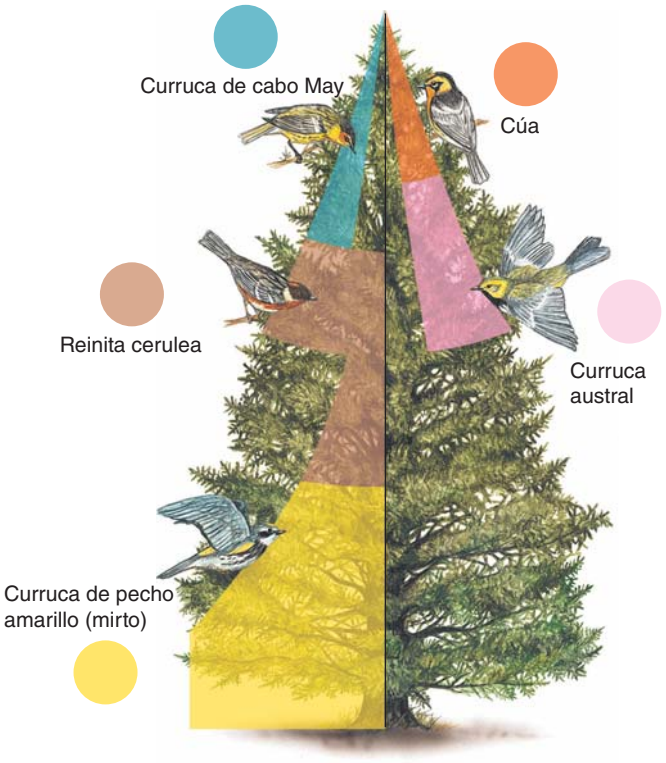


FIGURA 54-6 ***Animada*** **Repartición de recursos**
Cada especie de curruca pasa por lo menos la mitad del tiempo de forrajeo en su área designada de un abeto, reduciendo así la competencia entre especies de currucas. (Según MacArthur, R. H., "Population Ecology of Some Warblers of Northeastern Coniferous Forests". *Ecology*, vol. 39, 1958).

El desplazamiento de carácter es una consecuencia adaptativa de la competencia interespecífica

Algunas veces las poblaciones de dos especies semejantes existen juntas en algunos sitios y por separado en otros. Donde sus distribuciones geográficas se superponen, las dos especies tienden a diferir más en sus características estructurales, ecológicas y conductuales que cuando viven en áreas geográficas separadas. Esta divergencia en los rasgos de dos especies semejantes que viven en la misma área geográfica se conoce como **desplazamiento de carácter**. Los biólogos consideran que el desplazamiento de carácter reduce la competencia entre dos especies porque sus diferencias les proporcionan nichos ecológicos algo diferentes en el mismo ambiente.

Hay varios ejemplos bien documentados de desplazamiento de carácter entre dos especies estrechamente relacionadas. Las flores de dos especies *Solanum* en México son bastante semejantes en áreas donde existe una o la otra. Sin embargo, donde sus distribuciones se superponen, las dos especies difieren significativamente en tamaño de flor y son polinizadas por diferentes tipos de abeja. En otras palabras, el desplazamiento de carácter reduce la competencia interespecífica, en este caso para el mismo animal polinizador.

Los tamaños de los picos de los pinzones de Darwin son otro ejemplo de desplazamiento de carácter (**FIGURA 54-7**). En grandes islas en las Galápagos donde el pinzón terrestre mediano (*Geospiza fortis*) y el pinzón terrestre pequeño (*G. fuliginosa*) viven juntos, las profundidades de sus picos son distintivas. El *Geospiza fuliginosa* tiene una profundidad de pico menor que le permite romper semillas pequeñas, mientras el *G. fortis* tiene una mayor profundidad de pico que le permite romper semillas de tamaño mediano. Sin embargo, el *G. fortis* y el *G. fuliginosa* también viven en islas separadas. Donde las dos especies viven separadas, las profundidades de pico son aproximadamente del mismo tamaño intermedio, tal vez porque no hay competencia de la otra especie.

Aunque estos ejemplos de la coexistencia de especies semejantes son explicados en términos de desplazamiento de carácter, la hipótesis del desplazamiento de carácter ha sido demostrada en la naturaleza en sólo unos cuantos casos. En 2006, Peter y Rosemary Grant, que han estudiado los pinzones de Darwin en las islas Galápagos por más de 30 años, reportaron en el periódico *Science* otro ejemplo de desplazamiento de carácter en los pinzones de Darwin. El pinzón terrestre mediano (*G. fortis*) originalmente vivía solo en una de las pequeñas islas Galápagos. Diferentes individuos de *G. fortis* tenían tamaños de pico variables que les permitían comer semillas pequeñas, medianas y grandes. Sin em-

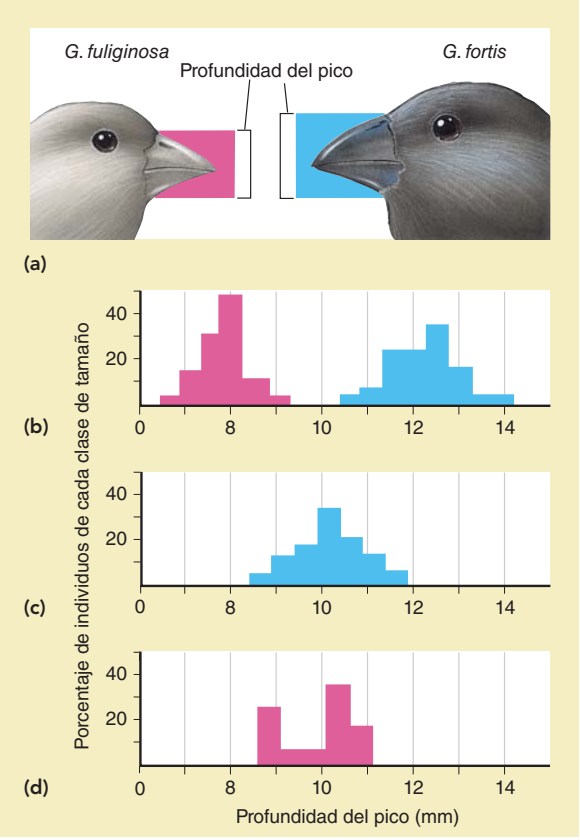
bargo, en años recientes el pinzón terrestre grande (*G. magnirostris*) colonizó la isla y comenzó a competir con el pinzón terrestre mediano por las semillas más grandes. Una sequía grave redujo el suministro de semillas, imponiendo presión adicional a la población de pinzón mediano. En respuesta, el pico del pinzón terrestre mediano divergió con rapidez, volviéndose significativamente menor en longitud, profundidad y ancho promedios de lo que era. La población modificada de pinzones terrestres medianos ahora consume semillas pequeñas casi exclusivamente; sus pequeños picos no pueden romper las semillas más grandes preferidas por el pinzón terrestre grande.

EXPERIMENTO CLAVE

PREGUNTA: ¿Es posible demostrar el desplazamiento de carácter en la naturaleza?

HIPÓTESIS: Dos especies de pinzones son más diferentes donde viven juntas que donde viven por separado.

EXPERIMENTO: Dos especies de pinzones de Darwin en las islas Galápagos fueron observadas en islas donde viven por separado y en una isla donde viven juntas. La profundidad del pico **(a)** que varía considerablemente en las dos especies, fue medida en los ambientes diferentes.



RESULTADOS Y CONCLUSIÓN: **(b)** Donde las dos especies se encontraron en la misma isla (Santa Cruz), el *G. fuliginosa* (*rosa*) tenía una profundidad de pico promedio menor que el *G. fortis* (*azul*). Donde viven en islas diferentes (**c**, en Dafne Mayor y **d**, en Los Hermanos), la profundidad promedio del pico de cada una son semejantes. Así, éste es un ejemplo de desplazamiento de carácter.

Fuente: según Lack, D. *Darwin's Finches*. Cambridge University Press, Cambridge, 1947.

FIGURA 54-7 Desplazamiento de carácter

La selección natural conforma los cuerpos y las conductas de la presa y del depredador

La **depredación** es el consumo de una especie, la **presa**, por otra, el **depredador** (vea la tabla 54-1). La depredación incluye animales que comen otros animales, así como animales que comen plantas (*herbivoría*). La depredación ha resultado en una "carrera por las armas" evolucionista, con la evolución de estrategias depredatorias (formas más eficaces para atrapar presas) y estrategias de presa (mejores formas de escapar del depredador). Un depredador que es más eficiente para atrapar presas ejerce una intensa fuerza selectiva sobre su presa. Con el tiempo, las adaptaciones que reducen la probabilidad de ser capturado pueden evolucionar en las especies de presas. Estas adaptaciones, a su vez, ejercen una intensa fuerza selectiva sobre el depredador. Este tipo de evolución interdependiente de dos especies interactuantes se conoce como **coevolución** (vea el análisis de la coevolución en el capítulo 37).

A continuación se abordan varias adaptaciones relacionadas con interacciones depredador-presa. Éstas incluyen estrategias del depredador (persecución y emboscada) y estrategias de la presa (defensas de vegetales y defensas de animales). Al leer estas descripciones, tenga en cuenta que tales estrategias no son "elegidas" por los depredadores o presas respectivas. Nuevos rasgos surgen aleatoriamente en una población como resultado de cambios genéticos. Algunos rasgos nuevos son benéficos, algunos son dañinos y otros carecen de efecto. Las estrategias o rasgos benéficos persisten en una población porque tales características hacen a los individuos que las poseen bastante aptos para desarrollarse y reproducirse. Por el contrario, las características que hacen a los individuos que las poseen deficientemente adaptados para su ambiente tienden a desaparecer en una población.

La persecución y la emboscada son dos estrategias del depredador

Un pelícano gris ve a su presa, un pez, cuando está volando. Menos de dos segundos después de sumergirse en el agua a una velocidad hasta de 72 km/h, ya la ha capturado. Las orcas (antes conocidas como ballenas asesinas) cazan en grupo y a menudo llevan al cardumen de salmón o atún a una caleta para que su captura sea más fácil. Cualquier rasgo que incremente la eficacia para cazar, como la velocidad de los pelícanos grises o la inteligencia de las orcas, favorece a los depredadores que persiguen a su presa. Debido a que estos carnívoros deben procesar información con rapidez durante la persecución de su presa, sus cerebros suelen ser más grandes, con respecto al cuerpo, que los de las presas que persiguen.

La emboscada es otra manera eficaz de atrapar presas. La araña cangrejo amarilla, por ejemplo, es del mismo color que las flores blancas o amarillas donde se esconde (**FIGURA 54-8**). Este camuflaje impide que los insectos desprevenidos que visitan la flor en busca de néctar se percaten de la araña hasta que es demasiado tarde. También engaña a las aves que la depredan.

Los depredadores que *atraen* a la presa son particularmente efectivos para emboscar. Por ejemplo, un grupo diverso de peces de aguas profundas conocidos como alacranes marinos cuentan con señuelos luminiscentes parecidos a varillas cerca de la boca para atraer la presa.

La protección química es una defensa vegetal eficaz contra los herbívoros

Las plantas no pueden volar para escapar de los depredadores, aunque cuentan con varias adaptaciones físicas y químicas que las protegen de

© Leszczynski, Zigmund/Animals Animals

FIGURA 54-8 Emboscada

Una araña cangrejo amarilla (*Misumena vatia*) se confunde con su entorno, esperando que algún insecto desprevenido visite la flor. La emboscada, una eficaz estrategia depredatoria, depende de sorprender a la presa.

ser comidas. La presencia de espinas, aguijones, hojas duras correosas e inclusive cera espesa en las hojas desalienta a los herbívoros a que se alimenten de estas plantas. Otras plantas producen un arreglo de productos químicos protectores que son desagradables e inclusive tóxicos para los herbívoros. Los ingredientes activos en plantas tóxicas como mariguana y tabaco afectan la actividad hormonal y las funciones nerviosas, musculares, del hígado y los riñones, y pueden desalentar el forrajeo de los herbívoros. Algo interesante de mencionar es que muchas de las defensas químicas en las plantas son de utilidad para los humanos. Por ejemplo, el árbol neem de la India contiene productos químicos efectivos contra más de 100 especies de insectos, ácaros y nematodos herbívoros. La nicotina del tabaco, el piretro del crisantemo y la rotenona de la planta de derris son otros ejemplos de productos químicos extraídos y usados como insecticidas.

Las asclepias son otro ejemplo excelente de coevolución bioquímica entre las plantas y los herbívoros (**FIGURA 54-9**). Las asclepias producen alcaloides y glicósidos cardiacos, productos químicos venenosos para todos los animales excepto para un pequeño grupo de insectos. La habilidad de tolerar o metabolizar las toxinas de las asclepias ha evolucionado en estos insectos, las comen y evitan la competencia de otros insectos herbívoros porque pocos toleran dichas toxinas. Los depredadores también aprenden a evitar a estos insectos, los cuales acumulan las toxinas en sus tejidos y por tanto se vuelven tóxicos ellos mismos. La coloración negra, blanca y amarilla de la oruga monarca, que se alimenta de asclepias, anuncia claramente su toxicidad a los depredadores que han aprendido a asociar los colores brillantes con la enfermedad. Los colores o patrones llamativos, que advierten lo desagradable de una especie a los depredadores potenciales, se denominan **coloración aposemática** (del griego *apo* "lejos" y *semat*, "marca o signo") o **coloración de advertencia**.

Las presas animales cuentan con varias adaptaciones defensivas para evitar a los depredadores

Muchos animales, como ratones de campo y marmotas, huyen de los depredadores al refugiarse en sus madrigueras subterráneas. Otros tienen defensas mecánicas, como las púas del puercoespín y la concha de una tortuga de estanque. Para desalentar a los depredadores, el pez globo se infla hasta el triple de su tamaño normal al bombear agua hacia su

© Beatty, Bill/Animals Animals/Earth Scenes

FIGURA 54-9 Defensas químicas de una planta

Productos químicos tóxicos protegen el algodoncillo común (*Asclepia syriaca*). Sus hojas son venenosas para la mayoría de los herbívoros excepto para la oruga monarca (*Danaus plexippus*) y algunos otros insectos. Las orugas monarca tienen coloración aposemática brillante. Fotografiada en Michigan.

estómago (vea la figura 32-14a). Algunos animales viven en grupos; por ejemplo, una manada de antílopes, una colonia de abejas, un banco de anchoas o una bandada de palomas. Debido a que un grupo tiene muchos ojos, oídos y narices que ven, escuchan y huelen a los depredadores, esta conducta social disminuye la probabilidad de que un depredador atrape desprevenido a cualquiera del grupo.

Las defensas químicas también son comunes entre los animales de presa. La rana veneno de flecha sudamericana (*Dendrobates sp.*) guarda veneno en su piel. (Estas ranas obtienen las toxinas de hormigas y otros insectos en su dieta). La brillante coloración aposemática de la rana advierte a los depredadores con experiencia evitarla (vea la figura 32-18a). ¡Las serpientes y otros animales que alguna vez han intentado devorar a una rana venenosa no repiten el error! Otros ejemplos de coloración aposemática ocurren en la mofeta rayada, que rocía productos químicos de sus glándulas anales, y el escarabajo bombardero, que vomita productos químicos agresivos a depredadores potenciales (vea la figura 7-8).

Algunos animales tienen **coloración críptica**, colores o marcas que les ayudan a ocultarse de los depredadores al mezclarse con sus entornos físicos. Ciertas orugas se asemejan tanto a ramitas que no es posible distinguir si son animales a menos que se muevan. Los peces aguja son largos, de color verde y se confunden casi perfectamente con las algas verdes. Los gecos de cola de hoja en el sur de Madagascar parecen hojas muertas o corteza musgosa, dependiendo de la especie (**FIGURA 54-10**). Esta coloración críptica ha sido preservada y acentuada

Greg Dimijian/Photo Researchers, Inc.

FIGURA 54-10 Coloración críptica

El geco de cola de hoja musgosa (*Uroplatus sikorae*) caza insectos en la noche y duerme oprimido contra la rama de un árbol durante el día. Es virtualmente invisible cuando duerme (observe detenidamente para percibir su cabeza y pata delantera). Fotografiado en un bosque tropical en el sur de Madagascar.

por medio de selección natural. Es menos probable que los depredadores capturen animales con coloración críptica. En consecuencia, estos animales tienen mayor probabilidad de vivir hasta la madurez y producir descendencia que también posee los genes de la coloración críptica.

Algunas veces una especie indefensa (un *mímico*) es protegida de la depredación por medio de su parecido con otra especie que de alguna manera es peligrosa (un *modelo*). Esta estrategia se denomina **mimetismo de Batos o batesiano**. Hay muchos ejemplos de este fenómeno. Por ejemplo, una inofensiva serpiente escarlata rey se parece tanto a una serpiente coralillo que los depredadores podrían evitarla (**FIGURA 54-11**). De manera interesante, el rango de la serpiente escarlata rey es muy superior al de la serpiente coralillo. En un área donde no existen las serpientes coralillo, tener la coloración del modelo no confiere ninguna ventaja especial a la serpiente rey y podría ser dañino, ya que activaría la selección natural. Parece que éste es el caso: en 2008 científicos reportaron en la revista *Nature* que poblaciones de serpiente escarlata rey localizadas lejos de las serpientes coralillo habían experimentado selección natural y se parecían menos a su modelo.

En el **mimetismo de Müller o mülleriano**, especies distintas (*comodelos*), todas venenosas, dañinas o desagradables, se parecen una a otras. Aunque su nocividad las protege como especie individual, su apariencia semejante funciona como una ventaja adicional porque los depredadores potenciales aprenden más fácilmente una simple coloración aposemática. Los científicos conjeturan que las mariposas virrey y monarca son un ejemplo de mimetismo mülleriano (vea *Preguntas acerca de: Mimetismo en las mariposas*).

La simbiosis implica una asociación estrecha entre especies

La **simbiosis** es cualquier relación o asociación estrecha entre miembros de dos o más especies. En términos generales, la simbiosis implica una especie que vive sobre o dentro de otra especie. Los compañeros de una relación simbiótica, denominados **simbiontes**, pueden beneficiarse, no ser afectados o sufrir daño por la relación (vea la tabla 54-1). Ejemplos de simbiosis ocurren a lo largo de todos los dominios y reinos de la vida. La mayoría de los miles, e incluso millones, de asociaciones simbióticas son resultado de la coevolución. La simbiosis asume tres formas: mutualismo, comensalismo y parasitismo.

Suzanne L. and Joseph T. Collins/Photo Researchers, Inc.

(a) Serpiente escarlata rey

Suzanne L. Collins/Photo Researchers, Inc.

(b) Serpiente coralillo oriental

FIGURA 54-11 Mimetismo batesiano

En este ejemplo, **(a)** la serpiente escarlata rey (*Lampropeltis triangulum elapsoides*) es el mímico y **(b)** la serpiente coralillo oriental (*Micrurus fulvius fulvius*) es el modelo. Observe que los colores rojo y amarillo de advertencia se tocan en la coralillo pero no en el mímico inofensivo.

Preguntas acerca de

MIMETISMO EN LAS MARIPOSAS

¿Por qué algunas especies de mariposas se parecen unas a otras? Por ejemplo, la mariposa monarca (*Danaus plexippus*), es un insecto atractivo que abunda en Norteamérica (vea la figura, *lado izquierdo*). Cuando es oruga, se alimenta exclusivamente de hojas de asclepia. El líquido blanco lechoso producido por la planta contiene venenos que el insecto tolera pero que permanecen en sus tejidos para toda la vida. Cuando un ave joven encuentra e intenta comer su primera mariposa monarca, se enferma y vomita. A partir de entonces, las aves evitan comer el insecto marcado de manera distintiva.

Muchas personas confunden la mariposa virrey (*Limenitis archippus*; vea la figura, lado derecho) con la monarca. La virrey, que se encuentra en casi toda Norteamérica, es aproximadamente del mismo tamaño, con el color y las marcas de sus alas casi idénticos a los de la monarca. Cuando son orugas, las virrey comen álamo americano, álamo temblón y hojas de sauce, que aparentemente no contienen las sustancias venenosas.

Durante el siglo pasado se creía que la mariposa virrey era un manjar para las aves, aunque su estrecho parecido con la monarca le proporcionaba alguna protección en contra de ser devorada. En otras palabras, las aves que habían aprendido a asociar las marcas distintivas y la coloración de la mariposa monarca con su mal gusto tendían a evitar a la mariposa virrey porque sus marcas eran semejantes. Por tanto, la mariposa virrey era considerada un ejemplo clásico de mimetismo batesiano.

En 1991, los ecólogos David Ritland y Lincoln Brower de la Universidad de Florida reportaron los resultados de un experimento que probó la idea sostenida largamente de que a las aves les agrada el sabor de las mariposas virrey aunque evitaban comerlas debido a su parecido con las monarca. Retiraron las alas de varios tipos de mariposas, monarca, virrey y varias especies de sabor agradable, y alimentaron con los cuerpos sin alas aparentemente idénticos a mirlos de alas rojas. Los resultados fueron sorprendentes: las monarca y las virrey eran igualmente desagradables para los pájaros.

Como resultado de su trabajo, los ecólogos están reevaluando la importancia evolutiva de diferentes tipos de mimetismo. En lugar de ser un ejemplo de mimetismo batesiano, las monarca y las virrey podrían serlo de mimetismo mülleriano, en el que dos o más especies diferentes que son desagradables o venenosas han llegado a parecerse entre sí durante el transcurso de la evolución. Esta semejanza proporciona una ventaja adaptativa porque los depredadores aprenden pronto a evitar a todas las mariposas con la coloración y marcas de las monarca y las virrey. Como resultado, menos mariposas de cada especie mueren y más individuos sobreviven para reproducirse.

El estudio de las mariposas constituye un recordatorio útil sobre el proceso de la ciencia. La ampliación del conocimiento en la ciencia es una empresa en marcha y evidencias recientemente adquiridas ayudan a los científicos a reevaluar modelos o ideas actuales. Así, el conocimiento y la comprensión científicos están cambiando continuamente.

Thomas C. Emmel

Mimetismo mülleriano. La evidencia sugiere que las mariposas monarca (izquierda) y virrey (derecha) son un ejemplo de mimetismo mülleriano, en el que dos o más especies venenosas, dañinas o desagradables se parecen entre sí.

Los beneficios son compartidos en el mutualismo

El **mutualismo** es una relación simbiótica en la que ambos participantes se benefician. El mutualismo es obligado (esencial para la supervivencia de ambas especies) o facultativo (cada participante puede vivir por sí solo en ciertas condiciones).

La asociación entre las **bacterias fijadoras de nitrógeno** del género *Rhizobium* y las legumbres (plantas como chícharos, frijoles y trébol) son un ejemplo de mutualismo (vea la figura 55-9). Las bacterias fijadoras de nitrógeno, que viven dentro de nódulos en las raíces de las legumbres, abastecen a las plantas con la mayor parte del nitrógeno que requieren para manufacturar compuestos que contienen este elemento, como clorofilas, proteínas y ácidos nucleicos. Las legumbres suministran azúcares y otras moléculas orgánicas ricas en azúcares a sus simbiontes bacterianos.

Otro ejemplo de mutualismo es la asociación entre animales constructores de arrecifes y dinoflagelados denominados **zooxantelas**. Estos protistas simbióticos viven dentro de células de pólipos coralinos (el coral forma una vacuola alrededor de la célula del alga), donde fotosintetizan y proporcionan al animal compuestos de carbono y nitrógeno, así como oxígeno (**FIGURA 54-12**). Los esqueletos de carbonato

P. Parks/OSF/Animals Animals

FIGURA 54-12 Mutualismo

Las motas verdes grisáceas en estos pólipos de coral rocoso (*Pocillopora*) son zooxantelas, algas que viven simbióticamente dentro de las células translúcidas del coral y lo abastecen de compuestos de carbono y nitrógeno. A cambio, el coral proporciona a las zooxantelas nitrógeno en forma de amoniaco.

de calcio se forman mucho más rápido alrededor de los cuerpos de coral cuando hay zooxantelas presentes; su crecimiento más rápido ayuda al coral a dominar su ubicación en un arrecife. Los corales, a su vez, suministran a las zooxantelas productos de desecho como amoniaco, que las algas usan para hacer compuestos de nitrógeno para ambos participantes.

Las **micorrizas** son asociaciones mutualistas entre hongos y raíces de plantas. La asociación es común; los biólogos consideran que alrededor de 80% de las especies de plantas tienen micorrizas. El hongo, que crece alrededor y hacia dentro de las raíces, así como hacia el suelo circundante, absorbe minerales esenciales, especialmente fósforo, del suelo y los proporciona a la planta. A cambio, la planta suministra al hongo moléculas orgánicas producidas por fotosíntesis. Las plantas crecen más vigorosamente en presencia de hongos micorrizas (vea las figuras 29-19 y 36-11) y toleran mejor los estresantes ambientales como sequías y elevadas temperaturas del suelo. De hecho, algunas plantas son incapaces de mantenerse por sí solas en condiciones naturales si no están presentes los hongos con los que normalmente forman micorrizas.

El comensalismo es tomar sin dañar

El **comensalismo** es un tipo de simbiosis en el que una especie se beneficia y la otra no es dañada ni ayudada. Un ejemplo de comensalismo es la relación entre insectos sociales y carroñeros como ácaros, escarabajos o milpiés, que viven en los nidos de los insectos sociales. Por ejemplo, ciertos tipos de lepismas se mueven juntos en asociación permanente con las columnas en marcha de un ejército de hormigas y comparten la abundante comida atrapada en las incursiones de las hormigas. El ejército de hormigas no obtiene ningún beneficio o daño aparente de las lepismas.

Otro ejemplo de comensalismo es la relación entre un árbol huésped y sus epifitas, que son plantas más pequeñas, como orquídeas, helechos y musgos sujetos a las ramas del huésped (**FIGURA 54-13**). La epifita se ancla al árbol pero no obtiene nutrientes o agua directamente de éste. Vivir en el árbol le permite obtener luz adecuada, agua (como gotas de lluvia que escurren por las ramas) y minerales necesarios (deslavados de las hojas del árbol por la lluvia). Así, la epifita se beneficia de la asociación, mientras el árbol permanece sin cambio aparente. (Sin embargo, las epifitas dañan a su huésped si están presentes en un número suficientemente grande para bloquear la luz solar hacia las hojas del huésped; en este caso, la relación ya no es comensalismo).

Jeff Lepore/Photo Researchers, Inc.

FIGURA 54-13 Comensalismo
El musgo de Florida (*Tillandsia usneoides*) es una epifita gris que cuelga de plantas más grandes en el sureste de Estados Unidos. En realidad no es un musgo, sino una planta de la familia de las pináceas que florece. Aunque a menudo mide 6 m o más, no es parásito y no daña al árbol huésped. Fotografiado en otoño en Carolina del Norte, suspendida de un ciprés de los pantanos cuyo follaje ha cambiado de color.

El parasitismo es tomar a expensas de otro

El **parasitismo** es una relación simbiótica en la que un miembro, el **parásito**, se beneficia, mientras el otro, el **huésped**, es afectado de manera adversa. El parásito obtiene alimento de su huésped. Un parásito rara vez mata directamente al huésped, aunque puede debilitarlo, haciéndolo más vulnerable a los depredadores, competidores y estresantes abióticos. Cuando un parásito provoca una enfermedad y algunas veces la muerte del huésped, se denomina **patógeno**.

Las garrapatas y otros parásitos que viven fuera del cuerpo del huésped se denominan **ectoparásitos**. La figura 32-9 muestra una lamprea, un ectoparásito sobre un pez. Parásitos como las lombrices que viven dentro del huésped se denominan **endoparásitos**. El parasitismo es un estilo de vida exitoso; según una estimación, más de dos tercios de todas las especies son parásitas, ¡y más de 100 especies de parásitos viven dentro o sobre la especie humana sola! Algunos ejemplos de parásitos humanos incluyen la *Entamoeba histolytica*, una ameba que provoca disentería amebiana; el *Plasmodium*, un apicomplejo que provoca la malaria; y una variedad de gusanos parásitos, como los trematodos de la sangre, tenias, oxiuros y lombrices intestinales (vea las figuras 31-9 y 31-11).

Desde la década de 1980, las abejas silvestres y domésticas en Estados Unidos han estado muriendo; por ejemplo, los apicultores perdieron aproximadamente la mitad de sus abejas en 2005, según el Department of Agriculture de Estados Unidos. Aunque la pérdida de hábitat, los climas severos y el uso de pesticidas han contribuido al problema, los ácaros varroa y los ácaros traqueales más pequeños han sido una razón fundamental de la disminución de las abejas (**FIGURA 54-14**).

Repaso

- ¿Cuál es la relación entre las bellotas, las polillas gitanas y la enfermedad de Lyme?
- ¿Por qué el nicho realizado de un organismo suele ser más estrecho, o más restringido, que su nicho fundamental?
- ¿Cuál es el principio de exclusión competitiva?
- ¿Cuáles son los tres tipos de simbiosis?

U.S. Department of Agriculture/Agricultural Research Service

FIGURA 54-14 Parasitismo

Los ácaros traqueales microscópicos (*Acarapis woodi*) son endoparásitos que viven en los tubos traqueales de las abejas, obstruyendo sus vías respiratorias de modo que no pueden respirar eficientemente. Los ácaros traqueales también chupan el fluido circulatorio de las abejas, debilitándolas y finalmente matándolas. Los entomólogos creen que los ácaros varroa más grandes (*no se muestran*), que son ectoparásitos que también se alimentan del fluido circulatorio, son más devastadores para las poblaciones de abejas que los ácaros traqueales. Los ácaros también pueden transmitir virus a sus abejas huéspedes.

54.2 INTENSIDAD Y DIRECCIÓN DE LAS INTERACCIONES COMUNITARIAS

OBJETIVOS DE APRENDIZAJE

6 Distinguir entre especies clave y especies dominantes.

7 Distinguir entre los procesos abajo-arriba y arriba-abajo en la regulación de los ecosistemas.

Hay bastante variación en la intensidad y dirección de las interacciones entre especies dentro de comunidades ecológicas. Algunas especies, conocidas como *especies clave*, están presentes en una comunidad en poca abundancia y/o biomasa, pero tienen poderosos efectos sobre sus comunidades. Otras especies, conocidas como *especies dominantes*, ejercen poderosos efectos en sus comunidades porque están presentes en gran abundancia y/o biomasa.

Dos tipos de control afectan a las comunidades ecológicas, los procesos abajo-arriba y los procesos arriba-abajo. En los procesos *abajo-arriba*, la disponibilidad de nutrientes o de organismos alimento cuya población se ve afectada directamente por la asequibilidad de nutrientes afecta la abundancia de otros organismos de la comunidad. En los procesos *arriba-abajo*, los depredadores afectan la abundancia de otras poblaciones en la comunidad. A continuación se analizarán estos aspectos de las interacciones entre especies dentro de comunidades ecológicas.

Otras especies de una comunidad dependen de las especies clave o son afectadas en gran medida por ellas

Ciertas especies, denominadas **especies clave**, son cruciales en la determinación de la naturaleza de toda la comunidad; es decir, su composición de especies y el funcionamiento del ecosistema. Las especies clave no suelen ser las más abundantes en la comunidad. Aunque están presentes en cantidades relativamente pequeñas, los individuos de una especie clave influyen de manera profunda en toda la comunidad porque a menudo afectan la cantidad de comida y agua disponibles, o algún otro recurso. Así, el impacto de las especies clave es bastante desproporcionado con respecto a su abundancia. La identificación y protección de las especies clave son dos metas cruciales de la biología de conservación (vea el capítulo 57). Si una especie clave desaparece de una comunidad, muchas otras especies en dicha comunidad podrían volverse más comunes a raras, e inclusive desaparecer.

El término *especies clave* fue acuñado por el ecólogo Robert T. Paine en 1969, con base en sus estudios experimentales a lo largo de la costa del Pacífico en el estado de Washington (**FIGURA 54-15**). Paine retiró una estrella de mar depredadora, *Pisaster ochraceus*, de una comunidad intermareal que incluía percebes, mejillones, lapas y quitones, a todos los cuales depredaba la estrella de mar. Observó los cambios resultantes en la estructura de la comunidad y los comparó con un área de control próxima donde las estrellas de mar se dejaron intactas. Después de retirar las estrellas de mar, aproximadamente la mitad de las 15 especies desapareció del área de prueba, saturada de ciertas poblaciones de mejillones y percebes, que aumentaron rápidamente una vez libres de la depredación de las estrellas de mar. Paine observó que cuando de una comunidad se retira un depredador clave como la estrella de mar, la diversidad de especies de esa comunidad cambia notoriamente.

Un problema con el concepto de especie clave es que a menudo resulta difícil medir todos sus impactos directos e indirectos sobre un ecosistema. En consecuencia, la mayoría de la evidencia sobre la existencia

© blueeyes/Shutterstock

FIGURA 54-15 Comunidad rocosa intermareal durante la marea baja

Estrellas de mar *Pisaster* y quitones adheridos a la roca durante la marea baja. El color de las estrellas de mar *Pisaster* va del morado al café y al anaranjado. Fotografiado en verano en el Pacífico noroccidental.

de especies clave se basa en observaciones indirectas en lugar de en manipulaciones experimentales. Por ejemplo, considere la higuera. Debido a que este árbol produce una cosecha continua de frutos, podría ser una especie clave en los bosques tropicales de Centro y Sudamérica. Los monos, pájaros, murciélagos y otros vertebrados que comen frutas del bosque normalmente no consumen grandes cantidades de higo en su dieta.

Sin embargo, durante ese período del año cuando otras frutas son menos abundantes, la higuera se vuelve importante para el sustento de los vertebrados que consumen frutas. En consecuencia, se supone que en caso de que la higuera desapareciera, también lo harían la mayoría de los vertebrados que comen frutas. A su vez, en caso de que éstos desaparecieran, la distribución espacial de otras plantas productoras de frutas se volvería más limitada debido a que los consumidores de frutas ayudan a dispersar sus semillas. Así, es posible que la protección de la higuera en tales ecosistemas de bosques tropicales incremente la probabilidad de supervivencia de monos, aves, murciélagos y muchas otras especies arboríferas. La pregunta es si esta evidencia circunstancial de la higuera como especie clave es suficientemente fuerte para que los políticos garanticen una protección especial para ella.

Así como las estrellas de mar *Pisaster*, muchas especies clave son depredadores del más alto nivel; por ejemplo, considere al lobo gris. En los sitios donde los lobos estaban en peligro de extinción, las poblaciones de renos, venados y otros grandes herbívoros creció en forma exponencial. Cuando estos herbívoros pacieron en exceso la vegetación, muchas especies de plantas que no pudieron tolerar este hecho desaparecieron. Animales más pequeños como roedores, conejos e insectos disminuyeron en cantidad porque las plantas de las que dependían para alimentarse ahora eran menos abundantes. La cantidad de zorros, halcones, búhos y tejones que depredan a estos animales pequeños disminuyó, así como el número de cuervos, águilas y otras carroñeras que comen los restos de la presa del lobo. Así, la desaparición del lobo resultó en comunidades con una diversidad biológica considerablemente menor.

La reintroducción de los lobos en el Parque Nacional Yellowstone en 1995 significó para los ecólogos una oportunidad única para estudiar los impactos de las especies clave. El regreso del lobo ya ha ocasionado cambios sustanciales para otros residentes del parque. Los efectos depredatorios máximos han variado desde la modificación de las relaciones entre las especies de depredadores y presas hasta la transformación de perfiles de vegetación. Los coyotes son presas potenciales para los lobos y las manadas de éstos han diezmado algunas poblaciones de coyotes. La reducción de coyotes ha permitido que las poblaciones de presas de los coyotes, como ardillas de tierra y ardillas, crezcan. Carroñeros como los cuervos, águilas calvas y osos grises se han beneficiado al alimentarse de los restos que deja el lobo.

Las poblaciones de presas como el alce han declinado en años recientes, aunque los biólogos no están seguros de si el efecto de poda de los lobos es la razón principal. El clima (en este caso, una sequía extensa) y la cosecha humana son otros factores posibles.

Las especies dominantes influyen a una comunidad como resultado de su mayor tamaño o abundancia

En contraste con las especies clave, que tienen un mayor impacto sin importar la proporción de su abundancia, las **especies dominantes** afectan bastante a la comunidad porque son muy comunes. Los árboles, la especie dominante de los bosques, modifican el ambiente local. Los árboles proporcionan sombra, lo cual cambia la disponibilidad de luz y humedad en el piso del bosque. Los árboles proporcionan numerosos hábitats y *microhábitats* (como un hueco en el tronco de un árbol) para otras especies. Los bosques de árboles también proporcionan comida para muchos organismos, por lo que desempeñan un papel importante en el flujo de energía a lo largo del ecosistema boscoso. De manera semejante, la espartina (*Spartina*) es la especie dominante en las marismas, los pastos en los pastizales y las algas marinas en los lechos de algas marinas. Los animales también son especies dominantes; por ejemplo, los corales son la especie dominante en los arrecifes de coral y el ganado es la especie dominante en los pastizales pastoreados en exceso. En términos generales, una comunidad tiene una o algunas especies dominantes, y la mayoría de las demás especies es relativamente rara.

La regulación de un ecosistema ocurre abajo-arriba y arriba-abajo

Una cuestión que los ecólogos han considerado recientemente es cuál proceso regulatorio, abajo-arriba o arriba-abajo, es más importante en la regulación de varios ecosistemas. Tanto el flujo de energía (vea la figura 1-8) como los ciclos de la materia están implicados en los procesos abajo-arriba y arriba-abajo. Los **procesos abajo-arriba** se basan en **redes alimentarias**, la serie interconectada de organismos a través de los cuales fluye la energía en un ecosistema. Las redes alimentarias siempre tienen plantas u otros productores en el primer nivel trófico (el más bajo) (**FIGURA 54-16a**). (Un *nivel trófico* es la posición de un organismo en una red alimentaria; por ejemplo, los productores son el primer nivel trófico y los herbívoros que consumen plantas son el segundo nivel). En cierto sentido, los ciclos biogeoquímicos que regeneran nutrientes como nitratos y fosfatos para que los productores los asimilen se encuentran localizados "bajo" el primer nivel trófico. Así, los procesos abajo-arriba regulan la función del ecosistema por ciclaje de nutrientes y por la disponibilidad de otros recursos. Si los procesos abajo-arriba dominan un ecosistema, la disponibilidad de recursos como agua o minerales del suelo controla el número de productores, lo que a su vez controla el número de herbívoros, que controla el número de carnívoros. (Recuerde del capítulo 53 que los *recursos limitantes* tienden a restringir los nichos ecológicos de los organismos, afectando así el tamaño de la población).

Los procesos abajo-arriba parecen predominar en ciertos ecosistemas acuáticos en los que el nitrógeno o el fósforo son limitantes. Un experimento en el que se agregó fósforo a un río deficiente de fósforo (el río Kaparuk en Alaska) resultó en un incremento de algas, seguido con

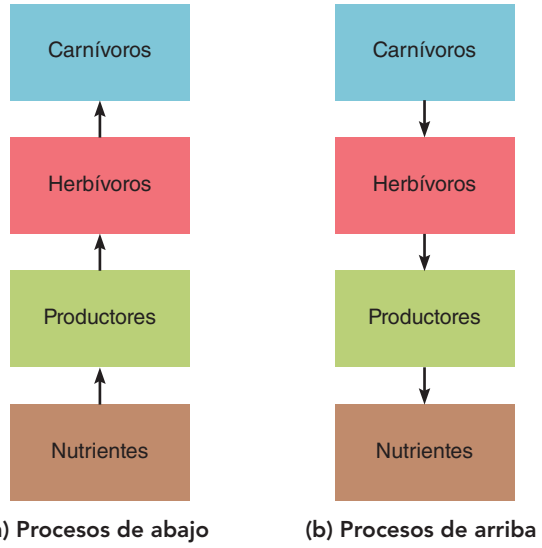


FIGURA 54-16 Procesos abajo-arriba y arriba-abajo

el tiempo por un aumento en las poblaciones de insectos acuáticos, otros invertebrados y peces.

Por el contrario, los **procesos arriba-abajo** regulan la función del ecosistema por medio de interacciones tróficas, en particular desde el nivel trófico superior (**FIGURA 54-16b**). La regulación del ecosistema por procesos arriba-abajo ocurre porque los carnívoros comen herbívoros, que a su vez comen productores, lo cual afecta los niveles de nutrientes. Si los procesos arriba-abajo dominan un ecosistema, los efectos de un incremento en la población de los depredadores superiores producen un efecto en cascada hacia abajo de la red alimentaria a través de los herbívoros y productores. De hecho, los procesos arriba-abajo también se conocen como *cascada trófica*.

Por ejemplo, un cambio en las preferencias alimenticias de las orcas, antes conocidas como ballenas asesinas, en la costa de Alaska proporciona un excelente ejemplo de una cascada trófica. Hace algunas décadas, cuando las orcas comenzaron a depredar a las nutrias marinas, la población de éstas declinó notablemente. A medida que las nutrias marinas disminuían, el número de erizos de mar, que son comidos por las nutrias marinas, aumentó. Los erizos de mar comen kelp (un alga marina), el productor en la base de la red alimentaria; el incremento en el número de erizos de mar ha ocasionado una disminución en las poblaciones de kelp.

Parece que la regulación arriba-abajo predomina en los ecosistemas con menos niveles tróficos y baja riqueza de especies. Tales ecosistemas podrían tener sólo una o unas cuantas especies de herbívoros dominantes, pero éstas tienen un fuerte impacto en las poblaciones de productores. Un excelente ejemplo de regulación arriba-abajo fue analizado en el capítulo 53: los renos introducidos en las islas Pribilof de Alaska pacieron en exceso la vegetación hasta que las plantas fueron casi eliminadas.

Podría ser que los procesos regulatorios arriba-abajo y abajo-arriba no sean mutuamente excluyentes. En un estudio de 13 años de la comunidad del matorral espinoso en el centro de Chile, los ecólogos demostraron que la regulación arriba-abajo predomina en ciertas especies de mamíferos y plantas pequeños del desierto. Sin embargo, durante los eventos periódicos de El Niño (que se abordan después en el capítulo), el aumento en la precipitación resultó en incrementos abajo-arriba en los productores y en los consumidores. Parece que en este ecosistema los procesos regulatorios arriba-abajo y abajo-arriba son importantes en la dinámica trófica a lo largo de un amplio período.

Repaso

- Las especies dominante y clave ejercen fuertes efectos sobre el carácter de una comunidad, pero en formas diferentes. ¿En qué difieren la especie dominante y la especie clave?
- Los biólogos creen que la reintroducción de lobos en el Parque Nacional de Yellowstone, que empezó en 1995, terminará por resultar en una composición más variada y exuberante de plantas. ¿Éste es un ejemplo de proceso arriba-abajo o abajo-arriba? ¿Por qué?

54.3 BIODIVERSIDAD COMUNITARIA

OBJETIVOS DE APRENDIZAJE

8 Resumir los determinantes más importantes de la riqueza de especies en una comunidad y relacionar la riqueza de especies con la estabilidad de la comunidad.

9 Plantear los resultados del análisis del efecto de la distancia en las especies de aves del Pacífico sur.

La diversidad de especies, la riqueza de especies y la uniformidad de especies varían bastante de una comunidad a otra y son influidas por muchos factores bióticos y abióticos. La **diversidad de especies** es una medida del número de especies en una comunidad (*riqueza de especies*) y de la importancia relativa de cada especie, con base en su abundancia, productividad o tamaño (*uniformidad de especies*).

La **riqueza de especies**, el número de especies en una comunidad, está determinada por el conteo de la especie de interés. Los bosques tropicales y los arrecifes de coral son ejemplos de comunidades con una riqueza de especies extremadamente alta. Por el contrario, las islas aisladas geográficamente y las cimas montañosas exhiben menos riqueza de especies. La **uniformidad de especies** da cuenta de la abundancia relativa de una especie en comparación con otras especies (**FIGURA 54-17**).

Los ecólogos han desarrollado varias expresiones matemáticas, como el *índice de Shannon*, para representar cuantitativamente la diversidad de especies. Estos *índices de diversidad* permiten que los ecólogos comparen la diversidad de especies en diferentes comunidades. Los

(a) Baja uniformidad de especies. En esta comunidad la abundancia de pasto es alta comparada con la de otras flores silvestres (bardana, milenrama y margarita ojo de buey). En consecuencia, la comunidad tiene menos uniformidad de especies.

(b) Alta uniformidad de especies. En esta comunidad cada especie tiene la misma abundancia y la comunidad tiene mayor uniformidad de especies

FIGURA 54-17 Uniformidad de especies

Se muestran dos comunidades hipotéticas con diferentes uniformidades de especies pero la misma riqueza de especies (es decir, cada una tiene cuatro especies de flores silvestres).

biólogos conservacionistas usan índices de diversidad como parte de un enfoque amplio para salvar la biodiversidad.

Los ecólogos buscan explicar por qué algunas comunidades tienen más especies que otras

¿Qué determina el número de especies en una comunidad? No hay ninguna respuesta única concluyente, aunque varias explicaciones parecen plausibles. Algunas incluyen la complejidad estructural de los hábitats, el aislamiento geográfico, el estrés del hábitat, la proximidad con los márgenes de comunidades adyacentes, la dominancia de una especie sobre otras y la historia geológica. Aunque éstos y otros factores ambientales tienen efectos positivos o negativos sobre la riqueza de especies, en cada explicación hay excepciones y variaciones. Algunas explicaciones varían a diferentes escalas espaciales: una explicación que parece funcionar a gran escala geográfica (como un continente) podría no hacerlo a una escala más pequeña (como una pradera).

En muchos hábitats, la riqueza de especies está relacionada con la complejidad estructural de los hábitats. En ambientes terrestres, los tipos de plantas que crecen en el área suelen determinar la complejidad estructural. Una comunidad estructuralmente compleja, como un bosque, ofrece una mayor variedad de nichos ecológicos potenciales que una comunidad simple, como en un desierto árido o un pastizal semiárido (**FIGURA 54-18**). Un hábitat ya complejo, como un arrecife de coral, puede volverse aún más complicado si especies potencialmente capaces de ocupar nichos ecológicos vacantes evolucionan en la comunidad o migran hacia ella, porque dichas especies crean "oportunidades" para otras adicionales. Así, parece que la riqueza de especies se autoperpetúa en cierta medida.

La riqueza de especies está relacionada inversamente con el aislamiento geográfico de una comunidad. Las comunidades de islas aisladas suelen ser mucho menos diversas que las comunidades de amientes semejantes encontrados en los continentes. Esto se debe parcialmente al *efecto de la distancia*, la dificultad que encuentran muchas especies para llegar y colonizar exitosamente una isla (**FIGURA 54-19**). Asimismo, algunas veces las especies se extinguen localmente como resultado de eventos aleatorios. En hábitats aislados, como islas o cimas de montañas, las especies extintas localmente no son reemplazadas con

PUNTO CLAVE

Una comunidad donde la vegetación es estructuralmente compleja suele ofrecer a los animales más tipos de alimento y sitios para ocultarse que una comunidad con menor complejidad estructural.

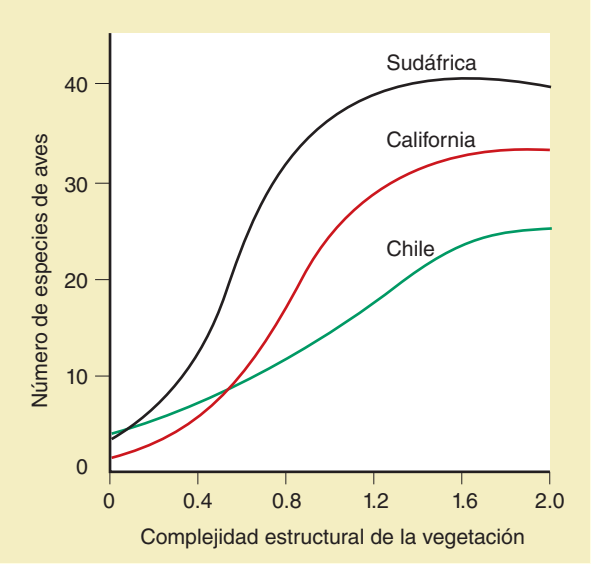


FIGURA 54-18 Efecto de la complejidad de la comunidad sobre la riqueza de especies

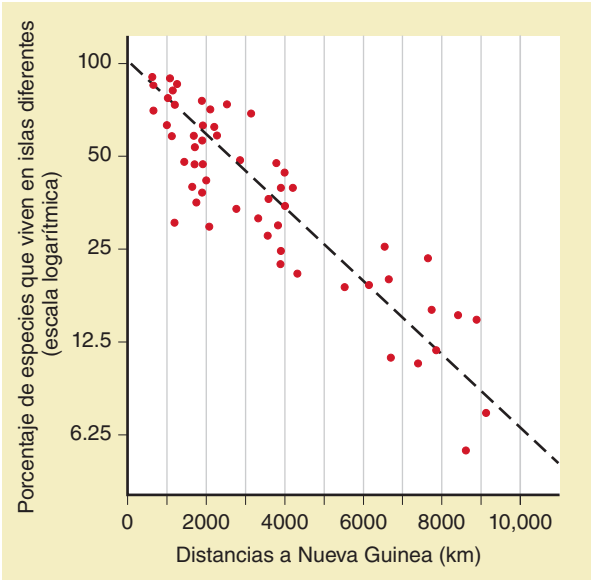
Los datos se compilaron en hábitats de chaparrales similares (áreas arbustivas y leñosas) en Chile, Sudáfrica y California. La complejidad estructural de la vegetación (*eje x*) es un gradiente de hábitats asignado numéricamente, con base en la altura y densidad de la vegetación, desde complejidad baja (matorrales muy secos) hasta complejidad alta (bosques). (Según Cody, M. L. y J. M. Diamond, eds. *Ecology and Evolution of Communities*. Harvard University, Cambridge, MA, 1975).

EXPERIMENTO CLAVE

PREGUNTA: ¿El aislamiento geográfico de una comunidad afecta su riqueza de especies?

HIPÓTESIS: Las islas cercanas a tierra firme (o a una isla muy grande) tienen mayor riqueza de especies que las islas más alejadas de tierra firme.

EXPERIMENTO: El número de especies de aves fue catalogado en las islas del Pacífico sur situadas a varias distancias de Nueva Guinea, una fuente de especies colonizadoras para estas islas más pequeñas. Cada punto en la gráfica representa una isla diferente.



RESULTADOS Y CONCLUSIÓN: El porcentaje de especies de aves del Pacífico sur encontrado en cada isla en la misma región está relacionado con la distancia a Nueva Guinea. (Nueva Guinea cuenta con 100% de las especies de aves que viven en esa región). Así, la riqueza de especies declina a medida que aumenta la distancia a Nueva Guinea.

Fuente: según Diamond, J. M. "Biogeographic Kinetics: Estimation of Relaxation Times for Avifaunas of Southwest Pacific Islands". *Proceedings of the National Academy of Sciences*, vol. 69, 1972.

FIGURA 54-19 El efecto de la distancia

rapidez. Las áreas aisladas suelen ser pequeñas y tienen menos nichos ecológicos potenciales.

Por lo general, la riqueza de especies está inversamente relacionada con el estrés ambiental de un hábitat. Sólo las especies capaces de soportar condiciones extremas viven en una comunidad estresada por el ambiente. Así, la riqueza de especies de un río altamente contaminado es baja en comparación con la de una corriente prístina próxima. De manera semejante, la riqueza de especies de comunidades en latitudes altas (más alejadas del ecuador) expuestas a climas severos es menor que la de comunidades en latitudes más bajas (próximas al ecuador) con climas más benignos (**FIGURA 54-20**). Esta observación, conocida como *hipótesis de la riqueza de energía de las especies* sugiere que las diferentes latitudes afectan la riqueza de especies debido a variaciones en la energía solar. Más energía podría permitir que más especies coexistan en una región dada. Aunque los países ecuatoriales; Colombia, Ecuador y Perú, ocupan sólo 2% de la superficie terrestre, contienen de manera notable 45,000 especies de plantas nativas. El territorio continental de Estados Unidos y Canadá, un área superficial significativamente más grande, aloja un total de 19,000 especies de plantas nativas. Sólo Ecuador contiene más de 1300 especies de aves nativas: el doble que Estados Unidos y Canadá combinados.

La riqueza de especies suele ser mayor en los márgenes de comunidades distintas que en sus centros. La razón es que un **ecotono**, una zona de transición donde se encuentran dos o más especies, contiene a todos o a la mayoría de los nichos ecológicos de las comunidades adyacentes, así como a algunos que son únicos del ecotono (vea la figura 56-24). Este cambio en la composición de especies producido en el ecotono se conoce como **efecto de borde**.

La riqueza de especies se reduce cuando cualquier especie disfruta una posición de dominancia dentro de una comunidad; una especie dominante puede apropiarse de una porción desproporcionada de los recursos disponibles, dispersando así o sacando de la competencia a otras especies. El ecólogo James H. Brown de la Universidad de Nuevo México se ha dedicado a estudiar la composición y riqueza de especies en experimentos conducidos desde 1977 en el desierto chihuahuense del sureste de Arizona. En un experimento, el retiro de tres especies dominantes, todas ratas canguro, de varias parcelas resultó en un incremento en la diversidad de otras especies de roedores. Este aumento fue atribuido a la disminución de la competencia por comida y a un hábitat modificado debido a que la abundancia de especies de pastos se incrementó de manera extraordinaria después del retiro de las ratas canguro.

La riqueza de especies se ve bastante afectada por la historia geológica. Muchos científicos piensan que los bosques tropicales son antiguas comunidades estables que han experimentado relativamente pocas perturbaciones extendidas a lo largo de la historia de la Tierra. (En ecología, una **perturbación** es cualquier evento en el tiempo que interrumpe la

PUNTO CLAVE La riqueza de especies aumenta a lo largo de un gradiente polar ⟶ ecuatorial. Esta correlación ha sido observada para muchos organismos, desde plantas hasta primates en ambientes terrestres y marinos.

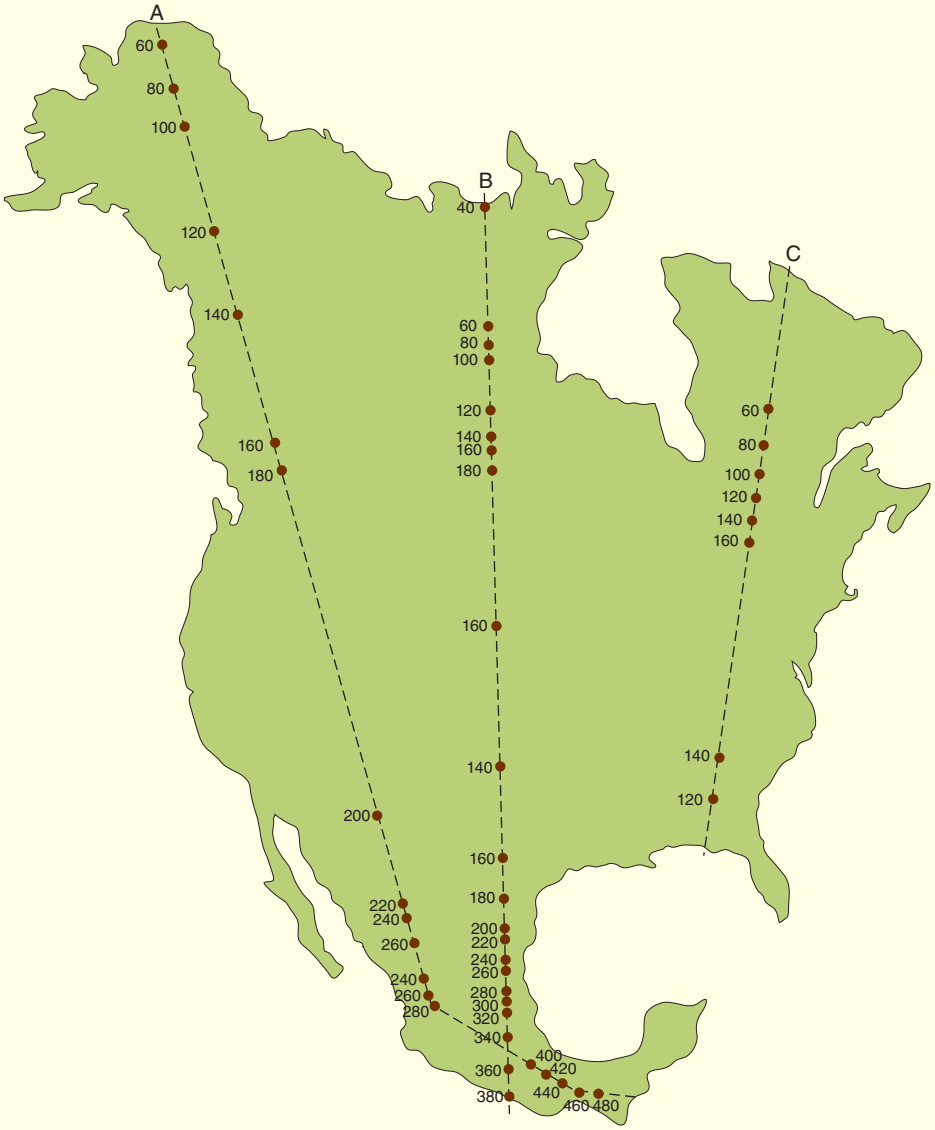


FIGURA 54-20 *Animada* **Efecto de la latitud sobre la riqueza de especies de aves que se reproducen en Norteamérica**

Se muestra la riqueza de especies de tres transectas norte-sur (A, B y C). Observe que el número global de especies de aves reproductoras es mayor a altitudes más bajas hacia el ecuador que a altitudes más elevadas. Sin embargo, este patrón es modificado en mayor grado por otros factores, como características de la precipitación y la superficie (como las montañas). (Según Cook, R. E. "Variation in Species Density of North American Birds". *Systematic Zoology*, vol. 18, 1969).

estructura de la comunidad o de la población). Durante este tiempo, en los bosques tropicales evolucionó una multitud de especies. Por el contrario, los glaciares han alterado repetidamente las regiones templadas y árticas durante la historia de la Tierra. Un área desocupada recientemente por glaciares tendrá baja riqueza de especies porque pocas de ellas tendrán la posibilidad de ingresar y establecerse ahí. La idea de que los hábitats más antiguos y estables tienen mayor riqueza de especies que los hábitats sometidos a perturbaciones frecuentes de largo alcance se conoce como *hipótesis del tiempo*.

La riqueza de especies puede promover la estabilidad de la comunidad

Tradicionalmente, la mayoría de los ecólogos suponían que la estabilidad de la comunidad, la capacidad de una comunidad para resistir perturbaciones, es una consecuencia de su complejidad. Es decir, los ecólogos conjeturaban que una comunidad con considerable riqueza de especies es más estable que una comunidad con menos riqueza de especies. Según este enfoque, mientras mayor sea la riqueza de especies, menos críticamente importante debería ser cualquier especie por sí sola. Con muchas interacciones posibles dentro de la comunidad, parece improbable que alguna perturbación única pudiera afectar suficientes componentes del sistema para hacer una diferencia significativa en su funcionamiento.

La evidencia que apoya esta hipótesis se encuentra en el hecho de que los brotes destructivos de epidemias son más comunes en los campos cultivados, que tienen menor riqueza de especies, que en comunidades naturales con mayor riqueza de especies. Como otro ejemplo, la casi completa pérdida del castaño estadounidense a causa del hongo roya del castaño tuvo poco efecto sobre los bosques de los Apalaches, con una diversidad moderada, de los que formaba parte.

Estudios en curso dirigido por David Tilman de la Universidad de Minnesota y John Downing de la Universidad de Iowa han reforzado el vínculo entre riqueza de especies y estabilidad de la comunidad. En su estudio inicial, establecieron y supervisaron 207 parcelas de varias especies de pastos en Minnesota por siete años. Durante el período de estudio, ocurrió la peor sequía en Minnesota en 50 años (1987-1988). Los ecólogos encontraron que las parcelas con el mayor número de especies de plantas perdieron menos cobertura del suelo, medida en peso seco, y se recuperaron más rápido que las parcelas pobres en especies. Después, estudios de Tilman y sus colegas apoyaron estas conclusiones y mostraron un efecto semejante de la riqueza de especies sobre la estabilidad de la comunidad durante años sin sequía. Trabajos parecidos realizados por casi tres docenas de ecólogos en ocho sitios de pastizales en Europa también apoyan el vínculo entre riqueza de especies y estabilidad de la comunidad.

Algunos científicos no están de acuerdo con la conclusión de Tilman y otros grupos de investigadores en que la presencia de más especies confiere mayor estabilidad a la comunidad. Estos críticos argumentan que es difícil separar el número de especies de otros factores que podría afectar la productividad. Sugieren que sería mejor empezar con ecosistemas establecidos y estudiar lo que ocurre con su productividad una vez que se retiran las plantas.

Otra observación que agrega una capa de complejidad al debate riqueza de especies-estabilidad de la comunidad es que las poblaciones de especies individuales dentro de una comunidad rica en especies a menudo varían de manera significativa de un año al otro. Podría parecer paradójico que la variación dentro de las poblaciones de especies individuales se relacione con la estabilidad de toda la comunidad. Sin embargo, cuando se consideran todas las interacciones entre los organismos en una comunidad, resulta evidente que algunas especies se benefician a expensas de otras. Si una especie declina en un año dado, otras especies que compiten con ella podrían aumentar. Por tanto, si un ecosistema contiene más especies, es probable que por lo menos algunas sean resistentes a cualquier perturbación dada.

Repaso

- ¿Cómo está relacionada la riqueza de especies de una comunidad con el aislamiento geográfico?
- ¿De qué manera es relevante la complejidad estructural de los hábitats para la riqueza de especies?
- ¿Cómo está relacionada la riqueza de especies de una comunidad con el estrés ambiental de un hábitat?

54.4 DESARROLLO COMUNITARIO

OBJETIVOS DE APRENDIZAJE

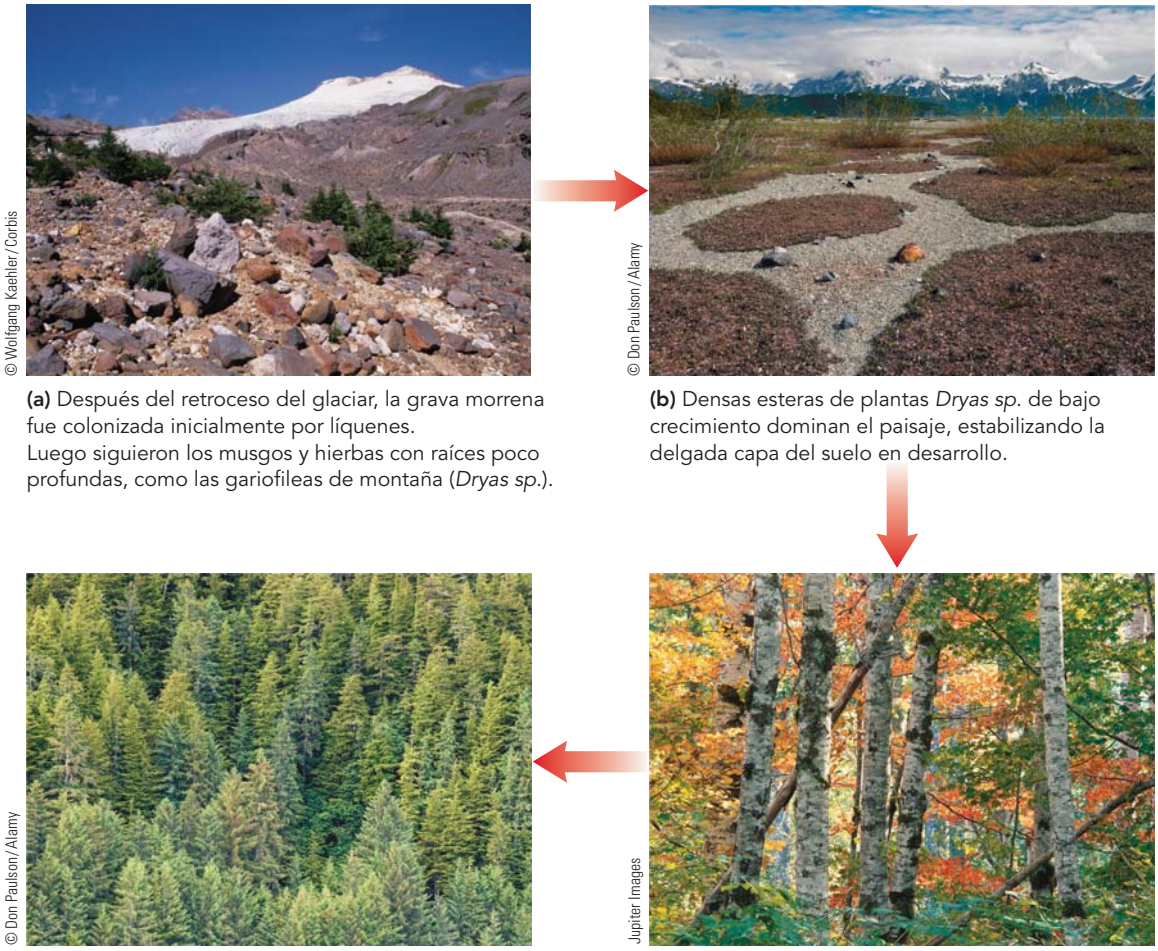
10 Definir *sucesión* y distinguir entre sucesión primaria y secundaria.
11 Describir la hipótesis de la perturbación intermedia.
12 Analizar las dos opiniones tradicionales de la naturaleza de las comunidades: el modelo organísmico de Clement y el modelo individualista de Gleason.

Una comunidad no cobra existencia en plena florescencia, sino que se desarrolla gradualmente a través de una serie de etapas, cada una dominada por diferentes organismos. El proceso de desarrollo de la comunidad a lo largo del tiempo, lo cual implica que las especies en una etapa sean sustituidas por especies diferentes, se denomina **sucesión**. Un área está colonizada inicialmente por ciertas especies sucesionales tempranas que dan lugar con el tiempo a otras; que a su vez dan lugar a especies sucesionales tardías.

La sucesión suele describirse en términos de los cambios en la composición de las especies de vegetación de una zona, aunque cada etapa sucesional también tiene sus propios tipos de animales característicos y otras especies. El tiempo implicado en la sucesión es del orden de decenas, cientos o miles de años, no los millones de años implicados en la escala de tiempo de la evolución.

Los ecólogos distinguen dos tipos de sucesión: primaria y secundaria. La **sucesión primaria** es el cambio en la composición de las especies a lo largo del tiempo en un hábitat que no estaba poblado previamente por organismos. Cuando empieza la sucesión primaria no existe suelo. Las superficies rocosas desnudas, como la lava volcánica recientemente formada y roca limpia raspada por los glaciares son ejemplos de sitios donde la sucesión primaria podría tener lugar (**FIGURA 54-21**).

La isla indonesia de Krakatoa ha proporcionado a los científicos un estudio perfecto a largo plazo de la sucesión primaria en un bosque tropical. En 1883, una erupción volcánica destruyó virtualmente toda la vida sobre la isla. Los ecólogos han estudiado el ecosistema durante más de 100 años desde la devastación a fin de documentar el regreso de las formas de vida. Hasta alrededor de la década de 1990, los ecólogos encontraron que el avance de la sucesión primaria era extremadamente lento, en parte debido al aislamiento de Krakatoa (recuerde el efecto de la distancia analizado antes en el capítulo). Muchas especies están limitadas en su capacidad para dispersarse sobre el agua. Por ejemplo, el bosque de Krakatoa puede contar con sólo la décima parte de la riqueza de especies arbóreas de un bosque tropical no perturbado en las islas vecinas. A su vez, la falta de diversidad vegetal ha limitado a su vez el número de especies animales colonizadoras. Por ejemplo, en un área fo-



(a) Después del retroceso del glaciar, la grava morrena fue colonizada inicialmente por líquenes. Luego siguieron los musgos y hierbas con raíces poco profundas, como las gariofileas de montaña (*Dryas sp.*).

(b) Densas esteras de plantas *Dryas sp.* de bajo crecimiento dominan el paisaje, estabilizando la delgada capa del suelo en desarrollo.

(c) Los alisos sustituyen a la comunidad de *Dryas sp.* Tanto los alisos como los *Dryas sp.* cuentan con bacterias que fijan nitrógeno en los nódulos de su raíz, lo cual mejora el contenido de nitrógeno del suelo.

(d) A medida que mejora la condición del suelo, el abeto sitka (*Picea sichensis*) sustituye a la comunidad de aliso. Después de varios cientos de años, el bosque consta de abeto sitka y tsuga occidental (*Tsuga heterophylla*).

FIGURA 54-21 ***Animada*** **Sucesión primaria luego del retroceso de los glaciares**
Los ecologistas tienen documentada la sucesión primaria del retroceso de los glaciares en Glacier Bay, Alaska.

restal de Krakatoa, donde los zoólogos esperaban encontrar más de 100 especies de mariposas, sólo hay dos.

La **sucesión secundaria** es el cambio en la composición de las especies que ocurre después de que una perturbación remueve la vegetación existente; el suelo ya existe en estos sitios. Los campos agrícolas abandonados o las zonas abiertas producidas por incendios forestales son ejemplos comunes de sitios donde ocurre sucesión secundaria. Durante el verano de 1988, los incendios destruyeron aproximadamente la tercera parte del Parque Nacional Yellowstone. Este desastre natural constituyó una valiosa oportunidad para estudiar la sucesión secundaria en áreas que habían sido bosques. Después de la conflagración, la ceniza gris cubrió el suelo forestal y la mayoría de los árboles, aunque aún de pie, fueron carbonizados y murieron. La sucesión secundaria en Yellowstone ha ocurrido con rapidez desde 1988. Menos de un año después, en la primavera de 1989, trucha lirio y otras hierbas brotaron y cubrieron buena parte del suelo. En 1998, un bosque joven de pinos desde 40 cm hasta poco más de un metro de altura dominaba el área. Plántulas de abeto Douglas también empezaron a aparecer en 1998. Los ecólogos continúan supervisando los cambios en Yellowstone a medida que avanza la sucesión secundaria.

Las perturbaciones afectan la sucesión y la riqueza de especies

Estudios recientes han sugerido que la sucesión avanza inevitablemente hacia una comunidad estable y persistente, conocida como *comunidad clímax*, que está determinada sólo por el clima. No se pensaba que las perturbaciones periódicas, como incendios o inundaciones, tuvieran mucha influencia sobre las comunidades clímax. Si la comunidad clímax era perturbada de cualquier manera, regresaría a un equilibrio estable y autosustentable con el tiempo.

Este punto de vista tradicional de la estabilidad ha dejado de ser favorecido. La aparente estabilidad de punto final de la composición de especies en un bosque "clímax" es probablemente el resultado de

cuánto viven los árboles con respecto a la duración de la vida útil humana. Ahora se acepta que las comunidades forestales nunca alcanzan un estado de equilibrio permanente, sino que existen en un estado de perturbación continua. La composición de especies y la abundancia relativa de cada especie varían en una comunidad madura sobre un intervalo de gradientes ambientales, aunque la comunidad retenga una apariencia relativamente uniforme de manera global.

Debido a que todas las comunidades están expuestas a perturbaciones periódicas, tanto naturales como inducidas por los humanos, los ecólogos han intentado comprender desde hace mucho los efectos de la perturbación sobre la riqueza de especies. Un avance importante fue el desarrollo de la **hipótesis de la perturbación intermedia** de Joseph H. Connell. Cuando él analizó la riqueza de especies en bosques tropicales y arrecifes de coral, propuso que la riqueza de especies es máxima a niveles moderados de perturbación (**FIGURA 54-22**). A un nivel moderado de perturbación, la comunidad es un mosaico de parches de hábitats en diferentes etapas de sucesión; existe un intervalo de sitios, desde los recientemente perturbados hasta los que no han sido perturbados en muchos años. Cuando las perturbaciones son frecuentes o intensas, sólo las especies mejor adaptadas a etapas previas de la sucesión persisten, mientras que las perturbaciones de bajo nivel permiten que especies sucesionales tardías dominen a tal grado que las otras especies desaparecen. Por ejemplo, cuando los incendios periódicos son suprimidos en los bosques, reduciendo la perturbación a un bajo nivel, algunas de las hierbas "típicas" del bosque declinan en número e inclusive desaparecen.

Una de las dificultades con la hipótesis de la perturbación intermedia es definir con precisión lo que constituye un nivel "intermedio" de perturbación. A pesar de este problema, la hipótesis tiene ramificaciones importantes para la biología de la conservación porque establece que no es posible mantener una comunidad particular simplemente por el hecho de crear una reserva a su alrededor. Las perturbaciones tanto naturales como inducidas por los humanos provocan cambios en la composición de las especies y es posible que los humanos tengan que intervenir intencionalmente a fin de preservar la riqueza de especies de la comunidad original. Qué tipo de intervención humana es necesaria y en qué grado para mantener la riqueza de especies es un tema polémico.

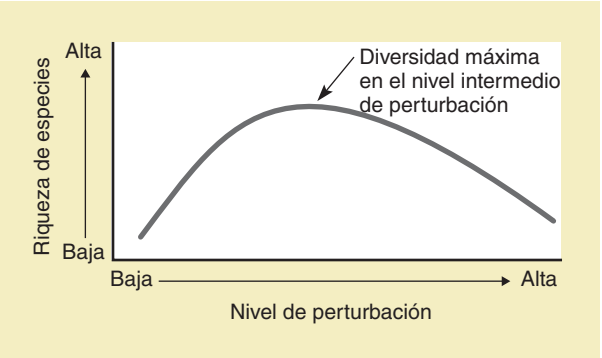


FIGURA 54-22 Hipótesis de la perturbación intermedia
La riqueza de especies es máxima a un nivel intermedio de perturbación. (Según Connell, J. H. "Diversity in Tropical Rain Forests and Coral Reefs". *Science*, vol. 199, 1978.)

Los ecólogos continúan estudiando la estructura comunitaria

Una de las cuestiones fundamentales en la ecología de comunidades, desde principios de 1900 hasta el presente, es la naturaleza de las comunidades. ¿Las comunidades son sistemas altamente organizados de especies predecibles o son abstracciones producidas por la mente de los ecólogos?

El botánico estadounidense Frederick E. Clements (1874-1945) estaba sorprendido por la uniformidad mundial de largos tractos de vegetación; por ejemplo, los bosques tropicales en Sudamérica, África y el sureste de Asia. También observó que aun cuando la composición de las especies de una comunidad en un hábitat particular puede ser diferente de la de una comunidad en un hábitat con clima semejante en cualquier parte del planeta, los componentes globales de las dos comunidades suelen ser semejantes. Consideró a las comunidades algo así como "superorganismos" cuyas especies miembro cooperaban entre sí de manera que semejaba la cooperación de las partes del cuerpo de un organismo individual. El enfoque de Clements era que la comunidad pasaba por ciertas etapas de desarrollo, como las etapas embrionarias de un organismo, y que terminaba por llegar a una etapa adulta; el proceso de desarrollo era la sucesión y la etapa adulta era la comunidad clímax. Este enfoque cooperativo de la comunidad, denominado **modelo organísmico** provoca estrés en la interacción de los miembros, los cuales tienden a agruparse estrechamente dentro de los límites discretos de la comunidad (**FIGURA 54-23a**).

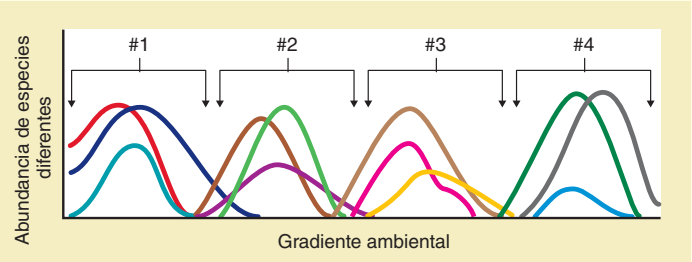
Los opositores del modelo organísmico, en particular el ecólogo Henry A. Gleason (1882-1975), sostenían que las interacciones biológicas son menos importantes en la producción de comunidades que los gradientes ambientales (como clima y suelo) e inclusive el azar. En efecto, el concepto de comunidad es cuestionable. Puede ser una categoría clasificatoria sin sustento en la realidad, que refleja poco más que la tendencia de organismos con requerimientos ambientales parecidos a vivir en sitios semejantes. Esta escuela de pensamiento, denominada **modelo individualista**, enfatiza la individualidad de las especies, cada una con sus propios requerimientos de vida abióticos. Sostiene que las comunidades son por tanto asociaciones no interdependientes de organismos. Más bien, cada especie está distribuida de manera independiente a través de un continuo de áreas que satisfacen sus propios requerimientos individuales (**FIGURA 54-23b**).

Debates como éste sobre la naturaleza de las comunidades forman parte integral del proceso científico porque alimentan la discusión y la investigación que llevan a una mejor comprensión de amplios principios científicos. Estudios que prueban la hipótesis organísmica e individualista de las comunidades no apoyan el concepto interactivo de Clements de las comunidades como unidades discretas. En cambio, la mayoría de los estudios están a favor del modelo individualista. Como se muestra en la **FIGURA 54-23c**, las especies arbóreas en los bosques de Wisconsin están distribuidas en un gradiente que va de ambientes húmedos a secos. Además, los estudios de movimientos de plantas y animales durante los pasados 14,000 años apoyan el modelo individualista porque parece que las especies individuales, no las comunidades enteras, se han redistribuido en respuesta a cambios climatológicos.

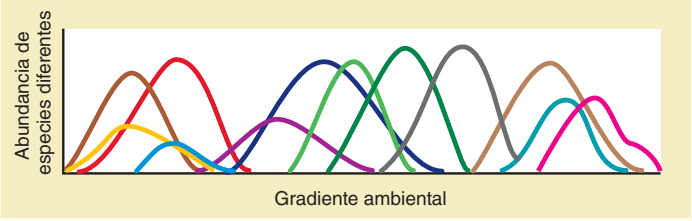
Repaso

- ¿Qué es la sucesión?
- ¿En qué se diferencia la sucesión primaria de la sucesión secundaria?
- ¿Qué es la hipótesis de la perturbación intermedia de Connell?
- ¿En qué se diferencian los modelos organizativo e individualista de la naturaleza de las comunidades?

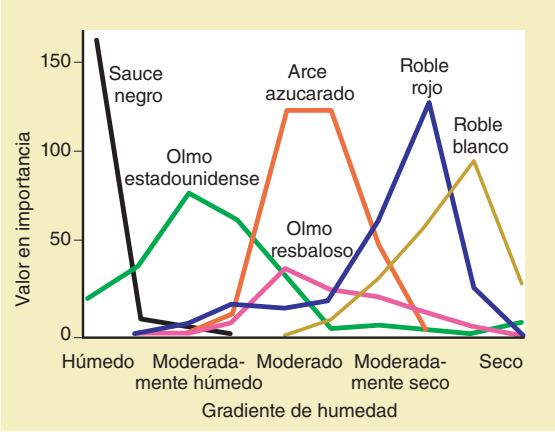
PUNTO CLAVE La mayoría de las comunidades son asociaciones individualistas de especies, más que unidades distintas que actúan como "superorganismos".



(a) Modelo organísmico. De acuerdo con esta hipótesis, las comunidades están organizadas como unidades distintas. Cada una de las cuatro comunidades mostradas (*corchetes numerados*) consta de un ensamblaje de especies distintas (*cada curva coloreada representa una sola especie*). Las flechas indican ecotonos, regiones de transición a lo largo de las fronteras comunitarias.



(b) Modelo individualista. Este modelo pronostica un ensamblaje de especies más aleatorio a lo largo de un gradiente de condiciones ambientales.



(c) Las especies de árboles en los bosques de Wisconsin, que están distribuidas a lo largo de un gradiente de humedad se parecen más al modelo individualista. El "valor en importancia" (*eje y*) de cada especie en una ubicación dada combina tres aspectos (densidad de población, frecuencia y tamaño).

FIGURA 54-23 Naturaleza de las comunidades

(**c,** adaptado de Curtis, J. T. *The Vegetation of Wisconsin*, University of Wisconsin Press, Madison, 1959).

RESUMEN: ENFOQUE EN LOS OBJETIVOS DE APRENDIZAJE

54.1 *(página 1174)*

1 Definir *nicho ecológico* y distinguir entre un nicho fundamental de un organismo y su nicho realizado.

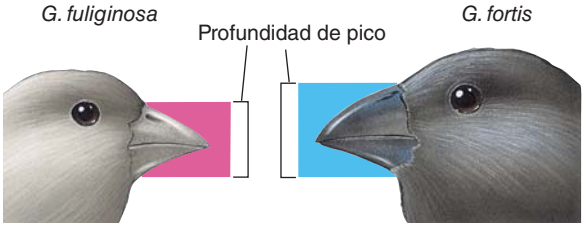
- El estilo de vida y el papel particulares de un organismo en una comunidad es su **nicho ecológico.** El nicho ecológico de un organismo toma en cuenta todos los aspectos bióticos y abióticos de la existencia del organismo. El **hábitat** de un organismo (donde vive) es uno de los parámetros empleados para describir el nicho.
- Los organismos pueden explotar más recursos y desempeñar un papel más amplio en la vida de su comunidad de lo que en realidad hacen. El nicho ecológico potencial para un organismo es su **nicho fundamental**, mientras que el nicho que realmente ocupa es su **nicho realizado**.

2 Definir *competencia* y distinguir entre competencia interespecífica e intraespecífica.

- La **competencia** ocurre cuando dos o más individuos intentan usar el mismo recurso esencial, como alimento, agua, refugio, espacio vital o luz solar.
- La competencia ocurre entre individuos dentro de una población **(competencia intraespecífica)** o entre diferentes especies **(competencia interespecífica)**.

3 Resumir los conceptos de principio de exclusión competitiva, repartición de recursos y desplazamiento de carácter.

- De acuerdo con el **principio de exclusión competitiva**, dos especies no pueden ocupar el mismo nicho en la misma comunidad por un período indefinido; una especie es excluida por otra como resultado de la competencia por un recurso limitante.
- La evolución de diferencias en el uso de los recursos, conocida como **repartición de recursos**, reduce la competencia entre especies similares.
- La competencia entre algunas especies es reducida por el **desplazamiento de carácter**, en el cual sus características estructurales, ecológicas y de conducta divergen cuando sus rangos se traslapan.



4 Definir *depredación* y describir los efectos de la selección natural en las relaciones depredador-presa.

- La **depredación** es el consumo de una especie (la **presa**) por otra (el **depredador**). Durante la **coevolución** entre depredador y presa, en las especies depredadoras evolucionaron maneras más eficientes de atrapar presas y en las especies que son presas evolucionaron mejores maneras de escapar de los depredadores.

5 Distinguir entre mutualismo, comensalismo y parasitismo, y dar ejemplos de cada uno.

- La **simbiosis** es cualquier asociación íntima o a largo plazo entre dos o más especies. Los tres tipos de simbiosis son mutualismo, comensalismo y parasitismo.
- En el **mutualismo** ambos participantes se benefician. Tres ejemplos de mutualismo son las **bacterias fijadoras de nitrógeno** y las legumbres, **zooxantelas** y corales, y **micorrizas** (hongos y raíces de plantas).
- En el **comensalismo** un organismo se beneficia y el otro permanece sin cambio. Dos ejemplos de comensalismo son las lepismas y el ejército de hormigas, así como las epifitas y plantas más grandes.
- En el **parasitismo,** un organismo (el **parásito**) se beneficia mientras el otro (el **huésped**) es dañado. Un ejemplo de parasitismo se encuentra en los ácaros que crecen dentro o sobre las abejas. Algunos parásitos son **patógenos** que provocan enfermedades.

54.2 *(página 1185)*

6 Distinguir entre especies clave y especies dominantes.

- Las **especies clave** están presentes en cantidades relativamente pequeñas pero son cruciales para determinar la composición de las especies y el funcionamiento del ecosistema de toda la comunidad.
- Al contrario de las especies clave, que tienen un impacto que es desproporcionado con respecto a su abundancia, las **especies dominantes** afectan bastante a la comunidad de la que forman parte porque son muy comunes.

7 Distinguir entre los procesos abajo-arriba y arriba-abajo en la regulación de los ecosistemas.

- Si los procesos **abajo-arriba** dominan en un ecosistema, la disponibilidad de recursos, como los minerales, controla la cantidad de productores (es decir, el nivel trófico más bajo), que a su vez controla el número de herbívoros, lo que a su vez controla el número de carnívoros.
- Los procesos **arriba-abajo** regulan los ecosistemas desde el nivel trófico más alto: por consumidores que comen productores. Si los procesos arriba-abajo dominan un ecosistema, un aumento en la cantidad de depredadores superiores ocasiona una cascada hacia abajo de la red alimentaria a través de herbívoros y productores.

54.3 *(página 1187)*

8 Resumir los determinantes más importantes de la riqueza de especies en una comunidad y relacionar la riqueza de especies con la estabilidad de la comunidad.

- La complejidad de una comunidad se expresa en términos de la **riqueza de especies**, el número de especies dentro de una comunidad, y la **diversidad de especies**, una medida de la importancia relativa de cada especie dentro de una comunidad con base en su abundancia, productividad o tamaño.
- La riqueza de especies a menudo es grande en un hábitat que tiene complejidad estructural; en una comunidad que no está aislada (el efecto de la distancia) o gravemente estresada; en una comunidad donde hay más disponibilidad de energía (la hipótesis de la riqueza de energía de las especies); en **ecotonos** (zonas de transición entre comunidades); y en comunidades con largas historias sin **perturbaciones** importantes, eventos que desorganizan a la comunidad o a su estructura de población.
- Varios estudios sugieren que la riqueza de especies puede promover estabilidad en la comunidad.

9 Plantear los resultados del análisis del efecto de la distancia en las especies de aves del Pacífico sur.

- El número de especies de aves encontradas en cada isla en el Pacífico sur está relacionada inversamente con su aislamiento geográfico; es decir, con su distancia a Nueva Guinea. La riqueza de una especie disminuye a medida que aumenta la distancia a Nueva Guinea.

54.4 *(página 1190)*

10 Definir *sucesión* y distinguir entre sucesión primaria y secundaria.

- **Sucesión** es el reemplazo ordenado de una comunidad por otra. La **sucesión primaria** ocurre en un área que previamente estaba inhabitada (como una roca desnuda). La **sucesión secundaria** empieza en un área donde había una comunidad preexistente y un suelo bien formado (como tierras de cultivo abandonadas).

11 Describir la hipótesis de la perturbación intermedia.

- La perturbación afecta la sucesión y la riqueza de especies. Según la **hipótesis de la perturbación intermedia**, la riqueza de especies es máxima a niveles moderados de perturbación, lo que crea un mosaico de parches de hábitat en etapas diferentes de sucesión.

12 Analizar las dos opiniones tradicionales de la naturaleza de las comunidades: el modelo organísmico de Clement y el modelo individualista de Gleason.

- El **modelo organísmico** considera a una comunidad como un "superorganismo" que pasa por ciertas etapas de desarrollo (sucesión) hacia la adultez (clímax). En este enfoque, las interacciones biológicas son responsables en primera instancia de la composición de la especie y los organismos son bastante interdependientes.
- La mayoría de los ecólogos apoyan el **modelo individualista**, que desafía el concepto de una comunidad altamente interdependiente. Según este modelo, los factores ambientales abióticos son los determinantes primarios de la composición de las especies en una comunidad y los organismos son independientes entre sí de alguna manera.

CENGAGENOW™ **Explore la competencia interespecífica, la repartición de recursos, el mimetismo y el efecto de la distancia haciendo clic en las figuras en CengageNOW.**

EVALÚE SU COMPRENSIÓN

1. Un recurso limitante hace todo lo siguiente excepto que (a) tiende a restringir el nicho ecológico de una especie (b) su disponibilidad es corta con respecto a la necesidad de una especie por él (c) limita la presencia de una especie en una comunidad dada (d) resulta en una perturbación intermedia (e) puede ser limitante sólo para parte del ciclo de vida de un organismo
2. Con base en la evidencia actual, las mariposas monarca y virrey son probablemente un ejemplo de (a) mimetismo batesiano (b) desplazamiento de carácter (c) repartición de recursos (d) mimetismo müllerianо (e) coloración críptica
3. Una asociación simbiótica en la que los organismos se benefician mutuamente se conoce como (a) depredación (b) competencia interespecífica (c) competencia intraespecífica (d) comensalismo (e) mutualismo
4. El (la) _____ de una especie es la totalidad de sus adaptaciones, su uso de recursos y su estilo de vida. (a) hábitat (b) ecotono (c) nicho ecológico (d) exclusión competitiva (e) coevolución
5. La competencia con otras especies ayuda a un organismo a determinar su (a) ecotono (b) nicho fundamental (c) nicho realizado (d) recurso limitante (e) ecosistema
6. "Los competidores completos no pueden existir" es una afirmación del principio de (a) sucesión primaria (b) recursos limitantes (c) mimetismo müllerianо (d) exclusión competitiva (e) desplazamiento de carácter
7. El _____ significa que la riqueza de una especie es mayor donde dos comunidades se encuentran que en el centro de cualquiera de las comunidades. (a) efecto de borde (b) nicho fundamental (c) desplazamiento de carácter (d) nicho realizado (e) recurso limitante

8. La sucesión primaria ocurre en (a) roca desnuda (b) lava recién enfriada (c) tierras de cultivo abandonadas (d) a y b (e) a, b y c

9. La tendencia de dos especies a diferir entre sí de manera más acentuada en áreas donde existen juntas se conoce como (a) mimetismo mülleriano (b) mimetismo batesiano (c) repartición de recursos (d) exclusión competitiva (e) desplazamiento de carácter

10. Una especie con sabor desagradable muestra su amenaza a los depredadores potenciales al exhibir (a) desplazamiento de carácter (b) recursos limitantes (c) coloración críptica (d) coloración aposemática (e) exclusión competitiva

11. Un ecólogo que estudia varias especies de aves que comen insectos y habitan en bosques no encuentra ninguna evidencia de competencia interespecífica. La explicación más probable es (a) falta de especies clave (b) baja riqueza de especies (c) competencia intraespecífica manifiesta (d) coevolución de estrategias depredador-presa (e) repartición de recursos

12. El apoyo para el modelo individualista de la estructura comunitaria incluye (a) el declive de las abejas debido a dos especies de ácaros (b) la identificación de higueras como especie clave en bosques tropicales (c) la exclusión competitiva de una especie de *Paramecium* por otra (d) la distribución de árboles a lo largo de un gradiente de humedad en bosques de Wisconsin (e) los efectos de retirar una especie de roedor dominante de un desierto de Arizona

PENSAMIENTO CRÍTICO

1. ¿En qué relación simbiótica están implicados los humanos?

2. **CIENCIA, TECNOLOGÍA Y SOCIEDAD.** Describa el nicho ecológico de los humanos. ¿Piensa usted que nuestro nicho realizado ha cambiado durante los pasados 1000 años? ¿Por qué sí o por qué no? ¿Qué papel ha desempeñó la tecnología?

3. ¿Cómo es que la distribución vertical de los percebes en Escocia es un ejemplo de exclusión competitiva?

4. En su opinión, ¿los humanos son una especie dominante o una especie clave? Explique su respuesta.

5. Muchas plantas que producen nódulos para las bacterias fijadoras de nitrógeno son comunes en sitios perturbados. Explique cómo estas plantas podrían competir con otras especies vegetales y al mismo tiempo facilitarlas.

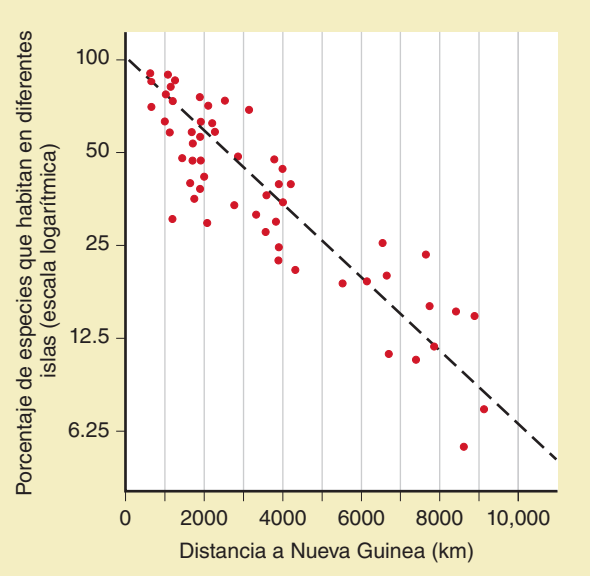
6. **VÍNCULO CON LA EVOLUCIÓN.** El tritón de piel rugosa, que vive en el occidente de Norteamérica, almacena un veneno en su piel y es evitado por los depredadores. Sin embargo, varias poblaciones de culebras han experimentado una o algunas mutaciones que les permiten tolerar la toxina, y estas serpientes se comen a los tritones sin enfermarse. ¿Cómo es que la selección natural afectó esta relación depredador-presa? Con base en lo que ha aprendido sobre la carrera armamentista evolutiva pronostique lo que les podría ocurrir a los tritones y a las culebras resistentes al veneno al paso del tiempo.

7. **VÍNCULO CON LA EVOLUCIÓN.** La competencia es una parte importante de la teoría de Darwin de la evolución por selección natural, y la evolución de características que reducen la competencia aumenta la aptitud general de una especie. Relacione esta idea con el desplazamiento de carácter y con la repartición de recursos en los pinzones de Darwin.

8. **VÍNCULO CON LA EVOLUCIÓN.** El ecólogo Charles Krebs afirmó que "la evolución opera por medio de la selección natural, que es ecología en acción". Explique qué quiso decir y relacione esta idea con un ejemplo de regulación de un ecosistema desde la perspectiva abajo-arriba o arriba-abajo.

9. **ANÁLISIS DE DATOS.** Analice las gráficas superior y de en medio en la figura 54-5. ¿Son ejemplos de crecimiento exponencial o logístico de la población? ¿Dónde está *K* en cada gráfica? (Tal vez sea necesario consultar el capítulo 53 para responder estas preguntas).

10. **ANÁLISIS DE DATOS.** Analice la figura 54-19 (que se muestra abajo). ¿Aproximadamente qué porcentaje de especies han colonizado islas a 2000 km de Nueva Guinea? ¿Y a 6000 km de Nueva Guinea? Con base en sus respuestas, explique la relación entre riqueza de especies y aislamiento geográfico.



CENGAGENOW™ **Preguntas adicionales están disponibles en CengageNOW en www.cengage.com/login.**

55 Ecosistemas y la biosfera

Michael Stubben/Visuals Unlimited

Estanque de castor. Los castores construyeron una presa con ramas y lodo (extremo lejano del estanque), transformando un pequeño arroyo en un estanque. Fotografiado en Shingle Creek, Utah.

CONCEPTOS CLAVE

55.1 El estudio del contenido de energía de los diferentes niveles tróficos aporta conocimiento sobre cuánta energía fluye a través de los componentes bióticos y abióticos de los ecosistemas.

55.2 Carbono, nitrógeno, agua y otros materiales circulan por las partes biótica y abiótica de los ecosistemas.

55.3 El ambiente abiótico, que incluye la radiación solar, la atmósfera, el océano, el clima y el fuego, ayuda a configurar la porción biótica de los ecosistemas.

55.4 Los ecólogos en ecosistemas se enfocan en los procesos químicos, físicos y biológicos de los ecosistemas a fin de aprender cómo funcionan éstos.

Casi aislado por completo de todo en el universo, excepto de la luz del Sol, el planeta Tierra ha sido comparado a menudo con una gran nave espacial cuyo sistema de sostén de la vida consta de las comunidades de organismos que la habitan, más la energía del Sol. Estos organismos producen oxígeno, traspasan energía y reciclan agua y minerales (nutrientes inorgánicos) con bastante eficacia. Sin embargo, ninguno de estos procesos ecológicos sería posible sin el ambiente abiótico (inerte) de la nave espacial Tierra. En la medida en que el Sol calienta el planeta, alimenta el ciclo hidrológico (ocasiona precipitación), activa las corrientes del océano y los patrones de circulación atmosférica, y en buena medida produce el clima al que se han adaptado los organismos. El Sol también suministra la energía que casi todos los organismos usan para llevar a cabo procesos de vida.

Las comunidades individuales y sus ambientes abióticos son **ecosistemas**, que son las unidades básicas de la ecología. Un ecosistema abarca todas las interacciones entre los organismos que viven juntos en un sitio particular, y entre dichos organismos y sus ambientes abióticos. La **ecología del ecosistema** es un subcampo de la ecología que estudia el flujo de energía y el reciclaje de productos químicos entre las partes biótica y abiótica que interactúan en un ecosistema.

Las interacciones de un ecosistema son complicadas porque cada organismo responde no sólo a los otros organismos, sino a condiciones en la atmósfera, el suelo y el agua. A su vez, los organismos ejercen un efecto en el ambiente abiótico, como cuando una presa hecha por castores crea un estanque en una zona que antes era forestal (vea la fotografía). El estanque se forma a medida que el castor construye un refugio seguro contra los depredadores. Sin embargo, la presa del castor también regula el flujo de agua hacia la corriente o río; retiene agua durante los períodos de lluvia y libera una cantidad controlada de agua a lo largo del año, incluso durante períodos de sequía.

Así como las comunidades, los ecosistemas varían en tamaño, carecen de límites precisos y están alojados en ecosistemas más grandes. El ecosistema más grande de la Tierra es la biosfera, que consta de todas las comunidades de la Tierra y sus interacciones y relaciones con el ambiente abiótico del planeta: su agua, suelo, rocas y atmósfera.

55.1 FLUJO DE ENERGÍA A TRAVÉS DE LOS ECOSISTEMAS

OBJETIVOS DE APRENDIZAJE

1. Resumir el concepto de flujo de energía a través de una red alimentaria.
2. Explicar pirámides usuales de números, biomasa y energía.
3. Distinguir entre productividad primaria bruta y productividad neta primaria.

El paso de energía en una dirección a través de un ecosistema se denomina **flujo de energía**. La energía entra en un ecosistema como energía radiante (luz solar), de la cual una pequeña porción (menos de 1%) es atrapada y usada por los *productores* durante la fotosíntesis. La energía, ahora en forma química, es almacenada en los enlaces de moléculas orgánicas (que contienen carbono) como la glucosa. Cuando la respiración celular descompone estas moléculas, la energía se vuelve disponible (en forma de ATP) para realizar trabajo, como reparar tejidos, producir calor corporal, moverse o reproducirse. A medida que se realiza trabajo, la energía escapa del organismo y se disipa en forma de calor. Finalmente, esta energía calorífica se irradia hacia el espacio. Así, una vez que un organismo ha usado energía, ésta deja de estar disponible para su reutilización (**FIGURA 55-1**). (Vea también el análisis de la segunda ley de la termodinámica en el capítulo 7).

En un ecosistema, el flujo de energía ocurre en **cadenas alimentarias**, en las que la energía pasa de un organismo al siguiente en una

PUNTO CLAVE **Los ecólogos adquieren conocimientos sobre la manera en que funcionan los ecosistemas al analizar el flujo de energía y el contenido de energía de cada nivel trófico.**

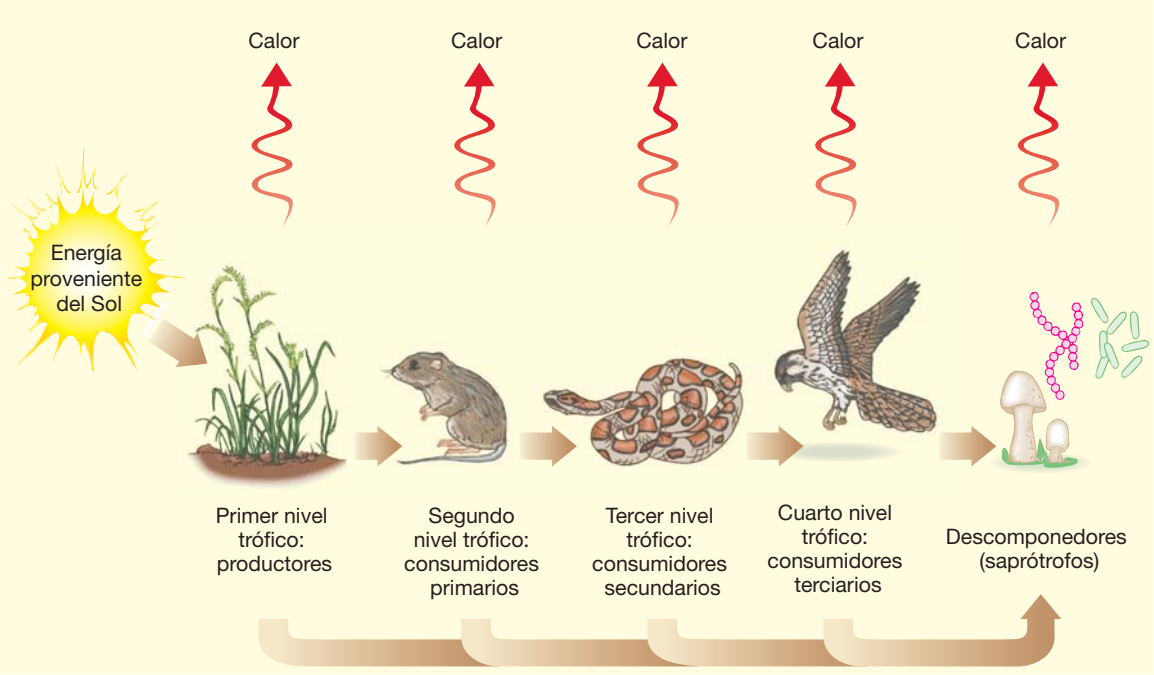


FIGURA 55-1 ***Animada*** **Flujo de energía a través de ecosistemas**
La energía entra en los ecosistemas desde una fuente externa (el Sol) y sale como pérdida de calor.

secuencia. Los **productores primarios**, también denominados *autótrofos*, o simplemente productores, constituyen el principio de la cadena alimentaria al capturar la energía solar mediante la fotosíntesis. Los productores, al incorporar a su propia biomasa (materia viviente) los productos químicos que elaboran, se vuelven recursos alimentarios potenciales para otros organismos. Las plantas son los productores más importantes en la tierra, mientras las algas y las cianobacterias son productores importantes en ambientes acuáticos.

Todos los otros organismos en una comunidad son **consumidores**, también denominados *heterótrofos,* que extraen energía de las moléculas orgánicas producidas por otros organismos. Los **herbívoros** son consumidores que comen plantas, de las cuales obtienen la energía química derivada de las moléculas de los productores y los materiales de construcción que usan para generar sus propios tejidos. Los herbívoros son, a su vez, devorados por **carnívoros**, que cosechan la energía almacenada en las moléculas de los herbívoros. Otros consumidores, llamados **omnívoros**, comen una variedad de organismos, tanto vegetales como animales.

Algunos consumidores, denominados **consumidores de detritus** o **detritívoros**, comen detritos, que es materia orgánica muerta que incluye cadáveres, hojarasca y heces. Los consumidores de detritos y los descomponedores microbianos destruyen organismos muertos y productos de desecho. Los **descomponedores**, también denominados **saprótrofos**, incluyen heterótrofos microbianos que se abastecen de energía al descomponer las moléculas orgánicas en los restos (cadáveres y desechos corporales) de todos los miembros de la cadena alimentaria. En términos generales liberan moléculas orgánicas simples, como bióxido de carbono y sales minerales, que pueden ser reutilizadas por los productores. La mayoría de las bacterias y hongos son descomponedores importantes.

Las cadenas alimentarias simples como la que se acaba de describir ocurren rara vez en la naturaleza porque pocos organismos comen sólo un tipo, o son devorados por un solo tipo, de organismo. Más a menudo, el flujo de energía y materiales a través de los ecosistemas se lleva a cabo en concordancia con un intervalo de opciones alimentarias para cada organismo. En un ecosistema de complejidad promedio son posibles cientos de vías alternativas. Así, una **red alimentaria**, que es un complejo de cadenas alimentarias interconectadas, es un modelo más real del flujo de energía y materiales a través de los ecosistemas (**FIGURA 55-2**).

Las redes alimentarias están divididas en **niveles tróficos** (del griego *tropho,* que significa "nutrimento"). Los productores (organismos que realizan la fotosíntesis) ocupan el primer nivel trófico; los consumidores primarios, el segundo; los consumidores secundarios (carnívoros), el tercero, y así sucesivamente (vea la figura 55-1).

Debido a que las cadenas y redes alimentarias son descripciones de "quién se come a quién", indican los efectos negativos que los depredadores tienen sobre su presa. Por ejemplo, considere una simple cadena

PUNTO CLAVE

En las cadenas alimentarias de todos los ecosistemas, excepto en los más simples, es demasiado complicado describir todas las especies y relaciones presentes en la realidad. Los diagramas de redes alimentarias rara vez toman en cuenta que algunos vínculos son intensos y otros son débiles. Además, las cadenas alimentarias cambian con el tiempo, con adiciones y eliminaciones de vínculos.

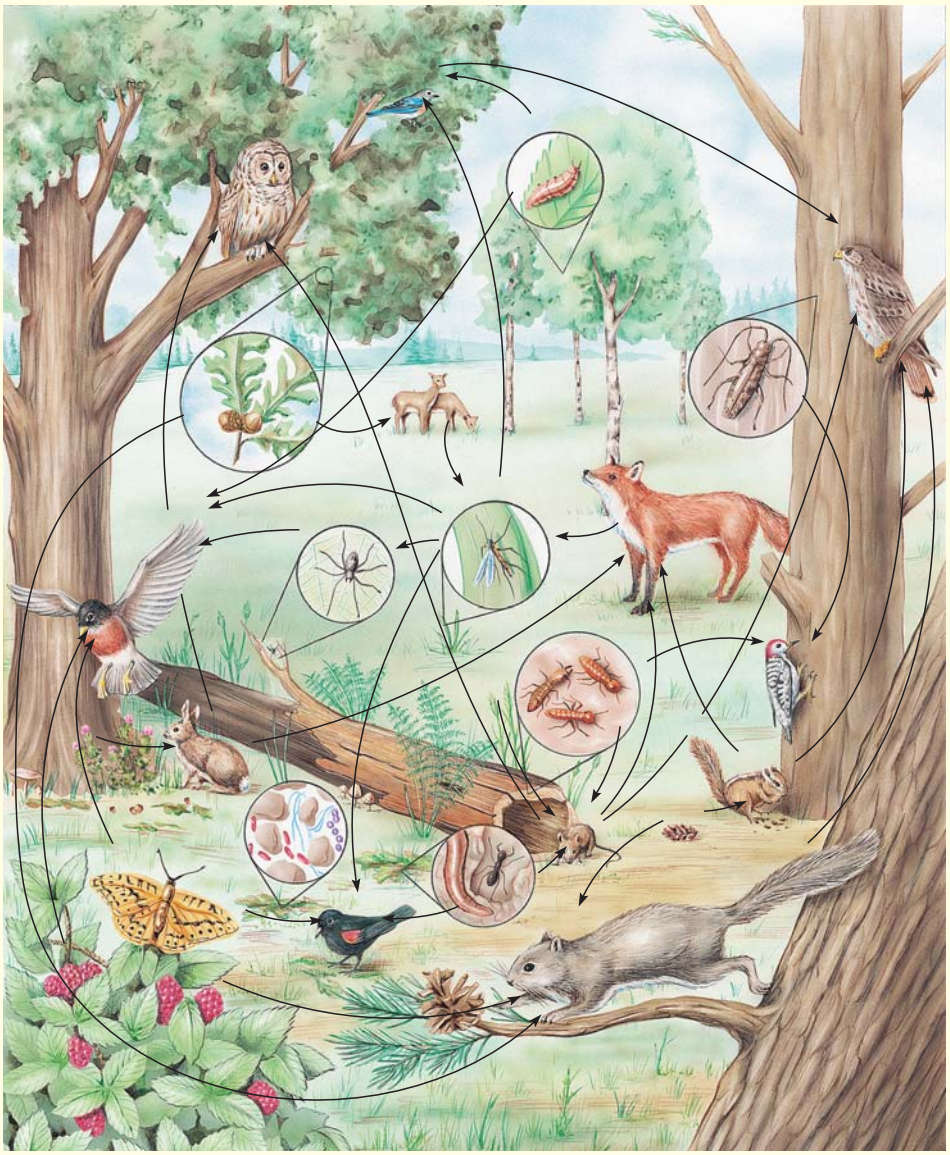


FIGURA 55-2 ***Animada*** **Una cadena alimentaria en la frontera de un bosque caducifolio oriental**

Este diagrama está bastante simplificado comparado con lo que en realidad ocurre en la naturaleza.

alimentaria: hierba ⟶ ratón de campo ⟶ búho. El búho, que mata y come ratones, obviamente ejerce un efecto negativo sobre la población de ratones; de manera semejante, el ratón de campo, que come semillas de la hierba, reduce la población de ésta.

Un nivel trófico en una red alimentaria también influye en otros niveles tróficos con los que no está relacionado directamente. Los productores y los carnívoros superiores no ejercen efectos directos entre sí; sin embargo, cada uno afecta indirectamente al otro. En el presente ejemplo, el búho ayuda a la hierba al mantener bajo control la población de ratones que comen semillas. En forma semejante, la hierba beneficia a los búhos al mantener una población de ratones de la que se alimenta la población de búhos. Estas interacciones indirectas pueden ser tan importantes en la dinámica de una red alimentaria como las interacciones directas depredador-presa.

La cuestión más importante por recordar sobre el flujo de energía en los ecosistemas es que es lineal, o unidireccional. Es decir, la energía se desplaza a lo largo de una red alimentaria de un nivel trófico al siguiente. Sin embargo, una vez que un organismo ha usado energía, la pierde en forma de calor y deja de estar disponible para cualquier otro organismo en el ecosistema.

Las pirámides ecológicas ilustran la manera en que trabajan los ecosistemas

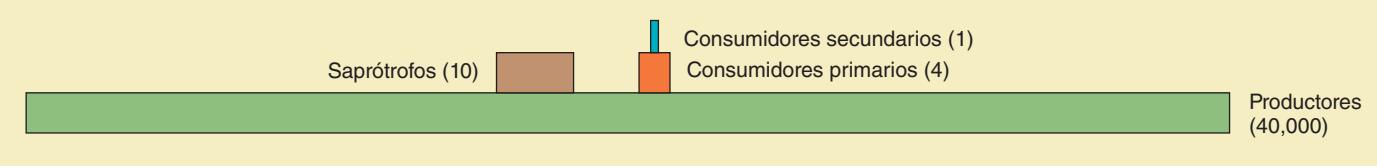
Algunas veces los ecólogos comparan los niveles tróficos al determinar el número de organismos, la biomasa, o la energía relativa encontrada en cada nivel. Esta información se presenta gráficamente como **pirámides ecológicas**. La base de cada pirámide ecológica representa a los productores, el siguiente nivel son los consumidores primarios (herbívoros), el nivel arriba de éste son los consumidores secundarios (carnívoros) y así sucesivamente. El área relativa de cada barra de la pirámide es proporcional a lo que se está demostrando.

Una **pirámide de números** muestra el número de organismos en cada nivel trófico en un ecosistema dado, donde una mayor área ilustra números más grandes para esa sección de la pirámide. En la mayoría de las pirámides de números, menos organismos ocupan cada nivel trófico sucesivo. Así, en los pastizales africanos el número de herbívoros, como cebras y ñus, es mayor que el número de carnívoros, como leones. Las pirámides de números invertidas, en las que los niveles tróficos superiores tienen más organismos que los niveles tróficos inferiores, a menudo se observan entre descomponedores, parásitos e insectos herbívoros. Un árbol proporciona alimento para miles de insectos que comen hojas, por ejemplo. Las pirámides de números son de utilidad limitada porque no indican la biomasa de los organismos en cada nivel ni la cantidad de energía transferida de un nivel a otro.

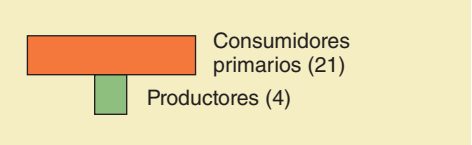
Una **pirámide de biomasa** ilustra la biomasa total en cada nivel trófico sucesivo. La **biomasa** es una estimación cuantitativa de la masa total, o cantidad, de materia viviente; indica la cantidad de energía fija en un momento particular. Las unidades de medición de la biomasa varían; la biomasa puede ser representada como volumen total, peso seco o peso vivo. En general, estas pirámides ilustran la reducción progresiva de biomasa en niveles tróficos sucesivos (**FIGURA 55-3a**). En el supuesto de una reducción de biomasa promedio de alrededor de 90% para cada nivel trófico, 10,000 kg de hierba deben mantener 1000 kg de saltamontes, que a su vez mantienen a 100 kg de ranas. (La reducción de 90% en la biomasa es una aproximación; la verdadera reducción de biomasa de un nivel trófico al siguiente varía ampliamente). Si se sigue esta lógica, la biomasa de consumidores de ranas (como las serpientes) podría pesar, cuando mucho, sólo alrededor de 10 kg. Con base en este breve ejercicio, puede verse que aunque los carnívoros no comen productores, se requiere una gran biomasa de productores para mantener a los carnívoros en una red alimentaria.

Algunas veces se encuentra una pirámide de biomasa invertida en la que los consumidores primarios superan a los productores (**FIGURA 55-3b**). En estos casos, los herbívoros, como peces y zooplancton (protozoos, crustáceos pequeños y etapas inmaduras de muchos animales acuáticos), consumen grandes cantidades de productores, que suelen ser algas unicelulares de vida corta y que se reproducen con rapidez. Por tanto, aunque en cualquier punto en el tiempo hay relativamente pocas algas, la tasa de producción de biomasa de los consumidores primarios es mucho menor que la de los productores.

Una **pirámide de energía** indica el contenido de energía, a menudo expresado como kilocalorías por metro cuadrado por año, de la biomasa de cada nivel trófico. Un método común que usan los ecólogos para medir el contenido de energía consiste en quemar una muestra simple de tejido en un calorímetro; el calor liberado durante la combustión se mide para determinar el contenido de energía del material orgánico en la muestra. Las pirámides de energía siempre tienen bases grandes y se hacen progresivamente más pequeñas a través de niveles tróficos para mostrar que la mayor parte de la energía se disipa hacia el ambiente cuando hay una transición de un nivel trófico al siguiente. Menos energía llega a cada nivel trófico sucesivo desde el nivel inferior porque los organismos



(a) Una pirámide de biomasa para un bosque tropical en Panamá.



(b) Una pirámide de biomasa invertida, como la del plancton en el Canal de la Mancha, ocurre cuando un nivel trófico inferior altamente productivo experimenta elevadas tasas de productividad. El plancton está constituido principalmente por algas y animales microscópicos que flotan libremente.

FIGURA 55-3 Pirámides de biomasa

Estas pirámides se basan en la biomasa en cada nivel trófico y por lo general tienen forma piramidal con una gran base y áreas progresivamente menores para cada nivel trófico sucesivo. Los valores de la biomasa están en gramos de peso seco por metro cuadrado. (**a**, **b**, adaptados de Odum, E. P. *Fundamentals of Ecology*, 3a. ed., W. B. Saunders Company, Filadelfia, 1971, y se basan en estudios de F. B. Golley y G. I. Child [**a**] y H. W. Harvey [**b**]).

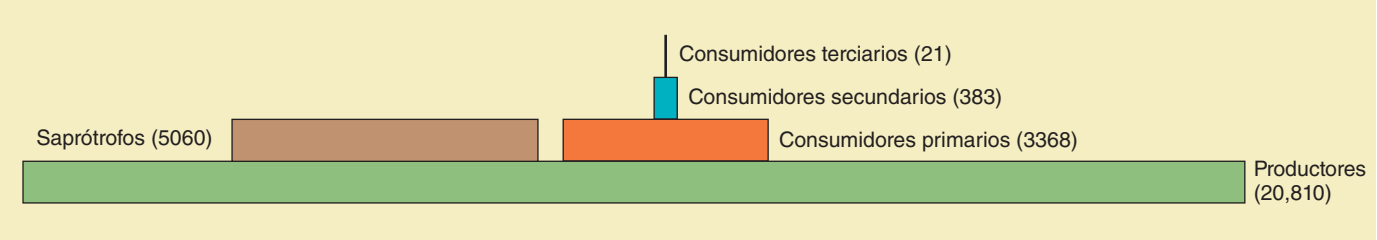


FIGURA 55-4 Pirámide de energía

Una pirámide de energía para Silver Springs, Florida, representa el flujo de energía, la base funcional de la estructura del ecosistema. Los valores de energía están dados en kilocalorías por metro cuadrado por año. Observe la pérdida sustancial de energía utilizable de un nivel trófico al siguiente. El ecosistema de Silver Springs es complejo, pero la cinta de hierba (productores), los caracoles con concha en forma de espiral (consumidores primarios), las jóvenes tortugas de río (consumidores secundarios), los lucios (peces; consumidores terciarios) y las bacterias y hongos (saprótrofos) son organismos representativos. Cuando las tortugas de río son jóvenes, son carnívoras y consumen caracoles, insectos acuáticos y gusanos; como adultas, son herbívoras. (Basado en Odum, H. T. "Trophic Structure and Productivity of Silver Springs, Florida". *Ecological Monographs*, vol. 27, 1957).

en el nivel inferior usan algo de la energía para realizar trabajo y algo de ésta se pierde como calor (**FIGURA 55-4**). (Recuerde que ningún proceso biológico es 100% eficaz). La segunda ley de la termodinámica explica por qué hay pocos niveles tróficos: las pirámides de energía son cortas debido a la notoria reducción del contenido de energía que ocurre en cada nivel trófico sucesivo.

Los ecosistemas varían en productividad

La **productividad primaria bruta (PPB)** de un ecosistema es la razón a la que se captura energía durante la fotosíntesis.[1] Así, la PPB es la cantidad total de energía fotosintética capturada en un período dado. Por supuesto, las plantas y otros productores deben respirar para contar con energía para sus procesos de vida, y la respiración celular actúa como un drenaje en la producción fotosintética. La energía que queda en los tejidos vegetales después de que ha ocurrido la respiración celular se denomina **productividad neta primaria (PNP)**. Es decir, la PNP es la cantidad de biomasa (la energía almacenada en los tejidos vegetales) encontrada en exceso después de que parte de ella ha sido descompuesta por la respiración celular de un vegetal para actividades cotidianas normales. La PNP representa la razón a la cual esta materia orgánica es realmente incorporada en los tejidos vegetales para producir crecimiento.

productividad neta primaria (crecimiento del vegetal por área unitaria por tiempo unitario)	=	productividad primaria bruta (fotosíntesis total por área unitaria por tiempo unitario)	–	respiración vegetal (por área unitaria por tiempo unitario)

Sólo la energía representada por la productividad neta primaria está disponible para los consumidores, y de esta energía sólo una porción es utilizada por éstos. Tanto la PPB como la PNP se expresan como energía por área unitaria por tiempo unitario (por ejemplo, kilocalorías de energía fijada por fotosíntesis por metro cuadrado por año) o como peso seco (es decir, gramos de carbono incorporados en el tejido por metro cuadrado por año).

A la larga, los herbívoros y otros consumidores utilizan toda la producción neta primaria de una planta. ¿Qué ocurre con esta energía? Considere la transferencia de producción neta primaria de una planta a un ciervo que se la come. Mucha de la energía almacenada en la materia de la planta que consume el ciervo, alrededor de 25%, no es digerida y se pierde en sus heces. (Esta energía no se pierde del ecosistema porque será utilizada por los detritívoros y los descomponedores; sin embargo, es desperdiciada desde el punto de vista del ciervo). Tal vez 55% de la energía que el ciervo toma como comida es liberada durante la respiración celular y usada para realizar trabajo como contracción muscular y mantener y reparar el cuerpo del ciervo. La energía restante, menos de 20%, está disponible para producir nueva biomasa; es decir, nuevos tejidos. Esta energía neta disponible para la producción de biomasa por el organismo consumidor se denomina **productividad secundaria**. La productividad secundaria de un ecosistema está basada en su productividad primaria.

Muchos factores pueden interactuar para determinar la productividad primaria. Algunas plantas son más eficaces que otras para fijar carbono. Los factores ambientales también son importantes, entre éstos se incluyen la disponibilidad de energía solar, minerales y agua; otros factores climáticos, el grado de madurez de la comunidad y la severidad de la modificación humana del ambiente.

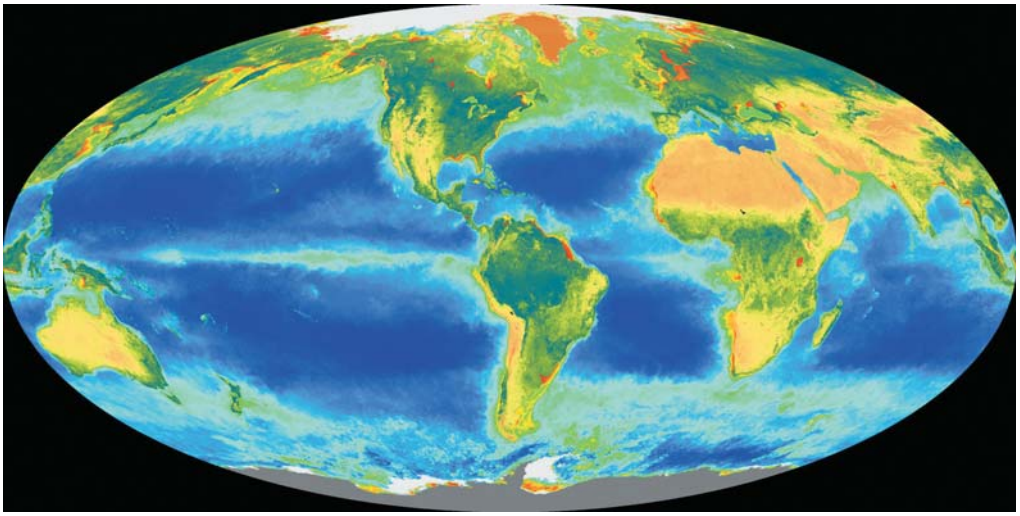
Estos factores son difíciles de valorar, en particular a gran escala. El verano de 2003, que fue extremadamente caluroso y seco en Europa, significó para los ecólogos una posibilidad de medir los cambios en la productividad primaria en respuesta a estas condiciones poco comunes. Con base en sus mediciones, estiman que la PPB en toda Europa se redujo 30% como resultado del calor y la sequía.

Los ecosistemas difieren notablemente en sus productividades primarias (**FIGURA 55-5** y **TABLA 55-1**). En tierra, los bosques tropicales tienen la mayor productividad, tal vez como resultado de la abundancia de lluvias, temperaturas cálidas e intensa luz solar. Como podría esperarse, la tundra, debido a su corta estación de crecimiento frío, y los desiertos, debido a su falta de precipitación pluvial, son los ecosistemas terrestres menos productivos. En ecosistemas con temperaturas anuales similares

[1]Las productividades bruta y neta se denominan como primarias porque las plantas y otros productores ocupan la primera posición en las redes alimentarias.

FIGURA 55-5 **Una medida de la productividad primaria de la Tierra**

Los datos son de un satélite lanzado como parte de la Mission to Planet Earth de la NASA en 1997. El satélite midió la cantidad de vida vegetal en tierra, así como la concentración de fitoplancton (algas) en el océano. En tierra la mayoría de las áreas productivas, como bosques tropicales, aparecen en color verde oscuro y los ecosistemas menos productivos (desiertos) son anaranjados. En el océano y otros ecosistemas acuáticos, las regiones más productivas son rojas, seguidas de los colores anaranjado, amarillo, verde y azul (el menos productivo). Para el área gris no hay datos disponibles.



SEAWIFS Project, NASA/Goddard Space Flight Center and ORBIMAGE

TABLA 55-1 **Productividades netas primarias (PNP) para ecosistemas seleccionados**

Ecosistema	PNP promedio (g de materia seca/m^2/año)
Lechos de algas y arrecifes de coral	2500
Bosques tropicales	2200
Pantanos y marismas	2000
Estuarios	1500
Bosque perennifolio templado	1300
Bosque caducifolio templado	1200
Sabana	900
Bosque boreal (nórdico)	800
Bosques y matorrales	700
Tierras agrícolas	650
Pastizales templados	600
Zonas de surgencia en el océano	500
Lago y arroyos	250
Tundra ártica y alpina	140
Mar abierto	125
Desierto y matorral semidesértico	90
Desierto extremo (roca, arena, hielo)	3

Fuente: basado en Whittaker, R. H. *Communities and Ecosystems*, 2a. ed. Macmillan, Nueva York, 1975.

(como un bosque caducifolio, una pradera y un desierto templados), la disponibilidad del agua afecta la PNP. La disponibilidad de minerales esenciales como nitrógeno y fósforo también afecta la PNP.

Los humedales (pantanos y marismas) conectan ambientes terrestres y marítimos y son extremadamente productivos. Los sistemas acuáticos más productivos son los lechos de algas, arrecifes de coral y estuarios. La falta de disponibilidad de minerales en la región iluminada por el Sol en mar abierto hace que esta área sea extremadamente improductiva, equivalente a un desierto acuático. Los ecosistemas terrestres y acuáticos más importantes de la Tierra se analizan en el capítulo 56.

A medida que la productividad primaria aumenta, disminuye la riqueza de especies

Los ecólogos han observado que la riqueza de especies de un ecosistema disminuye con el aumento de la productividad. Por ejemplo, las profundidades pobres en recursos de la planicie abisal del océano Atlántico tienen más riqueza de especies que las aguas superficiales productivas próximas a las costas. Los ecólogos están diseñando experimentos para ayudar a explicar el patrón, que ha sido documentado con roedores en Israel, aves en Sudamérica y grandes mamíferos en África. Los modelos matemáticos de los ecosistemas sugieren que un ambiente menos productivo tiene una *distribución de recursos por parches* que reduce la competencia y permite la coexistencia de una mayor variedad de organismos.

Las malas nuevas para la biodiversidad global es que los humanos enriquecen de manera constante el ambiente; por ejemplo, con aportaciones de nitrógeno y fósforo provenientes de residuos fósiles, fertilizantes y ganado. Este enriquecimiento continuo puede hacer de la Tierra un ecosistema cada vez más productivo, un desplazamiento que según algunos ecólogos podría costar al mundo una pérdida sustancial de riqueza de especies. (Otros factores que afectan la riqueza de especies se analizaron en el capítulo 54).

Los humanos consumen un porcentaje cada vez mayor de la productividad primaria mundial

Los humanos consumen mucho más de los recursos de la Tierra que cualquiera otra de los millones de especies animales. Peter Vitousek y colaboradores en la Universidad de Stanford calcularon en 1986 cuánto de la PNP mundial se apropia la economía humana. Cuando se toman en cuenta los impactos humanos directos e indirectos, Vitousek estimó que los humanos usan de 32% a 40% de la PNP terrestre anual. Desde 1986 los científicos han realizado investigación adicional sobre la ecología mundial, lo que ha resultado en mejores conjuntos de datos. En 2001, Stuart Rojstaczer y colaboradores en la Universidad Duke usaron datos actuales basados en satélites para determinar una estimación conservadora de apropiación humana de la PNP terrestre anual de 32%.

El mensaje de la investigación de Vitousek y Rojstaczer es simple. Esencialmente, el uso que los humanos hacen de la productividad global compite con las necesidades de energía de otras especies. El uso de

tal proporción de la productividad mundial podría contribuir a la pérdida, a través de la extinción o empobrecimiento genético, de muchas especies que desempeñan papeles únicos en el mantenimiento de ecosistemas funcionales. Resulta evidente que a estos niveles de consumo y explotación de los recursos de la Tierra, el crecimiento de la población humana amenaza la capacidad del planeta para mantener a todos sus ocupantes.

Cadenas alimentarias y venenos en el ambiente

Se ha visto cómo la energía fluye a través de las cadenas alimentarias. Antes de dejar el análisis de éstas, se considerará cómo ciertas toxinas, incluidos algunos pesticidas, isótopos radiactivos, metales pesados como mercurio y productos químicos industriales como los bifenilos policlorados (PCB), entran y pasan a través de las cadenas alimentarias. El efecto del pesticida DDT sobre algunas especies de aves atrajo la atención al problema. Los halcones, pelícanos, águilas calvas, águilas pescadoras y muchas otras aves son sensibles a trazas de DDT en sus tejidos. Un cuerpo sustancial de evidencia científica indica que un efecto del DDT sobre estas aves es que sus huevos tienen cascarones extremadamente delgados y frágiles que suelen romperse durante la incubación, provocando la muerte de los polluelos. En 1962, la bióloga estadunidense Rachel Carson publicó *Silent Spring*, que aumentó la conciencia del público sobre los peligros del DDT y otros pesticidas. Después de 1972, el año en que el DDT fue prohibido en Estados Unidos, el éxito reproductivo de muchas aves mejoró gradualmente.

El impacto del DDT sobre las aves es el resultado de tres características del insecticida (y de otras toxinas que ocasionan problemas en las redes alimentarias): su persistencia, bioacumulación y magnificación biológica. Algunas toxinas son extremadamente estables y pueden ser necesarios muchos años para descomponerlas a formas menos tóxicas. La **persistencia** de los pesticidas sintéticos y los productos químicos es un resultado de sus nuevas estructuras químicas. Estas toxinas se acumulan en el ambiente porque las formas de degradarlas no han evolucionado en descomponedores naturales como las bacterias.

Cuando un organismo no metaboliza (descompone) o excreta una toxina persistente, ésta simplemente se almacena, usualmente en los tejidos grasos. Con el tiempo, el organismo puede acumular altas concentraciones de la toxina. La acumulación de una toxina así en el cuerpo de un organismo se conoce como **bioacumulación**.

Los organismos en niveles tróficos superiores en las redes alimentarias tienden a almacenar mayores concentraciones de toxinas bioacumuladas en sus cuerpos que los que se encuentran en los niveles inferiores. El incremento en concentración a medida que la toxina pasa por niveles sucesivos de la red alimentaria se conoce como **magnificación biológica**.

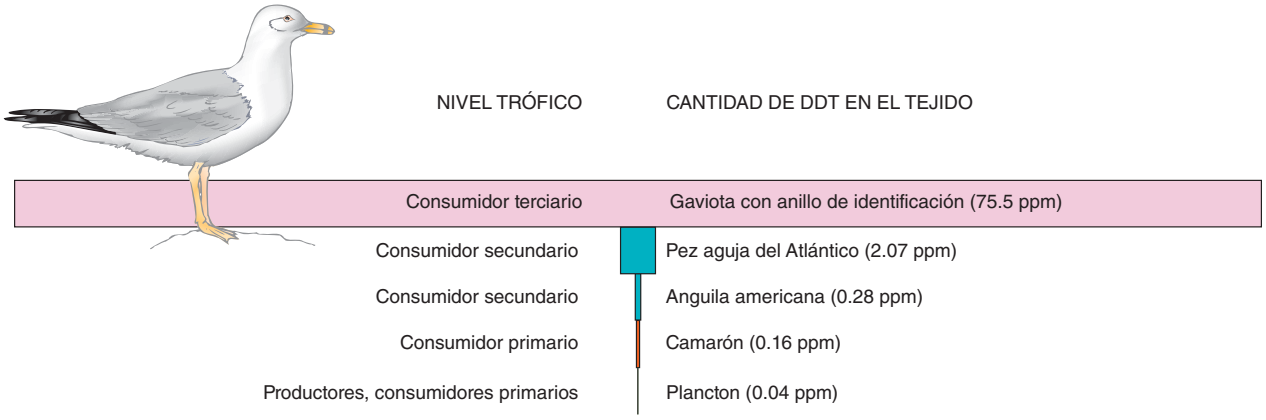
Como un ejemplo de las características de concentración de las toxinas persistentes, considere una cadena alimentaria estudiada en una salina de Long Island que fue rociada con DDT durante varios años para controlar los mosquitos (**FIGURA 55-6**). Aunque este ejemplo involucraba a un ave en la parte superior de la cadena alimentaria, es importante reconocer que *todos* los carnívoros superiores, desde los peces hasta los humanos, corren el riesgo de magnificación biológica de toxinas persistentes. Debido a este riesgo, los pesticidas autorizados en la actualidad han sido probados para asegurar que no persistan y se acumulen en el ambiente.

EXPERIMENTO CLAVE

PREGUNTA: ¿El DDT exhibe magnificación biológica a medida que se mueve a través de una cadena alimentaria?

HIPÓTESIS: La concentración de DDT, un insecticida persistente, aumenta en cada nivel de una cadena alimentaria.

EXPERIMENTO: Los biólogos tomaron muestras de la concentración de DDT en varios organismos de una salina de Long Island.



RESULTADOS Y CONCLUSIÓN: El nivel de DDT aumentó en los tejidos de varios organismos a medida que el insecticida se movía a través de la cadena alimentaria de productores a consumidores. Las gaviotas con anillo de identificación en la parte superior de la cadena alimentaria tenían aproximadamente 1 millón de veces más DDT en sus tejidos que la concentración de DDT en el agua (0.00005 ppm). (El plancton constaba de una mezcla de fitoplancton y zooplancton).

Fuente: con base en datos de Woodwell, G. M., C. F. Worster Jr. y P. A. Isaacson. "DDT Residues in an East Coast Estuary: A Case of Biological Concentration of a Persistent Insecticide". *Science*, vol. 156, 12 de mayo de 1967.

FIGURA 55-6 Magnificación biológica del DDT (expresada en partes por millón) en una salina de Long Island

Repaso

- ¿Cómo fluye la energía a través de una red alimentaria como un bosque caducifolio?
- ¿Qué son los niveles tróficos y cómo están relacionados con las pirámides ecológicas?
- ¿En qué se diferencian la productividad primaria bruta (PPB) y la productividad neta primaria (PNP)?

55.2 CICLOS DE LA MATERIA EN LOS ECOSISTEMAS

OBJETIVO DE APRENDIZAJE

4 Describir los pasos principales en cada uno de estos ciclos biogeoquímicos: carbono, nitrógeno, fósforo y los ciclos hidrológicos.

La materia se mueve en numerosos ciclos desde una parte de un ecosistema a otra; es decir, de un organismo a otro (en cadenas alimentarias) y de organismos vivos al ambiente abiótico y de regreso. Estos ciclos de materia se denominan **ciclos biogeoquímicos** porque implican interacciones biológicas, geológicas y químicas. Para todos los efectos prácticos, la materia no puede escapar de los límites de la Tierra. Los materiales usados por los organismos no pueden "perderse", aunque esta materia puede terminar en sitios fuera del alcance de los organismos durante un largo período. En términos generales, la materia se reutiliza y a menudo se recicla tanto dentro de los ecosistemas como entre éstos.

Se analizarán cuatro ciclos biogeoquímicos diferentes de la materia: carbono, nitrógeno, fósforo y agua, como representativos de todos los ciclos biogeoquímicos. Estos cuatro ciclos son particularmente importantes para los organismos porque implican materiales usados para elaborar los componentes químicos de las células.

El bióxido de carbono es la molécula pivote en el ciclo del carbono

Las proteínas, ácidos nucleicos, lípidos, carbohidratos y otras moléculas esenciales para la vida contienen carbono. El carbono está presente en la atmósfera como el gas bióxido de carbono (CO_2), que constituye alrededor de 0.04% de la atmósfera. También está presente en el océano y el agua dulce como bióxido de carbono disuelto; es decir, carbonato (CO_3^{2-}) y bicarbonato (HCO_3^-), otras formas de carbono inorgánico disuelto, y carbono orgánico disuelto derivado de procesos de decaimiento. El carbono también está presente en rocas como la caliza ($CaCO_3$). El movimiento mundial del carbono entre el ambiente abiótico, incluyendo la atmósfera y el océano, y los organismos se conoce como **ciclo del carbono** (**FIGURA 55-7**).

Durante la fotosíntesis, las plantas, algas y cianobacterias retiran bióxido de carbono del aire y lo *fijan,* o incorporan, en compuestos orgánicos como la glucosa. Las plantas usan gran parte de la glucosa para hacer celulosa, almidón, aminoácidos, ácidos nucleicos y otros compuestos.

Muchos de estos compuestos se usan como combustible para la respiración celular por los productores que los elaboran, por un consu-

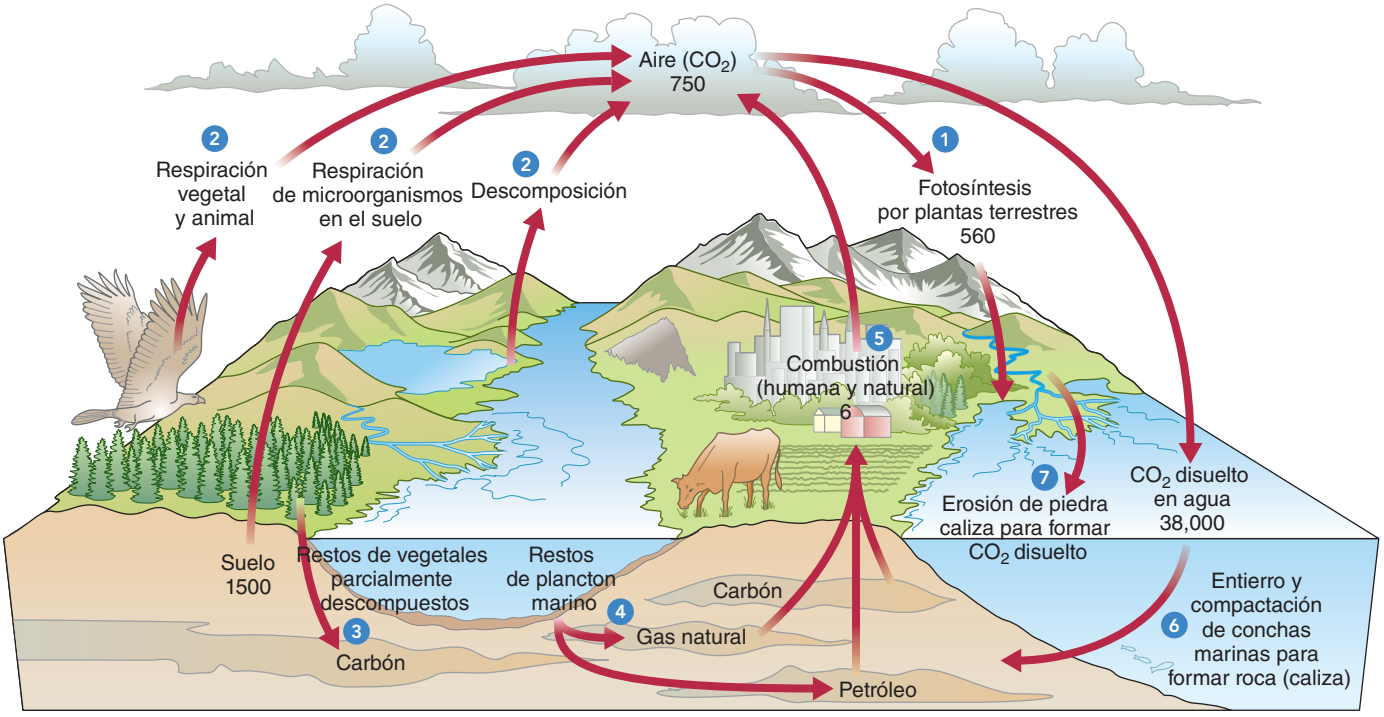


FIGURA 55-7 ***Animada*** **Diagrama simplificado del ciclo del carbono**
Todo el carbono de la Tierra (excepto por una fracción minúscula) que se estima en 10^{23} g está enterrado en rocas sedimentarias y depósitos de combustibles fósiles. Los valores que se muestran para algunos de los grupos activos en el balance global de carbono están expresados como 10^{15} g de carbono. Por ejemplo, se estima que el suelo contiene 1500×10^{15} g de carbono. (Valores tomados de Schlesinger, W. H. *Biogeochemistry: An Analysis of Global Change*, 2a. ed., Academic Press, San Diego, 1997 y varias otras fuentes).

midor que come al productor o por un descomponedor que desintegra los restos del productor o del consumidor. El proceso de la respiración celular devuelve el bióxido de carbono a la atmósfera. Un ciclo del carbono semejante ocurre en ecosistemas acuáticos entre organismos acuáticos y bióxido de carbono disuelto en el agua (no se muestra en la figura 55-7).

Algunas veces el carbono en las moléculas biológicas no se recicla de vuelta al ambiente abiótico durante largo tiempo. El carbono almacenado en la madera de los árboles puede permanecer por varios cientos de años e incluso más. También, hace millones de años se formaron vastos lechos de carbón a partir de los cuerpos de árboles antiguos que fueron sepultados y sometidos a condiciones anaerobias antes de desintegrarse por completo. De manera semejante, es probable que los aceites de organismos marinos unicelulares dieran origen a depósitos subterráneos de petróleo y gas natural que se acumularon en el pasado geológico. Carbón, petróleo y gas natural, denominados **combustibles fósiles** porque se formaron a partir de los restos de organismos antiguos, son vastos depósitos de compuestos de carbono, los productos finales de la fotosíntesis que ocurrió hace millones de años.

El proceso de quema, o combustión, puede regresar a la atmósfera el carbono contenido en el carbón, petróleo, gas natural y madera. En la combustión, las moléculas orgánicas se oxidan con rapidez (se combinan con oxígeno) y se convierten en bióxido de carbono y agua con una liberación concomitante de luz y calor.

Una cantidad todavía mayor de carbono que ha permanecido almacenado durante millones de años está incorporado en las conchas de organismos marinos. Cuando estos organismos mueren, sus conchas se hunden en el fondo del océano y son cubiertas por sedimentos, formando depósitos de lecho marino de varios miles de metros de espesor. Los depósitos terminan por ser cementados entre sí formando piedra caliza, una roca sedimentaria. La corteza terrestre es dinámicamente activa y a lo largo de millones de años la roca sedimentaria en el fondo del piso marino puede emerger para formar tierras superficiales. Cuando el proceso de levantamiento geológico expone la piedra caliza, un proceso de desgaste químico y físico la erosiona lentamente. Esto devuelve el carbono al agua y a la atmósfera, donde queda disponible para participar de nuevo en el ciclo del carbono.

Las actividades humanas han perturbado la existencia mundial de carbono

Antes de la Revolución Industrial, alrededor de 1750, el ciclo mundial del carbono estaba en estado estable. Enormes cantidades de carbono se movían hacia la atmósfera, el océano y los ecosistemas terrestres y desde éstos, pero estos movimientos dentro del ciclo global del carbono se cancelaban entre sí.

Desde 1750, la sociedad industrial ha requerido mucha energía y se han quemado cantidades cada vez mayores de combustibles fósiles; carbón, petróleo y gas natural, para obtener dicha energía. Esta tendencia, junto con una mayor combustión de madera como combustible y la quema de grandes secciones de bosques tropicales, ha liberado CO_2 a la atmósfera a un ritmo más grande del que el ciclo del carbono puede manipular.

El océano de la Tierra absorbe la mayor parte de este exceso de CO_2. En el océano algo del CO_2 disuelto se convierte en ácido carbónico (H_2CO_3) que vuelve ácidas las aguas oceánicas superficiales. Según la investigación reportada en 2003 en la revista *Nature*, el pH de las aguas superficiales modernas es aproximadamente 0.1 unidad menor de lo que era en la época preindustrial y los modelos pronostican hasta 1.4 unidades de acidificación adicional durante los próximos 300 años. La *acidificación del océano* daña a los organismos marinos, en particular a aquellos que producen esqueletos y conchas de carbonato de calcio ($CaCO_3$), el cual se disuelven en presencia de ácido.

El nivel de CO_2 atmosférico se incrementó notablemente a principios de la segunda mitad del siglo XX (vea la figura 57-16) y este aumento de CO_2 parece haber iniciado los cambios inducidos por los humanos en el clima mundial. El cambio en el clima mundial puede resultar en un aumento del nivel del mar, cambios en los patrones de precipitación pluvial, muerte de bosques, extinción de organismos y problemas para la agricultura. Podría forzar al desplazamiento de miles e incluso millones de personas, en particular de las zonas costeras. (En el capítulo 57 se presenta un análisis más detallado del aumento del CO_2 atmosférico y del impacto potencial del cambio en el clima mundial).

Las bacterias son esenciales para el ciclo del nitrógeno

El nitrógeno es crucial para todos los organismos porque es un componente esencial de las proteínas, los ácidos nucleicos y la clorofila. Debido a que la atmósfera de la Tierra es aproximadamente 78% de nitrógeno gaseoso (N_2), podría parecer imposible una reducción del nitrógeno para los organismos. Sin embargo, el nitrógeno molecular es tan estable que no se combina fácilmente con otros elementos. En consecuencia, la molécula de N_2 debe descomponerse antes de que los átomos de nitrógeno se combinen con otros elementos para formar proteínas, ácidos nucleicos y clorofila. Las reacciones químicas que descomponen el N_2 y combinan el nitrógeno con otros elementos requieren bastante energía.

El **ciclo del nitrógeno**, en el que este elemento se recicla entre el ambiente abiótico y los organismos, consta de cinco pasos: fijación del nitrógeno, nitrificación, asimilación, amonificación y desnitrifación (**FIGURA 55-8**). Las bacterias están involucradas exclusivamente en estos pasos, excepto en la asimilación.

El primer paso en el ciclo, la **fijación del nitrógeno**, de carácter biológico, implica la conversión del nitrógeno gaseoso (N_2) en amoniaco (NH_3). Este proceso fija el nitrógeno en una forma que los organismos pueden usar. La combustión, la acción volcánica, las descargas eléctricas y los procesos industriales también fijan el nitrógeno como nitrato (NO_3^-). Las *bacterias fijadoras de nitrógeno*, incluyendo las cianobacterias y otras bacterias de existencia libre y simbióticas, llevan a cabo la fijación de nitrógeno en el suelo y en ambientes acuáticos. Las bacterias fijadoras de nitrógeno emplean una enzima denominada **nitrogenasa** para descomponer el nitrógeno molecular y combinar los átomos de nitrógeno resultantes con el hidrógeno.

Puesto que la nitrogenasa sólo funciona en ausencia de oxígeno, las bacterias que fijan nitrógeno aíslan la enzima del oxígeno de alguna manera. Algunas bacterias fijadoras de nitrógeno viven bajo capas de limo excluyentes de oxígeno sobre las raíces de varias especies de plantas. Otras bacterias fijadoras de nitrógeno importantes, del género *Rhizobium*, viven en protuberancias excluyentes de oxígeno, o **nódulos**, sobre las raíces de legumbres como frijoles y chícharos, y en algunas plantas leñosas (**FIGURA 55-9**).

En ambientes acuáticos, las cianobacterias llevan a cabo casi toda la fijación de nitrógeno. Las cianobacterias filamentosas poseen unas células especiales excluyentes de oxígeno denominadas **heterocistos** que funcionan para fijar el nitrógeno. Algunos helechos acuáticos tienen cavidades en las que viven las cianobacterias, de manera comparable a la forma en que el *Rhizobium* vive en nódulos en las raíces de legumbres. Otras cianobacterias fijan nitrógeno en asociación simbiótica con cicadas y otras plantas terrestres, o como el compañero fotosintético de ciertos líquenes.

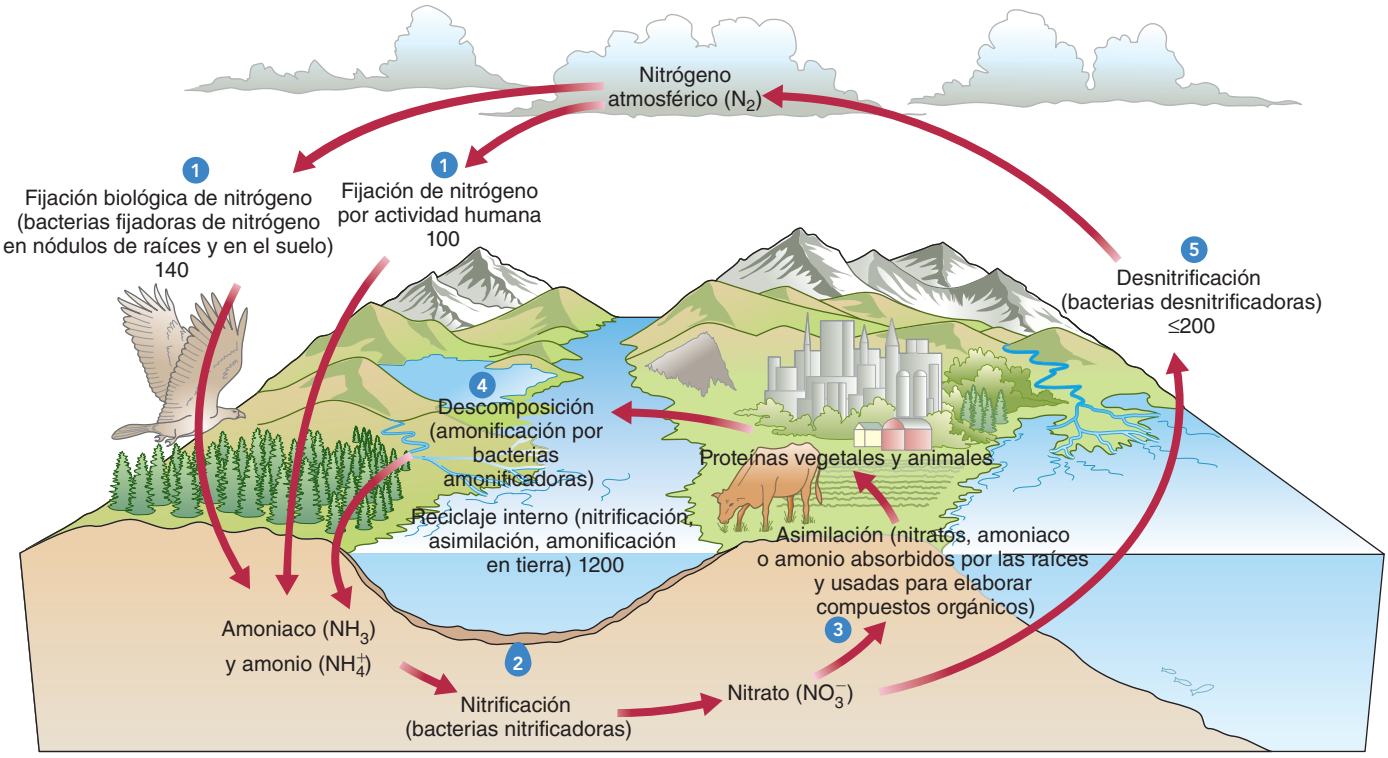


FIGURA 55-8 ***Animada*** **Diagrama simplificado del ciclo del nitrógeno**
La mayor cantidad de nitrógeno, estimada en 3.9×10^{21} g, está en la atmósfera. Los valores mostrados para flujos de nitrógeno seleccionados en el balance global de nitrógeno están expresados como 10^{12} g de nitrógeno por año y representan valores terrestres. Por ejemplo, se estima que cada año los humanos fijan 100×10^{12} g de nitrógeno. (Valores tomados de Schlesinger, W. H. *Biogeochemistry: An Analysis of Global Change*, 2a. ed., Academic Press, San Diego, 1997 y varias otras fuentes).

El segundo paso en el ciclo del nitrógeno es la **nitrificación** (vea la figura 55-8), la conversión de amoniaco (NH_3) o amonio (NH_4^+), formados cuando el agua reacciona con amoniaco, en nitrato (NO_3^-). Las bacterias del suelo son responsables del proceso bifásico de nitrificación, que provee energía a estas bacterias, denominadas *bacterias nitrificadoras*.

En el tercer paso, la **asimilación**, las raíces absorben amoniaco (NH_3), amonio (NH_4^+) o nitrato (NO_3^-) formados por fijación de nitrógeno y nitrificación, e incorporan el nitrógeno en proteínas, ácidos nucleicos y clorofila. Cuando los animales consumen tejidos vegetales, asimilan nitrógeno al tomar compuestos de nitrógeno vegetales y convertirlos en compuestos de nitrógeno animales.

El cuarto paso, la **amonificación**, es la conversión de compuestos de nitrógeno orgánicos en amoniaco (NH_3) y amonio (NH_4^+). La amonificación empieza cuando el organismo produce desechos que contienen nitrógeno como urea en orina y ácido úrico en los desechos de las aves (vea la figura 48-1). A medida que estas sustancias, junto con los compuestos de nitrógeno en los organismos muertos, se descomponen, el nitrógeno es liberado hacia el ambiente abiótico como amoniaco (NH_3). Las bacterias que llevan a cabo la amonificación en los ambientes terrestre y acuático se denominan *bacterias amonificadoras*. La mayoría del nitrógeno disponible en el suelo se deriva del nitrógeno orgánico reciclado por amonificación.

El quinto paso del ciclo del nitrógeno es la **desnitrificación**, la reducción de nitrato (NO_3^-) en nitrógeno gaseoso (N_2). Las bacterias desnitrificadoras invierten la acción de las bacterias fijadoras de nitrógeno y nitrificadoras al devolver el nitrógeno a la atmósfera como ni-

Hugh Spencer/Photo Researchers, Inc.

FIGURA 55-9 **Nódulos de raíces y fijación de nitrógeno**
Los nódulos en las raíces de una planta de chícharo proveen un ambiente libre de oxígeno para las bacterias *Rhizobium* fijadoras de nitrógeno que viven en aquéllas.

trógeno gaseoso. Las bacterias desnitrificadoras son anaerobias y por tanto viven y crecen mejor donde hay poco o ningún oxígeno. Por ejemplo, se encuentran profundamente en el suelo cerca de la capa freática, un ambiente que está casi libre de oxígeno.

Las actividades humanas han cambiado el balance mundial de nitrógeno

Las actividades humanas han perturbado el balance del ciclo mundial de nitrógeno. Durante el siglo XX, los humanos han duplicado con creces la cantidad de nitrógeno fijo (el cual ha sido combinado químicamente con hidrógeno, oxígeno o carbono) que entra al ciclo mundial de nitrógeno. El exceso de este elemento está alterando gravemente muchos ecosistemas terrestres y acuáticos.

A partir del nitrógeno gaseoso se producen grandes cantidades de fertilizante nitrogenado para la agricultura. El uso creciente del fertilizante ha resultado en mayores cosechas, aunque hay impactos ambientales negativos derivados del nitrógeno producido por los humanos. El fertilizante de nitrógeno es extremadamente móvil y se transfiere con facilidad de la tierra a los ríos, a los estuarios y al océano. Así, el uso excesivo de fertilizantes comerciales en la tierra ocasiona problemas en la calidad del agua que pueden ayudar a explicar el descenso a largo plazo en gran parte de la pesca costera. La cantidad de nitrato o amonio en la mayoría de los ecosistemas acuáticos está restringida y limita el crecimiento de las algas. La lluvia arrastra el fertilizante hacia ríos y lagos, donde estimula el crecimiento de algas, algunas de las cuales son tóxicas. A medida que éstas mueren, su descomposición por bacterias roba al agua el oxígeno disuelto, lo que a su vez provoca que otros organismos acuáticos, incluyendo muchos peces, se ahoguen.

Los nitratos del fertilizante también se lixivian (se disuelven y deslavan) a través del suelo y contaminan el agua subterránea. Muchas personas que viven en zonas rurales beben agua subterránea, que es peligrosa cuando está contaminada por nitratos, en particular para los bebés y niños pequeños.

Otra actividad humana que afecta el ciclo de nitrógeno es la combustión de combustibles fósiles. Cuando éstos son quemados, el nitrógeno encerrado en los compuestos orgánicos es modificado químicamente y traspasado a la atmósfera. Además, la alta temperatura de la combustión convierte algo del nitrógeno atmosférico en **óxidos de nitrógeno**. El escape de los automóviles es una de las fuentes más importantes de óxidos de nitrógeno que son un ingrediente necesario en la producción de **smog fotoquímico**, una mezcla de varios contaminantes del aire que dañan los tejidos vegetales, irritan los ojos y provocan enfermedades respiratorias en los humanos.

Los óxidos de nitrógeno también reaccionan con el agua en la atmósfera para formar ácido nítrico (HNO_3) y ácido nitroso (HNO_2). Una vez que éstos y otros ácidos salen de la atmósfera como **deposición ácida**, disminuyen el pH de las aguas superficiales (lagos y corrientes) y los suelos. La deposición ácida ha sido relacionada con la declinación en las poblaciones de animales en los ecosistemas acuáticos. En la tierra, la deposición ácida altera la composición química del suelo; ciertos minerales esenciales, como calcio y potasio, son deslavados del suelo, por lo que no están disponibles para los vegetales. El óxido nitroso (N_2O), uno de los óxidos de nitrógeno, retiene calor en la atmósfera (como el CO_2), promoviendo así el cambio en el clima mundial.

El óxido nitroso también contribuye al agotamiento del ozono en la estratosfera. (Vea en el capítulo 2 un análisis de los ácidos y el pH, y en el capítulo 57 un análisis del cambio en el clima mundial y del agotamiento del ozono estratosférico).

El ciclo del fósforo carece de un componente gaseoso

El fósforo no existe en estado gaseoso, por lo que no entra a la atmósfera. En el **ciclo del fósforo**, éste se recicla desde la tierra hasta los sedimentos en el océano y regresa a la tierra (**FIGURA 55-10**).

A medida que el agua corre sobre las rocas que contienen fósforo, gradualmente erosiona su superficie y se lleva el fosfato inorgánico (PO_4^{3-}). La erosión de rocas de fósforo libera fosfato hacia el suelo, donde es tomado por las raíces en forma de fosfatos inorgánicos. Una vez en las células, los fosfatos se incorporan en una variedad de moléculas

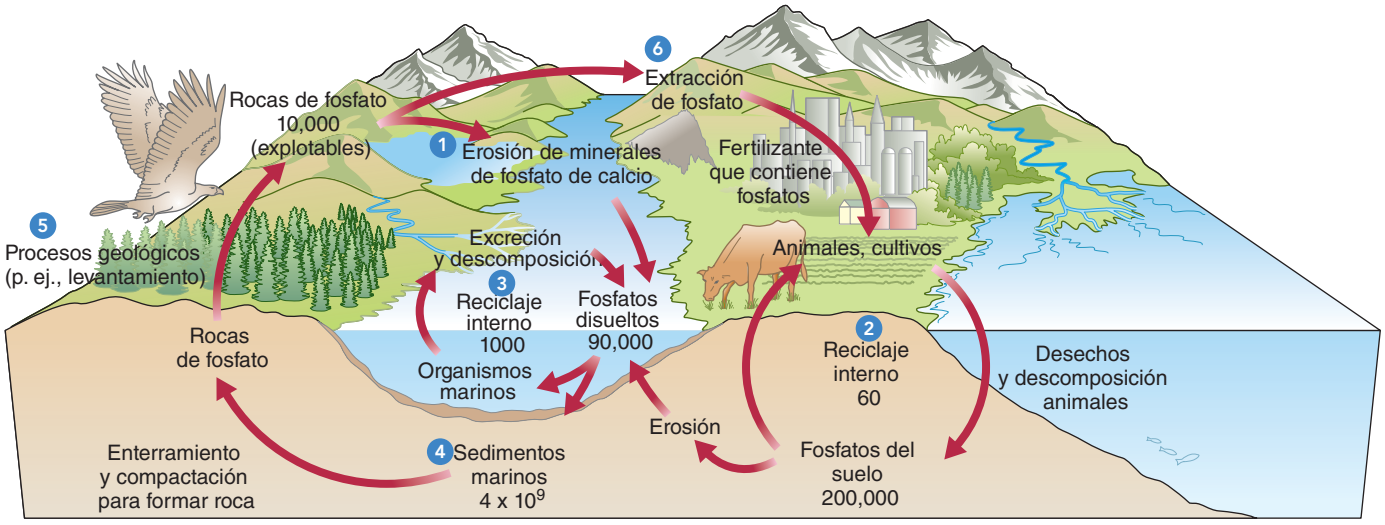


FIGURA 55-10 ***Animada*** **Diagrama simplificado del ciclo del fósforo**
Se proporcionan algunos valores del balance mundial de fósforo, en unidades de 10^{12} g de fósforo por año. Por ejemplo, se estima que cada año 60×10^{12} g de fósforo se reciclan del suelo a organismos terrestres y de regreso al suelo. (Valores de Schlesinger, W. H. *Biogeochemistry: An Analysis of Global Change*, 2a. ed., Academic Press, San Diego, 1997 y varias otras fuentes).

biológicas, incluidos ácidos nucleicos, ATP y los fosfolípidos que forman las membranas celulares. Los animales obtienen la mayoría del fósforo que requieren de los alimentos que consumen, aunque en algunos sitios el agua potable puede contener una cantidad importante de fosfato inorgánico. El fosfato liberado por los descomponedores se convierte en parte de la reserva de fosfato inorgánico en el suelo que los vegetales reutilizan. Así, igual que el carbono y el nitrógeno, el fósforo se mueve a través de la red alimentaria a medida que un organismo consume a otro.

El fósforo se recicla a través de los ecosistemas acuáticos de manera bastante semejante a como lo hace en los ecosistemas terrestres. El fosfato disuelto entra a los ecosistemas acuáticos mediante la absorción por algas y plantas acuáticas, las cuales son consumidas por el zooplancton y organismos más grandes. A su vez, una variedad de peces y moluscos consumen el zooplancton. Finalmente, los descomponedores desintegran desechos y organismos muertos para liberar fosfato inorgánico en el agua, poniéndolo a disposición de los productores acuáticos para que lo usen de nuevo.

El fosfato puede perderse por períodos variables de los ciclos biológicos. Las corrientes y los ríos llevan algo de fosfato al océano, donde se deposita en el piso marino y permanece en él durante millones de años. El proceso de levantamiento geológico podría exponer algún día estos sedimentos del piso marino como nuevas tierras superficiales, de donde el fosfato puede ser erosionado una vez más. Los depósitos de fosfato también se extraen para uso agrícola en fertilizantes de fosfato.

Los humanos afectan el ciclo natural del fósforo

En comunidades terrestres naturales se pierde muy poco fósforo del ciclo, aunque pocas comunidades hoy en día están en estado natural; es decir, inalteradas de alguna forma por los humanos. Las prácticas de desnudación de la tierra, como la tala forestal y la erosión de tierras agrícolas y residenciales acelera la pérdida de fósforo del suelo hacia los cursos de agua. El exceso de fósforo enriquece el agua, ocasionando la proliferación de algas que roban del agua el oxígeno disuelto. Para efectos prácticos, el fósforo que se lava de la tierra al océano se pierde de manera permanente del ciclo terrestre del fósforo (y del uso ulterior humano) porque permanece en el océano durante millones de años.

Los ecólogos también están preocupados por la extracción de fósforo a un ritmo que no es sostenible. A su ritmo de uso actual, es probable que los depósitos de fósforo en Estados Unidos se agoten durante el siglo XXI.

El agua se mueve entre el océano, la tierra y la atmósfera en el ciclo hidrológico

La vida no sería posible sin agua, que constituye una parte sustancial de la masa de la mayoría de los organismos. Todas las especies, desde bacterias hasta vegetales y animales, usan el agua como medio para las reacciones químicas, así como para el transporte de materia dentro de las células y entre ellas. (Recuerde del capítulo 2 que el agua tiene muchas propiedades únicas que ayudan a conformar los continentes, moderar el clima y permitir que los organismos sobrevivan).

En el **ciclo hidrológico**, el agua circula de manera continua del océano a la atmósfera, a la tierra y de regreso al océano (**FIGURA 55-11**). El agua se mueve de la atmósfera a la tierra y al océano en forma de precipitación (lluvia, aguanieve, nieve o granizo). El agua que se evapora de

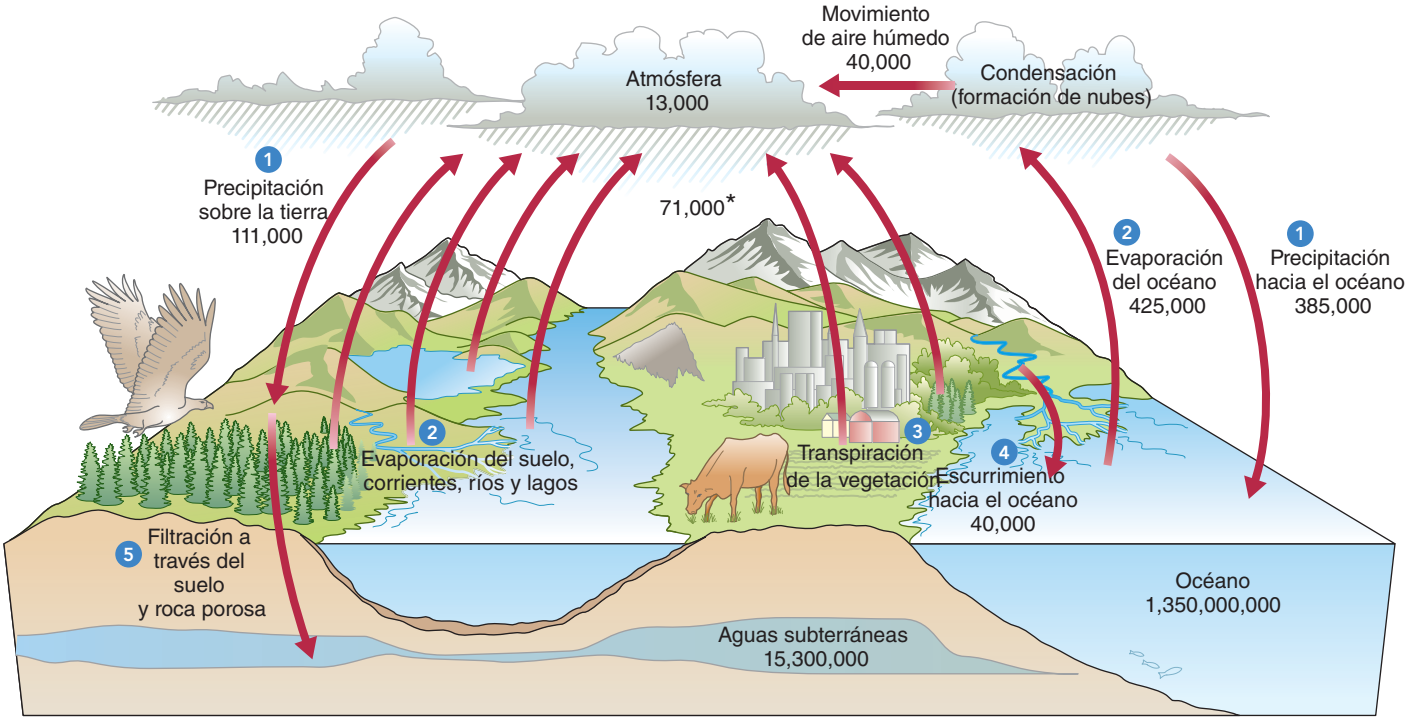


FIGURA 55-11 Diagrama simplificado del ciclo hidrológico

Los valores para el balance mundial de agua mostrados para las reservas están expresados en kilómetros cúbicos; los valores para los flujos (movimientos asociados con flechas) están en kilómetros cúbicos por año. El valor con asterisco (71,000 km^3/año) es la suma de la transpiración y evaporación del suelo, corrientes, ríos y lagos. (Valores de Schlesinger, W. H. *Biogeochemistry: An Analysis of Global Change*, 2a. ed., Academic Press, San Diego, 1997 y varias otras fuentes).

la superficie del océano y del suelo, corrientes, ríos y lagos termina por condensarse y formar nubes en la atmósfera. Además, la **transpiración**, la pérdida de vapor de agua de plantas terrestres, añade una cantidad considerable de vapor de agua a la atmósfera. Aproximadamente 97% del agua que una planta absorbe del suelo es transportada a las hojas, donde se pierde por transpiración.

El agua puede evaporarse de la tierra y volver a entrar directamente a la atmósfera. De manera alternativa, puede fluir en ríos y corrientes hacia **estuarios** costeros, donde el agua dulce se encuentra con el océano. El movimiento del agua superficial de la tierra al océano se denomina *escurrimiento* y el área de tierra drenada por el escurrimiento se denomina *cuenca*. El agua también se filtra hacia abajo del suelo para convertirse en *agua subterránea*, donde es atrapada y permanece durante algún tiempo. Las cavernas subterráneas y las capas porosas de roca donde el agua subterránea es almacenada se denominan *acuíferos*. El agua subterránea puede permanecer en el suelo desde cientos hasta miles de años, aunque finalmente abastece de agua al suelo, corrientes y ríos, plantas y al océano. La extracción humana de más agua subterránea que supera las recargas debidas a la precipitación o la nieve que se derrite, denominada *agotamiento del acuífero*, elimina el agua subterránea como recurso acuático.

Sin tomar en cuenta su forma física (sólido, líquido o vapor) o ubicación, cada molécula de agua termina por moverse a través del ciclo hidrológico. Enormes cantidades de agua se reciclan anualmente entre la Tierra y la atmósfera. Se estima que el volumen de agua que entra en la atmósfera desde el océano cada año es de aproximadamente 425,000 km^3. Alrededor de 90% de esta agua vuelve a entrar directamente al océano como precipitación sobre agua; el resto cae sobre la tierra. Así como es cierto para otros ciclos, el agua (en forma de glaciares, capas polares y algo de agua subterránea) puede perderse del ciclo durante miles de años.

Repaso

- ¿Cuáles son los papeles de los siguientes procesos en el ciclo del carbono: fotosíntesis, respiración celular, combustión y erosión?
- ¿Qué se logra en cada uno de los cinco pasos en el ciclo del nitrógeno?
- ¿Cómo se lleva a cabo el ciclo del fósforo sin un componente gaseoso?

55.3 FACTORES ABIÓTICOS EN LOS ECOSISTEMAS

OBJETIVOS DE APRENDIZAJE

5 Resumir los efectos de la energía solar sobre las temperaturas de la Tierra.
6 Analizar los papeles de la energía solar y del efecto Coriolis en los patrones de generación de aire mundial y el flujo de agua.
7 Proporcionar dos causas de las diferencias en la precipitación regional.
8 Analizar los efectos del fuego sobre ciertos ecosistemas.

Ya se ha visto cómo los ecosistemas dependen del ambiente abiótico para suministrar energía y materiales esenciales (en ciclos biogeoquímicos). Otros factores abióticos como la radiación solar, la atmósfera, el océano, el clima y el fuego también afectan a los ecosistemas. Para un factor abiótico dado, cada organismo que vive en un ecosistema tiene un intervalo óptimo en el que sobrevive y se reproduce. Es probable que el agua y la temperatura sean los dos factores abióticos que más afectan a los organismos en los ecosistemas.

El Sol calienta la Tierra

El Sol hace posible la vida en la Tierra. Sin la energía solar, la temperatura en el planeta Tierra tendería al cero absoluto (0 K o −273°C) y toda el agua estaría congelada, incluso en el océano. El Sol suministra energía al ciclo hidrológico, el ciclo del carbono y a otros ciclos biogeoquímicos, y es el principal determinante del clima. Los organismos fotosintéticos capturan la energía solar y la usan para formar otros compuestos orgánicos que requieren casi todas las formas de vida. La mayoría de los combustibles, como madera, petróleo, carbón y gas natural, representan energía solar capturada por organismos fotosintéticos. Sin el Sol, casi toda la vida en la Tierra cesaría (vea en *Preguntas acerca de: Vida sin el Sol* una excepción interesante).

La energía solar, que es producto de una reacción de fusión nuclear masiva, es emitida al espacio en forma de radiación electromagnética, especialmente ultravioleta, visible y radiación infrarroja. Aproximadamente una milmillonésima parte de la energía total liberada por el Sol incide en la atmósfera, y de esta minúscula porción de energía, una pequeña parte opera en la biosfera. En promedio, las nubes y las superficies; especialmente nieve, hielo y el océano, reflejan de inmediato 30% de la radiación solar que cae sobre la Tierra (**FIGURA 55-12**). La superficie de la Tierra y la atmósfera absorben el 70% restante, que activa el ciclo del agua, impulsa los vientos y las corrientes oceánicas, da energía a la fotosíntesis y calienta el planeta. Finalmente, la radiación continua de energía infrarroja de onda larga (calor) regresa toda esta energía al espacio. Si las ganancias de calor no equilibrasen exactamente las pérdidas, la Tierra se recalentaría o se enfriaría en exceso.

La temperatura cambia con la latitud

Las variaciones locales más importantes en la temperatura de la Tierra son producidas porque la energía solar no llega de manera uniforme a todos los sitios. La forma aproximadamente esférica del planeta y la inclinación de su eje de rotación producen variaciones importantes en la exposición de la superficie a la luz solar. Los rayos del Sol inciden casi verticalmente cerca del ecuador concentrando la energía y produciendo temperaturas más cálidas. Cerca de los polos los rayos inciden de manera más oblicua y, como resultado, se dispersan sobre un área superficial más grande. Asimismo, los rayos del Sol que entran a la atmósfera de manera inclinada cerca de los polos deben pasar a través de una cubierta más espesa de aire que los rayos del Sol cerca del ecuador. Esto provoca que más energía solar se disperse y refleje de vuelta hacia el espacio, lo que disminuye aún más las temperaturas cerca de los polos. Así, la energía solar que llega a las regiones polares está menos concentrada y produce temperaturas más bajas.

La temperatura cambia con la estación

La inclinación de la Tierra con respecto a su eje (23.5 grados con respecto a una línea trazada perpendicularmente al plano orbital) determina en primer lugar las estaciones. Durante la mitad del año (del 21 de marzo al 22 de septiembre) el hemisferio norte se inclina hacia el Sol, concentrando la luz solar y haciendo más largos los días (**FIGURA 55-13**). Durante la otra mitad del año (del 22 de septiembre al 21 de marzo), el hemisferio norte se inclina lejos del Sol, proporcionando una menor concentración de luz solar y días más cortos. La orientación del hemisferio sur es justo lo opuesto en esas fechas. El verano en el hemisferio norte corresponde al invierno en el hemisferio sur.

Preguntas acerca de

VIDA SIN EL SOL

¿Es el Sol la fuente de energía para todos los ecosistemas? Una excepción extraordinaria fue descubierta a fines de la década de 1970 en una serie de chimeneas hidrotermales en el Pacífico oriental, donde el agua marina aparentemente ha penetrado y ha sido calentada por las rocas radiactivas debajo de ella. Durante su tiempo dentro de la Tierra, el agua se ha cargado con compuestos minerales inorgánicos, incluido el sulfuro de hidrógeno (H_2S).

No hay luz disponible para la fotosíntesis, pero las chimeneas hidrotermales mantienen un rico ecosistema que contrasta con el "desierto" circundante del profundo piso oceánico. Gusanos tubulares gigantes de color rojo sangre, de aproximadamente 3 m de longitud, se agrupan en grandes cantidades alrededor de los respiraderos (vea la figura). Otros animales alrededor de las chimeneas hidrotermales incluyen especies únicas de almejas, cangrejos, percebes y mejillones.

Los científicos inicialmente se preguntaron qué fuente de energía mantiene a los organismos en este ambiente oscuro. La mayoría de las comunidades de aguas profundas depende de la materia orgánica proveniente de las aguas superficiales; en otras palabras, dependen de la energía liberada en última instancia de la fotosíntesis. Sin embargo, las comunidades de las chimeneas hidrotermales están muy densamente agrupadas y son demasiado productivas para depender de encuentros casuales con materia orgánica proveniente de aguas superficiales.

En lugar de lo anterior, procariontes quimioautótrofos ocupan la base de la red alimentaria en estos oasis acuáticos. Estos procariontes poseen enzimas que catalizan la oxidación de sulfuro de hidrógeno, produciendo agua más azufre o sulfato. Estas reacciones químicas son exergónicas y proporcionan la energía necesaria para fijar el CO_2, que está disuelto en el agua, en otros compuestos orgánicos. Muchos de los animales consumen directamente a los procariontes alimentándose de ellos por filtración, pero otros, como los gigantescos gusanos tubulares, obtienen su energía de los procariontes que viven en sus tejidos.

Los científicos continúan planteando preguntas sobre las comunidades de las chimeneas hidrotermales. ¿De qué manera los organismos encuentran y colonizan las chimeneas, que son efímeros y están muy dispersos en el piso oceánico? ¿Cómo se han adaptado los habitantes de estas comunidades para sobrevivir a estas duras condiciones de vida, incluyendo alta presión, elevadas temperaturas y productos químicos tóxicos? A medida que prosiga la investigación de las comunidades de las chimeneas hidrotermales, los científicos esperan encontrar respuestas a éstas y otras preguntas.

D. Foster, Science VU-SHO/Visuals Unlimited

Ecosistema de las chimeneas hidrotermales. Los procariontes quimioautótrofos que viven en los tejidos de estos gusanos tubulares (*Riftia pachyptila*) extraen energía del sulfuro de hidrógeno para elaborar compuestos orgánicos. Estos gusanos carecen de sistemas digestivos y dependen de los compuestos orgánicos proporcionados por los procariontes, junto con materia filtrada del agua circundante. También visibles en la fotografía aparecen algunas almejas (*amarillo*) y un cangrejo (*blanco*) que se alimentan por filtración.

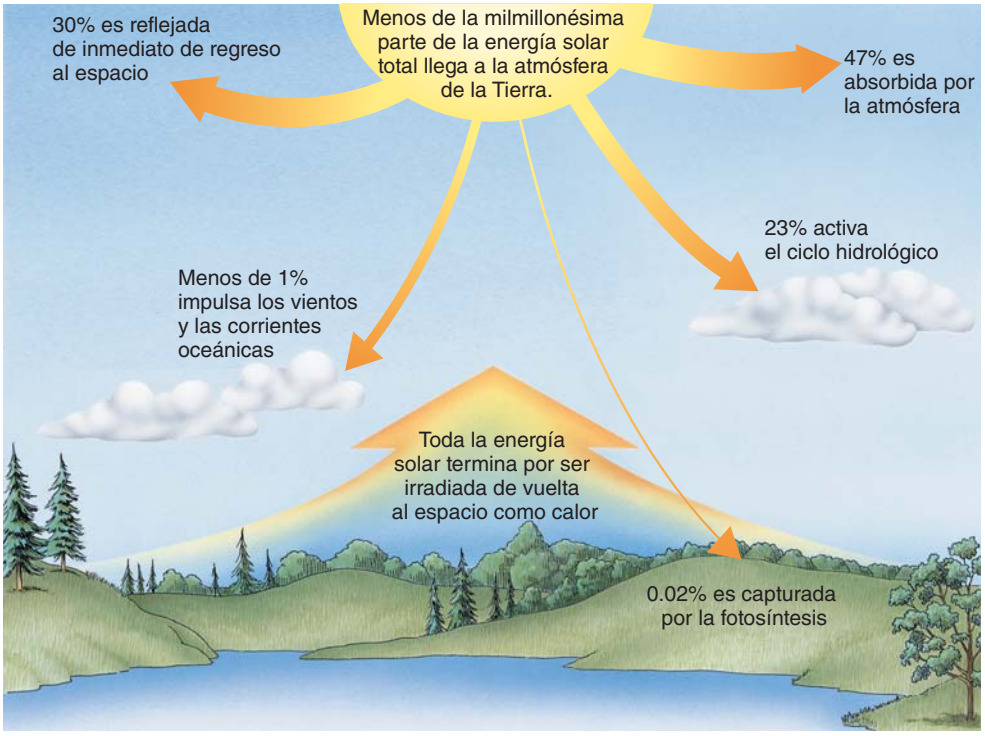


FIGURA 55-12 El destino de la radiación solar que llega a la Tierra

La mayoría de la energía liberada por el Sol jamás llega a la Tierra. La energía solar que sí llega a la Tierra calienta la superficie del planeta, activa los ciclos hidrológicos y otros ciclos biogeoquímicos, produce el clima y activa casi toda la vida mediante el proceso de la fotosíntesis.

La atmósfera contiene varios gases esenciales para los organismos

La atmósfera es una capa de gases invisibles que cubre a la Tierra. El oxígeno (21%) y el nitrógeno (78%) son los gases predominantes en la atmósfera, los cuales constituyen casi 99% del aire seco; otros gases, entre ellos argón, bióxido de carbono, neón y helio, integran el 1% restante. Además, están presentes vapor de agua y cantidades minúsculas de varios contaminantes como metano, ozono, partículas de polvo, polen, microorganismos y clorofluorocarbonos (CFC). El oxígeno atmosférico es esencial para los vegetales, animales y otros organismos que respiran en forma aeróbica; y los vegetales y otros organismos fotosintéticos también requieren bióxido de carbono.

La atmósfera lleva a cabo varias funciones ecológicas esenciales. Protege la superficie de la Tierra de la mayor parte de la radiación ultravioleta y los rayos X del Sol, así como de cantidades letales de rayos cósmicos provenientes del espacio. Sin esta protección atmosférica, la vida como se le conoce cesaría. Aunque la atmósfera protege a la Tierra de radiación de alta energía, la luz visible y algo de radiación infrarroja pueden penetrar, y calientan la atmósfera superficial e inferior. Esta interacción entre la atmósfera y la energía solar es responsable de las condiciones del tiempo y el clima.

Los organismos dependen de la atmósfera, aunque también ayudan a mantenerla y, en ciertos casos, a modificar su composición. Por ejemplo, el oxígeno atmosférico ha aumentado hasta su nivel presente como resultado de miles de millones de años de fotosíntesis. Hoy, un equilibrio aproximado entre el oxígeno producido por la fotosíntesis y la respiración aeróbica que requiere de oxígeno ayuda a mantener el nivel de oxígeno atmosférico.

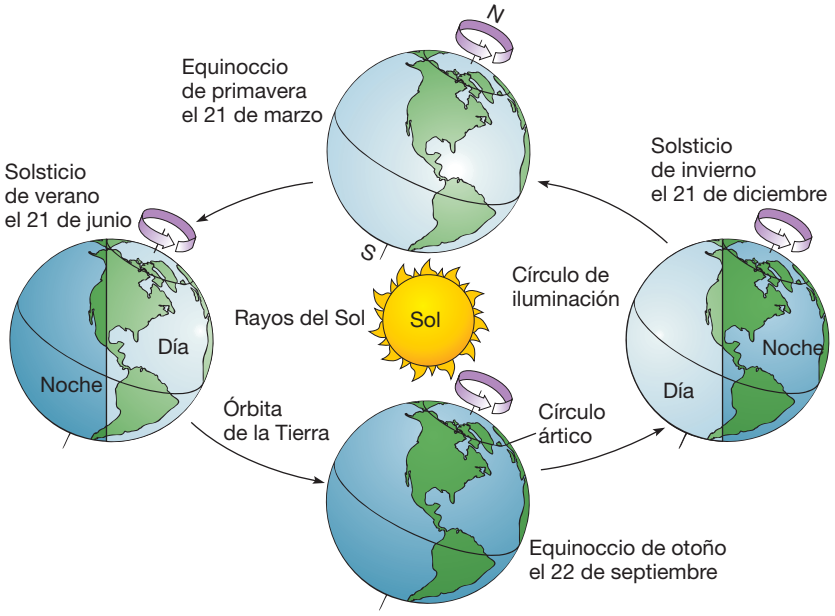


FIGURA 55-13 Cambios estacionales en la temperatura
La inclinación de la Tierra con respecto a su eje es constante a medida que la Tierra se traslada alrededor del Sol. Así, los rayos del Sol inciden de manera oblicua sobre el hemisferio norte durante los meses invernales y de manera más directa durante los meses del verano. En el hemisferio sur, los rayos del Sol son oblicuos durante el invierno, lo que corresponde al verano en el hemisferio norte. En el ecuador, los rayos del Sol son aproximadamente verticales del 21 de marzo al 21 de septiembre

El Sol activa la circulación atmosférica mundial

En gran medida, las diferencias en temperatura debidas a variaciones en la cantidad de energía solar en sitios diferentes de la Tierra activan la circulación de la atmósfera. La superficie cálida cerca del ecuador calienta el aire con el que entra en contacto, haciendo que éste se dilate y ascienda. A medida que el aire caliente sube, fluye alejándose del ecuador y vuelve a bajar (**FIGURA 55-14**). Mucho de este aire circula de nuevo hacia la misma área que dejó, aunque el resto se divide y fluye en dos direcciones, hacia los polos. El aire se enfría lo suficiente para sumergirse en la superficie aproximadamente a latitudes de 30 grados norte y sur. Movimientos semejantes ascendentes de aire caliente y su flujo subsecuente hacia los polos ocurren a mayores latitudes, más lejos del ecuador. En los polos, el frío aire polar se hunde y fluye hacia menores latitudes, en general por debajo del aire cálido que simultáneamente fluye hacia los polos. El movimiento constante del aire transfiere calor del ecuador hacia los polos, y a medida que el aire regresa, enfría la tierra por la que pasa. Esta rotación continua modera las temperaturas sobre la superficie de la Tierra.

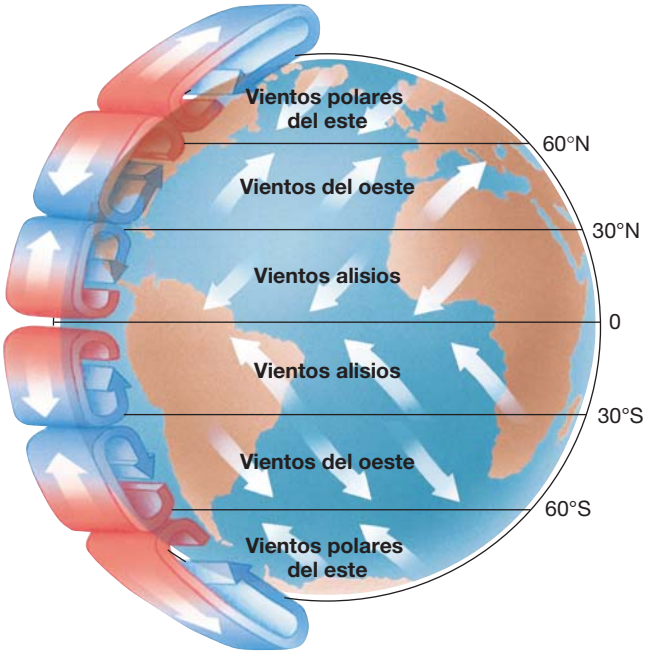


FIGURA 55-14 ***Animada*** **Circulación atmosférica**
La mayor entrada de energía solar ocurre en el ecuador y calienta el aire con mayor intensidad en esa zona. El aire asciende y se desplaza en dirección a los polos (*izquierda*), pero es enfriado en el proceso, de modo que mucho de él desciende de nuevo alrededor de los 30 grados de latitud en ambos hemisferios. A latitudes mayores los patrones de movimiento de aire son más complicados.

La atmósfera exhibe movimientos horizontales complicados

Además de los patrones de circulación mundial, la atmósfera presenta movimientos horizontales complicados denominados **vientos**. La naturaleza del viento, con sus rachas turbulentas, remolinos y calmas, es

difícil de comprender o pronosticar. Es resultado parcial de diferencias en la presión atmosférica y de la rotación de la Tierra.

Los gases que constituyen la atmósfera tienen peso y ejercen una presión que es, a nivel del mar, de alrededor de 1013 milibares. Sin embargo, la presión del aire es variable y cambia con la altitud, temperatura y humedad. Los vientos tienden a soplar desde áreas de elevada presión atmosférica a áreas de baja presión; mientras más grande sea la diferencia entre las zonas de alta y baja presión, más fuerte es el viento.

La rotación de la Tierra afecta la dirección en que sopla el viento. Debido a que la Tierra gira de oeste a este, el viento se desvía hacia la derecha en el hemisferio norte y hacia la izquierda en el sur. Esta tendencia del aire en movimiento a ser desviado de su trayectoria por la rotación de la Tierra se denomina **efecto Coriolis**.

Los océanos del mundo cubren la mayor parte de la superficie terrestre

Los océanos del mundo constituyen un enorme cuerpo de agua salada que rodea los continentes y cubre casi tres cuartas partes de la superficie terrestre. Se trata de un solo y continuo cuerpo de agua, aunque los geógrafos lo dividen en cuatro secciones separadas por los continentes: los océanos Pacífico, Atlántico, Índico y Ártico. El océano Pacífico, que cubre un tercio de la superficie terrestre y contiene más de la mitad del agua de la Tierra, es por mucho el más grande.

Los vientos activan las corrientes oceánicas superficiales

Los persistentes vientos predominantes que soplan sobre el océano producen movimientos masivos de agua oceánica superficial conocidas como **corrientes oceánicas** (**FIGURA 55-15**). Los vientos predominantes generan corrientes oceánicas circulares denominadas *giros*. Por ejemplo, en el Atlántico norte, los vientos alisios tropicales tienden a soplar hacia el oeste, mientras que los vientos del oeste en latitudes medias tienden a soplar hacia el este (vea la figura 55-14). Esto ayuda a establecer un giro en el sentido de las manecillas del reloj en el Atlántico norte. Así, las corrientes oceánicas superficiales y los vientos tienden a moverse en la misma dirección, aunque hay muchas variaciones para esta regla.

El efecto Coriolis es parcialmente responsable de las trayectorias en que se desplazan las corrientes oceánicas. La rotación de la Tierra de oeste a este hace que las corrientes oceánicas viren hacia la derecha en el hemisferio norte, produciendo un giro de las corrientes oceánicas en el sentido de las manecillas del reloj. En el hemisferio sur, las corrientes oceánicas viran hacia la izquierda, produciendo un giro en sentido contrario al de las manecillas del reloj.

El océano interactúa con la atmósfera

El océano y la atmósfera están estrechamente relacionados. El viento que proviene de la atmósfera afecta las corrientes oceánicas y el calor del océano afecta la circulación atmosférica. Uno de los mejores ejemplos

PUNTO CLAVE La fuerza impulsora del viento produce las principales corrientes oceánicas superficiales de la Tierra.

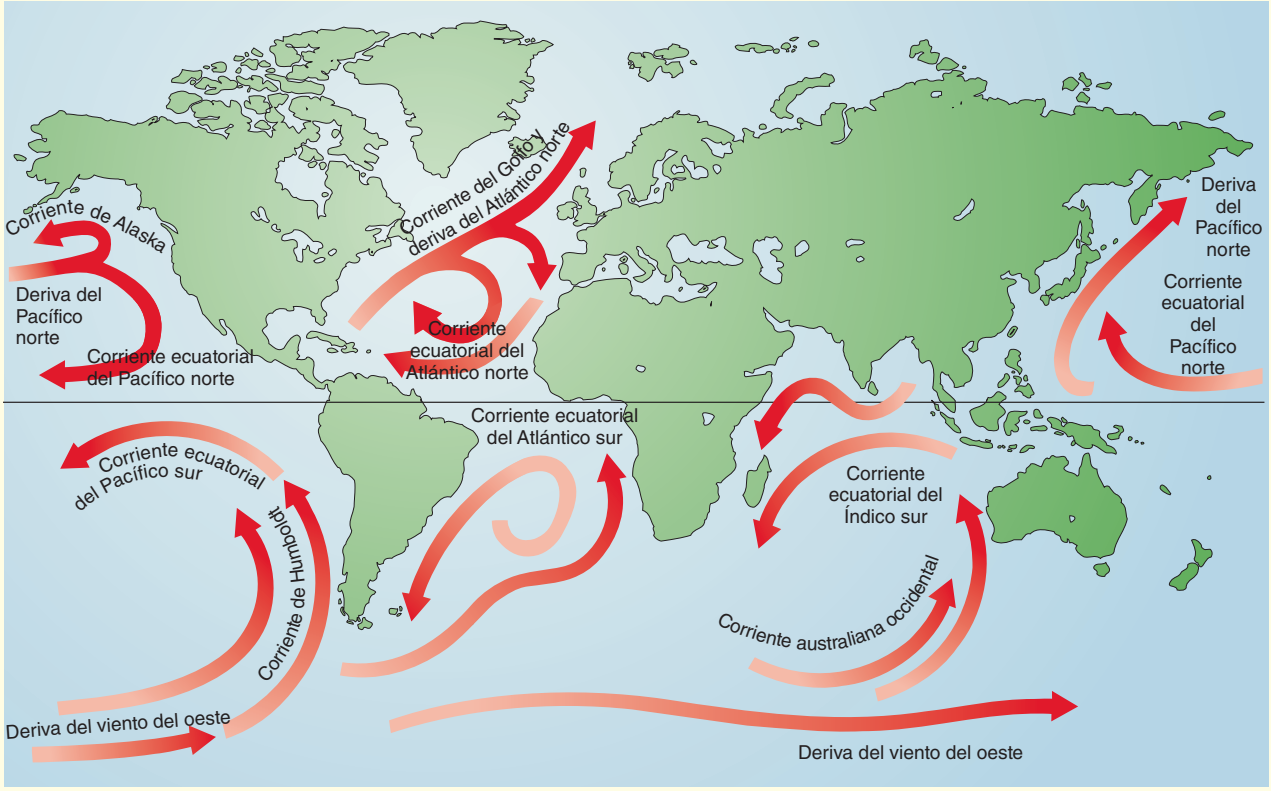


FIGURA 55-15 *Animada* **Principales corrientes oceánicas superficiales**
Cada una de las corrientes posee un patrón característico de temperatura y flujo.

de la interacción entre el océano y la atmósfera es el evento **oscilación del sur-El Niño**. Este fenómeno es un calentamiento periódico de las aguas superficiales del Pacífico oriental tropical que altera los patrones de circulación tanto oceánica como atmosférica y resulta en un clima poco común en zonas alejadas del Pacífico tropical. En condiciones normales, los vientos alisios occidentales restringen las aguas más cálidas al Pacífico occidental (cerca de Australia). Sin embargo, de cada tres a siete años, los vientos alisios se debilitan y la masa de agua caliente se expande en dirección oriental hacia América del Sur, elevando las temperaturas superficiales en el Pacífico oriental. Las corrientes oceánicas, que normalmente fluyen hacia el occidente en esta zona, aminoran su velocidad, se detienen en conjunto e inclusive invierten su dirección y van hacia el este. El fenómeno se conoce como "El Niño" porque el calentamiento suele alcanzar las zonas de pesca fuera de Perú justo antes de Navidad. La mayoría de estas oscilaciones duran de uno a tres años.

El Niño cambia la productividad biológica en partes del océano. Las temperaturas más cálidas del agua superficial del océano y los cambios asociados en los patrones de circulación del océano fuera de la costa occidental de América del Sur impiden el **afloramiento** (llegada a la superficie) de aguas más frías y profundas cargadas de nutrientes (**FIGURA 55-16**). La falta de nutrientes en el agua resulta en una grave disminución en la población de anchoas y muchos otros peces marinos. Otras especies, como camarón y escalopas, prosperan durante El Niño. A lo largo de la costa del Pacífico en América del Norte, El Niño desplaza la distribución de peces tropicales hacia el norte e incluso afecta el recorrido del salmón en Alaska.

El clima afecta profundamente a los organismos

El **clima** son las condiciones del tiempo promedio, más los extremos (récords), que ocurren en un sitio dado durante un período de años. Los dos factores más importantes que determinan el clima de una zona son la temperatura (tanto la temperatura media como los extremos de temperatura) y la precipitación (tanto la precipitación media como la distribución estacional). Otros factores climáticos incluyen el viento, la humedad, la niebla, las nubosidades e incendios ocasionados por relámpagos. A diferencia del tiempo, que cambia con rapidez, el clima suele cambiar lentamente, a lo largo de cientos e inclusive miles de años.

Variaciones cotidianas, variaciones del día a la noche y variaciones estacionales son también dimensiones importantes del clima que afectan a los organismos. Latitud, elevación, topografía, vegetación, distancia al océano u otros grandes cuerpos de agua, y ubicación sobre un continente u otras masas terrestres, todo esto afecta la temperatura, la precipitación y otros aspectos del clima.

La Tierra cuenta con diversos climas y como son relativamente constantes durante muchos años, los organismos se han adaptado a ellos. La amplia gama de organismos en la Tierra evolucionó parcialmente debido a los diferentes climas, que varían de climas fríos, cubiertos de nieve o polares a climas cálidos, tropicales, en los que llueve casi diario.

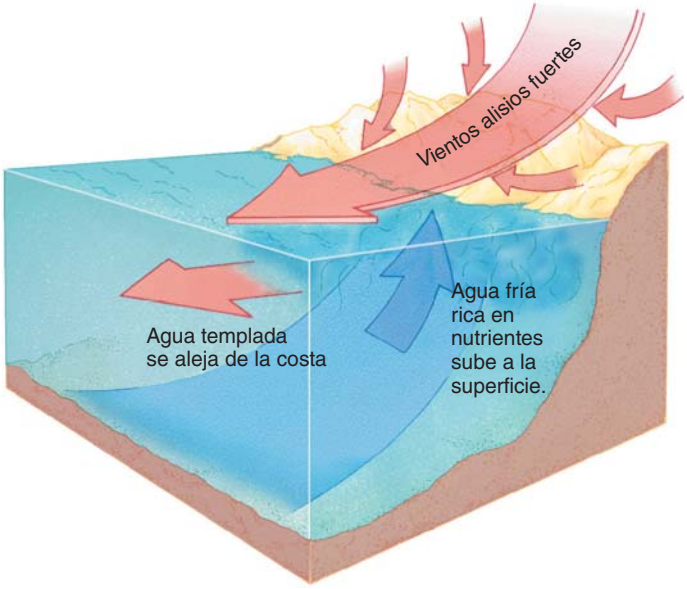


FIGURA 55-16 ***Animada*** **Surgencia**
La surgencia costera, en la que aguas más profundas llegan a la superficie, ocurre en el océano Pacífico a lo largo de la costa de América del Sur. La surgencia proporciona nutrientes para algas microscópicas, que a su vez mantienen una complicada red alimentaria. La surgencia costera se debilita considerablemente durante los años en que ocurre El Niño, reduciendo de manera temporal las poblaciones de peces.

Los movimientos del aire y el agua, y las características superficiales afectan los patrones de precipitación

La precipitación varía de un sitio a otro y afecta profundamente la distribución y los tipos de organismos presentes. Uno de los sitios más secos de la Tierra es el desierto de Atacama en Chile, donde la precipitación pluvial media es 0.05 cm. Por el contrario, el monte Waialeale en Hawai, el punto más occidental de la Tierra, recibe una precipitación pluvial promedio de 1200 cm.

La diferencia en precipitación depende de varios factores. Las zonas con bastante lluvia de los trópicos resultan principalmente de la elevación de aire cargado de humedad. Las altas temperaturas de las aguas superficiales (recuerde la enorme cantidad de energía solar que incide en el ecuador) provocan la evaporación de grandes cantidades de agua provenientes de partes tropicales del océano. Los vientos predominantes impulsan el aire caliente y húmedo sobre las masas de tierra. Las superficies terrestres calentadas por el Sol calientan el aire y hacen que al más húmedo suba. A medida que sube, el aire se enfría y su capacidad de retención de humedad disminuye. (El aire frío mantiene menos vapor de agua que el aire caliente). Cuando el aire llega a su punto de saturación, es incapaz de retener más vapor de agua; se forman nubes y el agua es liberada como precipitación. Finalmente, el aire regresa a la superficie sobre ambos lados del ecuador cerca de los trópicos de Cáncer y Capricornio (latitudes 23.5 grados norte y sur, respectivamente). Para entonces, la mayor parte de la humedad se ha precipitado, de modo que al aire seco vuelve al ecuador. Este aire seco hace poca diferencia biológica sobre el océano, pero su falta de humedad produce algunos de los desiertos subtropicales más grandes, como el Sahara.

El aire también se seca durante largos viajes sobre las masas terrestres. Cerca de las costas de barlovento (el lado desde el que sopla el viento predominante) de los continentes, la precipitación pluvial puede ser fuerte. Sin embargo, en las zonas templadas, las áreas entre las zonas tropical y polar, los interiores continentales suelen ser secos porque están lejos del océano, que repone el vapor de agua en el aire que pasa por encima de él.

Las montañas obligan al aire a subir, eliminando la humedad del aire. A medida que el aire gana altitud, se enfría, se forman nubes y suele ocurrir precipitación, principalmente sobre las laderas de barlovento de las montañas. A medida que la masa de aire se mueve sobre el otro lado de la montaña, se calienta y las nubes se evaporan, disminuyendo así la posibilidad de precipitación de cualquier humedad restante. Esta situación existe sobre la costa occidental de América del Norte, donde la precipitación cae sobre las laderas occidentales de las montañas próximas a la costa. Las tierras secas en los lados de las montañas alejados del viento

FIGURA 55-17 ***Animada*** **Sombra de lluvia**
Una sombra de lluvia es la tierra árida o semiárida que existe en el lado de sotavento de una montaña. Una sombra de lluvia así ocurre al este de la sierra Cascade en el estado de Washington. El lado occidental recibe más de 500 cm de precipitación anual, mientras que el lado oriental recibe de 40 a 50 cm.

predominante (en este caso, al este de la cadena montañosa) se denominan **sombras de lluvia** (**FIGURA 55-17**).

Los microclimas son variaciones locales del clima

Las diferencias en elevación, inclinación y dirección de las laderas, y por tanto en la exposición a la luz solar y a los vientos predominantes pueden producir variaciones locales en el clima conocidas como **microclimas**, que algunas veces son bastante diferentes de sus entornos globales. Por ejemplo, parches de Sol y sombra sobre el piso de un bosque producen una variedad de microclimas para plantas, animales y microorganismos que viven ahí. El microclima del hábitat de un organismo es de importancia fundamental porque se trata del clima que un organismo experimenta y debe afrontar. (Sin embargo, tenga presente que los microclimas se ven bastante afectados por los climas regionales donde se encuentran ubicados).

Algunas veces los organismos modifican su propio microclima. Por ejemplo, los árboles modifican el clima local dentro de un bosque, de modo que en verano la temperatura suele ser menor y la humedad relativa mayor que fuera del bosque. La temperatura y humedad debajo del mantillo del piso del bosque difieren aún más; en verano el microclima de esta área es considerablemente más frío y húmedo que el bosque circundante. Como otro ejemplo, muchos animales que viven en el desierto hacen sus madrigueras para evitar las condiciones climatológicas de la superficie que los mataría en cuestión de minutos. El microclima diurno más frío en sus madrigueras les permite sobrevivir hasta la noche, cuando la superficie se enfría y salen a forrajear o cazar.

Los incendios son una perturbación común en algunos ecosistemas

Los incendios forestales, que son iniciados por relámpagos, son una fuerza ecológica importante en muchas zonas geográficas. Las áreas más propensas a los incendios forestales tienen temporadas de lluvias seguidas por estaciones secas. La vegetación que crece y se acumula en la temporada de lluvias se seca lo suficiente durante la estación seca para quemarse con facilidad. Cuando un relámpago cae en la vegetación o en el mantillo del piso, incendia la materia orgánica seca y un incendio se dispersa por la zona.

Los incendios tienen varios efectos sobre los organismos. Primero, la combustión libera los minerales que estaban encerrados en la materia orgánica seca. Las cenizas que quedan después de un incendio son ricas en potasio, fósforo, carbono, calcio y otros minerales esenciales para el crecimiento de las plantas. Con la llegada de la precipitación, la vegetación florece a continuación de un incendio. Segundo, un incendio elimina la cubierta vegetal y expone el suelo. Este cambio estimula la germinación y el establecimiento de semillas que requieren suelo desnudo, y también alienta el crecimiento de plantas intolerantes a la sombra. Tercero, los incendios provocan un aumento en la erosión del suelo porque eliminan la cubierta vegetal, dejando más vulnerable al suelo, al aire y al agua.

La sabana africana, el chaparral californiano, los pastizales de Norteamérica y los bosques de pinos ponderosa del oeste de Estados Unidos son algunos ecosistemas adaptados al fuego (vea el capítulo 56). Los incendios ayudan a mantener a las hierbas como la vegetación predominante en los pastizales al eliminar árboles de madera dura sensibles a los incendios.

Los humanos intentan evitar los incendios y algunas veces este esfuerzo tiene consecuencias desastrosas. Cuando los incendios son excluidos de un ecosistema adaptado a éstos, se acumula madera muerta y otra basura vegetal. Como resultado, cuando ocurre un incendio, es más destructivo. Los incendios algunas veces mortales en Colorado y otros estados y provincias occidentales de Estados Unidos son parcialmente atribuidos a décadas de supresión de incendios en la región. La prevención de incendios también convierte pastizales en vegetación leñosa y facilita la invasión de árboles sensibles a incendios en bosques adaptados al fuego.

Un *incendio controlado* es una herramienta del manejo ecológico en el cual la maleza y la basura vegetal son quemadas deliberadamente en condiciones controladas antes de que se acumulen a niveles peligrosos (**FIGURA 55-18**). Los incendios controlados también se usan para suprimir árboles sensibles a incendios, manteniendo así los ecosistemas naturales adaptados al fuego. Sin embargo, existe poca evidencia científica sobre cuándo es idóneo el incendio controlado o con qué frecuencia debe llevarse a cabo. Además, en la puesta en práctica de incendios controlados hay problemas prácticos y políticos primordiales.

Joan Landsberg, USDA/Forest Service

FIGURA 55-18 **Los incendios son una herramienta de manejo ecológico**
Aquí, un incendio controlado ayuda a mantener de pie un pino ponderosa (*Pinus ponderosa*) en Oregon.

Repaso

- ¿Qué fuerzas básicas determinan la circulación de la atmósfera?
- ¿Qué fuerzas básicas producen las principales corrientes oceánicas?
- ¿Cuáles son algunos de los factores que producen diferencias regionales de la precipitación?

55.4 PROCESOS PARA EL ESTUDIO DE ECOSISTEMAS

OBJETIVO DE APRENDIZAJE

9 Describir brevemente algunas de las investigaciones ecológicas a largo plazo en el Bosque Experimental Hubbard Brook.

Los ecólogos llevan a cabo estudios ecológicos detallados en simulaciones de laboratorio y en campo para medir procesos como el flujo de energía, el ciclo de nutrientes y los efectos de perturbaciones naturales e inducidas por los humanos (como la contaminación del aire, la tala y los cambios en el uso de la tierra). Algunos estudios de ecosistemas, como los realizados en el Bosque Experimental Hubbard Brook (HBEF), una reserva de 3100 hectáreas en el Parque Nacional White Mountain en New Hampshire, son a largo plazo. Iniciado a fines de la década de 1950 y continuando hasta el presente, el HBEF ha sido sitio de numerosos estudios que abordan la hidrología (por ejemplo, escurrimiento superficial y flujo de agua subterránea), biología, geología y química de bosques y ecosistemas acuáticos asociados. La National Science Foundation (NSF) ha designado al HBEF como uno de sus 24 sitios de investigación ecológica a largo plazo.

Muchos de los experimentos en el HBEF están basados en observaciones de campo. Por ejemplo, las poblaciones de salamandras eran estudiadas originalmente en 1970 en comunidades forestales y han sido vueltas a estudiar en años recientes. Otros estudios implican experimentos de manipulación. En 1978, los científicos agregaron ácido sulfúrico diluido a una pequeña corriente en el HBEF para estudiar los efectos químicos y biológicos de la acidificación. Este experimento era de valor práctico debido a que la *deposición ácida,* una forma de contaminación del aire, ha acidificado numerosos lagos y corrientes en países industrializados.

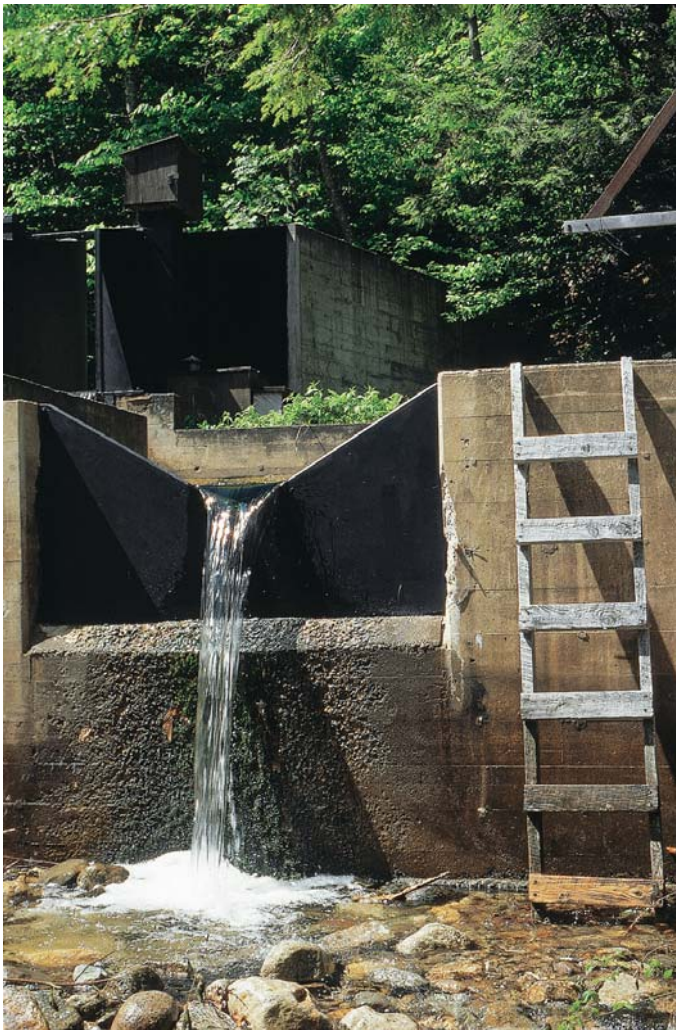
Varios investigadores han estudiado los efectos de la **deforestación**, la eliminación de grandes regiones forestales para uso agrícola y otros fines, sobre los ecosistemas fluviales del HBEF. Cuando se elimina un bosque, la cantidad total de agua y minerales que fluyen hacia las corrientes aumenta de manera notoria. La **FIGURA 55-19** muestra una presa de concreto denominada *captación*, construida a través de una corriente para que los ecólogos puedan medir el flujo de agua y los componentes químicos del ecosistema. Normalmente, el efluente se mide en dos ecosistemas por separado: uno sirve como control y el otro es manipulado en forma experimental. Estos estudios demuestran que la deforestación provoca erosión del suelo y lixiviación de minerales esenciales que resultan en una disminución en su fertilidad. Las temperaturas estivales en corrientes que fluyen a través de áreas deforestadas son superiores a las de los arroyos sombreados que corren por bosques sin talar. A muchos organismos que habitan en las corrientes no les va bien en áreas deforestadas, en parte porque están adaptados a temperaturas más frías.

Estudios detallados como los del HBEF proporcionan a los ecólogos conocimientos sobre la manera en que funcionan los procesos ecológicos en ecosistemas individuales. Los ecólogos comparan estos datos con información semejante de otros estudios en ecosistemas para desarrollar ideas generalizadas acerca de cómo están estructurados y la manera en que funcionan. Los experimentos a largo plazo en ecosistemas permiten a los ecólogos evaluar y pronosticar los efectos del cambio ambiental, incluidos los cambios inducidos por los humanos.

Los experimentos sobre ecosistemas también contribuyen al conocimiento práctico sobre cómo mantener la calidad del agua, el hábitat de la vida salvaje y los bosque productivos. El **manejo de ecosistemas**, un enfoque conservacionista que recalca la restitución y el mantenimiento de la calidad de todo el ecosistema en lugar de la conservación de especies individuales, hace uso de este conocimiento.

Repaso

- ¿Cuáles son algunos de los efectos ambientales observados en el estudio de la deforestación en el Bosque Experimental Hubbard Brook?

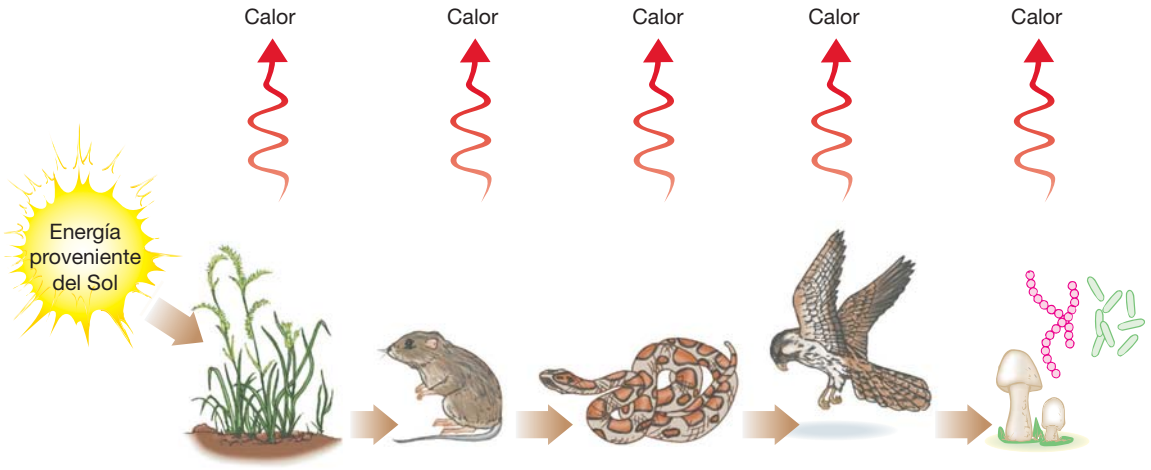


USDA/Forest Service

FIGURA 55-19 ***Animada*** **Captación en el Bosque Experimental Hubbard Brook**

Los científicos que estudian corrientes investigan procesos como la forma en que el agua entra en la corriente y es descargada de ella, cómo se mueven los sedimentos y los productos químicos, y los efectos de estos factores físicos sobre los hábitats de los ríos. Las captaciones ayudan a los científicos a medir la cantidad, sincronización y calidad del agua que fluye de una cuenca forestal.

RESUMEN: ENFOQUE EN LOS OBJETIVOS DE APRENDIZAJE



55.1 *(página 1197)*

1 Resumir el concepto de flujo de energía a través de una red alimentaria.

- El **flujo de energía** a través de un ecosistema es lineal, del Sol al productor, al consumidor y al descomponedor. Mucha de esta energía es convertida en calor a medida que se mueve de un organismo a otro, de modo que los organismos que ocupan el siguiente **nivel trófico** no pueden usarla.
- Las relaciones tróficas pueden expresarse como **redes alimentarias**, que muestran las muchas vías alternativas que la energía puede asumir entre los productores, consumidores y descomponedores de un ecosistema.

CENGAGENOW™ **Aprenda más sobre la manera en que interactúan los niveles tróficos al hacer clic en las figuras en CengageNOW.**

2 Explicar pirámides usuales de números, biomasa y energía.

- Las **pirámides ecológicas** suelen expresar la reducción progresiva en números de organismos, biomasa y energía encontrados en niveles tróficos sucesivos. Una **pirámide de números** muestra el número de organismos en cada nivel trófico en un ecosistema dado. Una **pirámide de biomasa** muestra la biomasa total en cada nivel trófico sucesivo. Una **pirámide de energía** indica el contenido de energía de la biomasa de cada nivel trófico.

3 Distinguir entre productividad primaria bruta y productividad neta primaria.

- La **productividad primaria bruta (PPB)** de un ecosistema es la razón a la cual la fotosíntesis captura energía. La **productividad neta primaria (PNP)** es la energía que permanece (como biomasa) después de que las plantas y otros productores llevan a cabo la respiración celular.

55.2 *(página 1203)*

4 Describir los pasos principales en cada uno de estos ciclos biogeoquímicos: carbono, nitrógeno, fósforo y los ciclos hidrológicos.

- El bióxido de carbono es el gas más importante en el **ciclo del carbono**. El carbono entra en plantas, algas y cianobacterias como CO_2, el cual es incorporado en moléculas orgánicas por la fotosíntesis. La respiración celular, la combustión y la erosión de piedra caliza devuelven el CO_2 al agua y a la atmósfera, donde queda de nuevo disponible para los consumidores.
- El **ciclo del nitrógeno** consta de cinco pasos. La **fijación de nitrógeno** es la conversión de nitrógeno gaseoso en amoniaco. La **nitrificación** es la conversión de amoniaco o amonio en nitrato. La **asimilación** es la conversión, por parte de los vegetales, de nitratos, amoniaco o amonio en proteínas y otros compuestos que contienen nitrógeno. La **amonificación** es la conversión de nitrógeno orgánico en iones de amoniaco o amonio. La **desnitrificación** es la conversión de nitrato en nitrógeno gaseoso.
- El **ciclo del fósforo** no tiene compuestos gaseosos biológicamente importantes. El fósforo se erosiona a partir de las rocas como fosfato inorgánico, que es absorbido del suelo por las raíces de las plantas. Los animales obtienen el fósforo que requieren de sus dietas. Los descomponedores liberan fosfato inorgánico hacia el ambiente. Cuando el fósforo es arrastrado hacia el océano y subsecuentemente se deposita en los lechos marinos, se pierde de los ciclos biológicos durante millones de años.
- El **ciclo hidrológico** implica un intercambio de agua entre la tierra, el océano, la atmósfera y los organismos. El agua entra a la atmósfera por evaporación y **transpiración** y sale de ella como precipitación. En la tierra, el agua se filtra a través del suelo o corre hacia lagos, ríos y el océano. Los acuíferos son cavernas subterráneas y capas de roca porosa donde se almacena el agua.

CENGAGENOW™ **Explore los ciclos del carbono, nitrógeno, fósforo y los ciclos hidrológicos al hacer clic en las figuras en CengageNOW.**

55.3 *(página 1208)*

5 Resumir los efectos de la energía solar sobre las temperaturas de la Tierra.

- De la energía solar que llega a la Tierra, 30% es reflejada de inmediato; la atmósfera y la superficie absorben el 70% restante. Finalmente, toda la energía solar absorbida se vuelve a irradiar hacia el espacio como radiación infrarroja (calor).
- Una combinación de la forma aproximadamente esférica de la Tierra y el ángulo de inclinación de su eje concentra la energía solar en el ecuador y la diluye en los polos; los trópicos son más cálidos y menos variables en clima que las zonas templadas y polares.

6 Analizar los papeles de la energía solar y del efecto Coriolis en los patrones de generación de aire mundial y el flujo de agua.

- La luz visible y algo de radiación infrarroja calientan la superficie y la parte inferior de la atmósfera. El calor atmosférico traspasado del ecuador a los polos produce movimiento de aire caliente hacia los polos y de aire frío hacia el ecuador.
- Los **vientos** resultan en parte de diferencias en la presión atmosférica y del **efecto Coriolis**, la tendencia del aire o el agua en movimiento, debido a la rotación de la Tierra, a ser desviados hacia la derecha en el hemisferio norte y hacia la izquierda en el hemisferio sur.
- Las **corrientes oceánicas** superficiales resultan en parte de vientos predominantes y del efecto Coriolis.

CENGAGENOW™ **Aprenda más sobre la circulación atmosférica, las corrientes oceánicas y la surgencia al hacer clic en las figuras en CengageNOW.**

7 Proporcionar dos causas de las diferencias en la precipitación regional.

- La latitud, elevación, topografía, vegetación, distancia al océano u otros grandes cuerpos de agua, y la ubicación sobre un continente u otras masas terrestres afectan la precipitación.
- La precipitación es máxima donde el aire caliente pasa sobre el océano, absorbe humedad y luego se enfría, como en áreas donde las montañas obligan al aire húmedo a ir hacia arriba. Los desiertos se desarrollan en **sombras de lluvia** de cadenas montañosas o en interiores continentales.

CENGAGENOW™ **Aprenda más sobre las sombras de lluvia al hacer clic en la figura en CengageNOW.**

8 Analizar los efectos del fuego sobre ciertos ecosistemas.

- Los incendios liberan los minerales encerrados en materia orgánica seca, eliminan la cubierta vegetal y exponen el suelo, e incrementan la erosión. Muchos ecosistemas, como la sabana, el chaparral, los pastizales y algunos bosques, contienen organismos adaptados al fuego.

55.4 *(página 1214)*

9 Describir brevemente algunas de las investigaciones ecológicas a largo plazo en el Bosque Experimental Hubbard Brook.

- El Bosque Experimental Hubbard Brook (HBEF) es el sitio de numerosos estudios relacionados con hidrología (precipitación, escurrimientos superficiales y flujo de aguas subterráneas), biología (efectos de la deforestación y cambios en las poblaciones de salamandras), geología y química (precipitación ácida) de bosques y ecosistemas acuáticos asociados.

CENGAGENOW™ **Aprenda más sobre el Bosque Experimental Hubbard Brook al hacer clic en la figura en CengageNOW.**

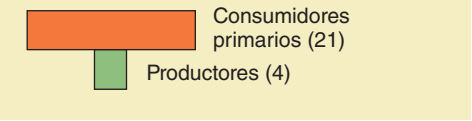
EVALÚE SU COMPRENSIÓN

1. En los ecosistemas el movimiento de materia es _____ y el movimiento de energía es _____. (a) lineal; lineal (b) lineal; cíclico (c) cíclico; cíclico (d) cíclico; lineal (e) cíclico; lineal o cíclico
2. Un complejo de cadenas alimentarias interconectadas en un ecosistema se denomina (a) ecosistema (b) pirámide de números (c) pirámide de biomasa (d) biosfera (e) red alimentaria
3. La estimación cuantitativa de la cantidad total de materia viviente se denomina (a) biomasa (b) flujo de energía (c) productividad primaria bruta (d) respiración vegetal (e) productividad neta primaria
4. ¿Cuál de las siguientes ecuaciones muestra la relación entre la productividad primaria bruta (PPB) y la productividad neta primaria (PNP)? (a) PPB = PNP – fotosíntesis (b) PNP = PPB – fotosíntesis (c) PPB = PNP – respiración vegetal (d) PNP = PPB – respiración vegetal (e) PNP = PPB – respiración animal
5. ¿Cuál(es) de los siguientes procesos incrementa(n) la cantidad de carbono atmosférico en el ciclo del carbono? (a) fotosíntesis (b) respiración celular (c) combustión (d) a y c (e) b y c
6. En el ciclo del carbono, éste se encuentra en (a) piedra caliza (b) petróleo, carbón y gas natural (c) organismos vivos (d) la atmósfera (e) todas las anteriores
7. En el ciclo del nitrógeno, el nitrógeno gaseoso se convierte en amoniaco durante la (a) fijación de nitrógeno (b) nitrificación (c) asimilación (d) amonificación (e) desnitrificación
8. La conversión de amoniaco en nitrato, conocida como _____, es un proceso de dos pasos llevado a cabo por bacterias del suelo. (a) fijación de nitrógeno (b) nitrificación (c) asimilación (d) amonificación (e) desnitrificación
9. Este ciclo biogeoquímico no tiene un componente gaseoso, pero se recicla de la tierra hacia los sedimentos en el océano y de regreso a la tierra. (a) ciclo del carbono (b) ciclo del nitrógeno (c) ciclo del fósforo (d) ciclo hidrológico (e) ni a ni c tienen un componente gaseoso
10. ¿Cuál de los siguientes procesos *no* está implicado directamente en el ciclo hidrológico? (a) transpiración (b) evaporación (c) precipitación (d) nitrificación (e) condensación
11. El calentamiento periódico de las aguas superficiales del Pacífico oriental tropical que altera los patrones de circulación tanto oceánicos como atmosféricos se conoce como (a) surgencia (b) viento predominante (c) corriente oceánica (d) oscilación del sur-El Niño (e) efecto Coriolis
12. Una cadena montañosa puede producir en el lado de ella donde desciende el viento (a) surgencia (b) una sombra de lluvia árida (c) corrientes oceánicas (d) un microclima (e) una pirámide ecológica

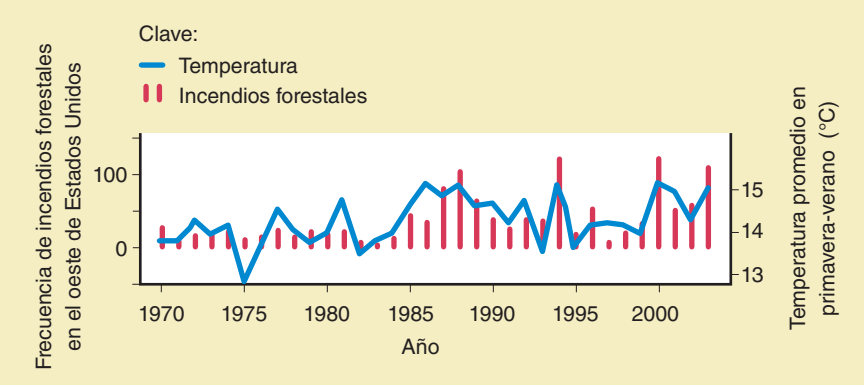
PENSAMIENTO CRÍTICO

1. Describa el ecosistema estable más simple que pueda imaginar.
2. ¿Cómo cambaría una red alimentaria si todos los descomponedores fuesen eliminados de ella?
3. ¿Qué nivel(es) trófico(s) (productor, consumidor o descomponedor) consume usted cuando se alimenta de lo siguiente?
   a. brócoli al vapor b. pollo c. huevos d. hongos
4. ¿Por qué el ciclo de la materia es esencial para la continuación de la vida a largo plazo?
5. ¿Qué le sucedería al ciclo del nitrógeno si no hubiera bacterias presentes? Explique su respuesta.
6. ¿Cuál es la fuente de energía que activa al viento?
7. ¿Cómo afectan las corrientes oceánicas el clima en la tierra?
8. ¿El microclima de una hormiga será igual que el de un elefante que vive en la misma zona? ¿Por qué?

9. **ANÁLISIS DE DATOS.** Observe la figura 55-3b (que se muestra aquí). Explique por qué esta pirámide de biomasa está invertida. En otras palabras, ¿cómo es posible que 4 g de productores mantengan 21 g de consumidores primarios?



10. **ANÁLISIS DE DATOS.** Recientemente los científicos compilaron bases de datos de grandes incendios forestales en el oeste de Estados Unidos y las compararon con datos del clima y superficie de la tierra. Analice la gráfica que muestra la frecuencia de incendios forestales contra la temperatura media en primavera-verano. ¿Observa alguna correlación? Descríbala. Con base en estos datos, ¿considera que el calentamiento del clima está provocando más incendios forestales? Explique su respuesta.



Fuente: adaptado de Westerling, A. L., H. G. Hidalgo, D. R. Cayan y T. W. Swetnam. "Warming and Earlier Spring Increase Western U.S. Forest Wildfire Activity". *Science*, vol. 313, 18 de agosto de 2006.

11. **CIENCIA, TECNOLOGÍA, Y SOCIEDAD.** ¿Cómo alteran los humanos el ciclo del nitrógeno?

CENGAGENOW™ **Preguntas adicionales están disponibles en CengageNOW en www.cengage.com/login.**

56 Ecología y geografía de la vida

Raymond Gehman/Corbis

Perro de la pradera de cola negra. Los perros de la pradera (*Cynomys ludovicianus*) nunca se alejan de sus madrigueras, las cuales usan para escapar de los depredadores.

CONCEPTOS CLAVE

56.1 El clima, en particular la temperatura y la precipitación, afecta la distribución de los biomas más importantes de la Tierra, como los bosques lluviosos tropicales y la tundra.

56.2 Los factores abióticos (como salinidad del agua, cantidad de oxígeno disuelto, disponibilidad de minerales esenciales y profundidad del agua) influyen en la distribución de organismos en los ecosistemas acuáticos.

56.3 Los ecotonos, áreas de transición donde dos comunidades se encuentran e integran, ofrecen diversas condiciones que alientan la riqueza de especies.

56.4 La Tierra tiene seis reinos biogeográficos, cada uno de los cuales consta de grandes masas de tierra separadas por aguas profundas, montañas o un desierto.

La Tierra posee muchos ambientes diferentes. La *selección natural* afecta la capacidad de un organismo para sobrevivir y reproducirse en un ambiente dado. En la selección natural, factores tanto **abióticos** (inertes) como **bióticos** (vivientes) eliminan a los individuos menos aptos de una población. Con el tiempo, las generaciones exitosas de organismos que viven en cada bioma o ecosistema acuático fundamental se vuelven mejor adaptadas a las condiciones locales del ambiente.

Los perros de la pradera de cola negra están magníficamente adaptados a su ambiente. Sus dientes y tractos digestivos están modificados para comer y digerir con facilidad las semillas y hojas de pasto que crecen profusamente en las grandes llanuras del oeste de Norteamérica.

Los perros de la pradera viven en grandes colonias de aproximadamente 500 individuos. Los ojos de cada individuo en la colonia están alertas del peligro potencial y, cuando lo advierten, avisan al resto de la colonia para que se proteja (vea la fotografía). Cuando el peligro acecha, cada perro de la pradera se introduce en su refugio subterráneo. Cada madriguera cuenta por lo menos con dos entradas y consta de una complicada red de largos túneles con varias cámaras; una guardería para los jóvenes, un dormitorio, una cámara de aseo y una cámara de escucha (próxima a una entrada). Pilas de suelo excavado rodean las entradas de la madriguera y ayudan a impedir inundaciones durante la temporada de lluvia.

Para sobrevivir al invierno, los perros de la pradera de cola negra hibernan en sus madrigueras. Sus metabolismos se vuelven más lentos

y subsisten con la grasa almacenada en sus cuerpos. Sin embargo, no hibernan profundamente y pueden abandonar sus madrigueras para buscar alimento cuando el tiempo es cálido.

Así como los perros de la pradera, cada especie tiene adaptaciones estructurales, conductuales y fisiológicas para su propio ambiente particular. A medida que se analicen los ecosistemas terrestres y acuáticos más importantes de la Tierra, incluyendo las características de las especies de cada uno, piense en la variedad de adaptaciones que la selección natural ha producido en los organismos en respuesta a sus ambientes particulares.

56.1 BIOMAS

OBJETIVOS DE APRENDIZAJE

1. Definir *bioma* y describir brevemente los nueve biomas terrestres fundamentales, prestando atención al clima, el suelo, y las plantas y animales característicos de cada uno.
2. Describir por lo menos un efecto humano sobre cada uno de los biomas analizados.

Un **bioma** es una gran región terrestre relativamente distinta que tiene clima, suelo, plantas y animales semejantes sin importar dónde esté. Debido a que abarca una zona geográfica tan amplia, un bioma incluye muchos paisajes que interactúan. Recuerde del capítulo 53 que un **paisaje** es una gran área terrestre (desde algunos hasta muchos kilómetros cuadrados) compuesta por ecosistemas relacionados.

Los biomas corresponden en gran medida a zonas climáticas primordiales, donde la temperatura y la precipitación son lo más importante (**FIGURA 56-1**). Cerca de los polos, la temperatura suele ser el principal factor climático; mientras que en las regiones tropicales y templadas, la precipitación se vuelve más importante que la temperatura. Otros factores abióticos a los que son sensibles los biomas incluyen temperaturas extremas, cambios rápidos de temperatura, inundaciones, sequías, vientos fuertes e incendios (vea la sección sobre incendios en el capítulo 55).

En este capítulo se analizan nueve biomas fundamentales: tundra, bosque boreal, bosque lluvioso templado, bosque caducifolio templado, pastizales templados, chaparral, desierto, sabana y bosque lluvioso tropical. Aunque cada bioma se estudia como entidad distinta, los biomas se mezclan unos con otros en sus límites.

PUNTO CLAVE **La distribución de los biomas mundiales es en gran parte producto de patrones climáticos, los cuales determinan el agua de una zona (medida como precipitación) y su energía (medida como temperatura).**

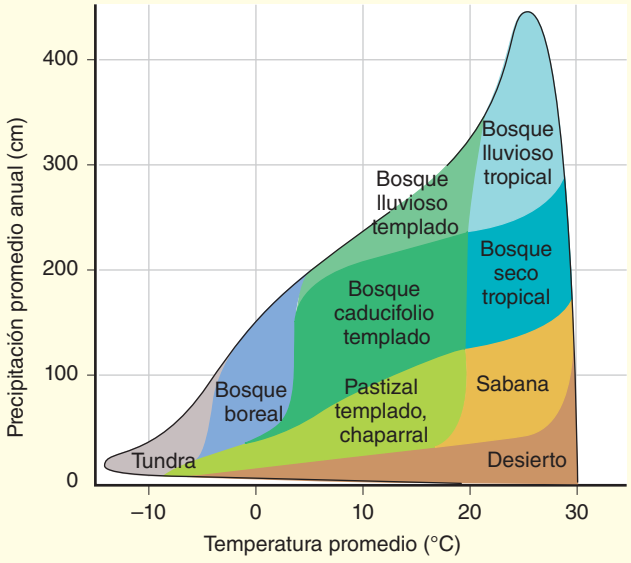


FIGURA 56-1 Uso de la precipitación y la temperatura para identificar biomas
Factores como el tipo de suelo, incendios y estacionalidad del clima definen si se desarrollan pastizales templados o chaparral. (Adaptado de Whittaker, R. H. *Communities and Ecosystems*, 2a. ed. Macmillan, Nueva York, 1975).

La tundra son las llanuras frías y pantanosas del extremo norte

La **tundra** (también conocida cono **tundra ártica**) existe en latitudes nórdicas extremas siempre que la nieve se funde estacionalmente (**FIGURA 56-2**). El hemisferio sur no tiene ningún equivalente de la tundra ártica porque carece de tierra en las latitudes idóneas. Un ecosistema semejante localizado en las elevaciones superiores de las montañas, arriba de la línea de árboles, se denomina **tundra alpina** para distinguirla de la tundra ártica (vea *Preguntas acerca de: La distribución de la vegetación en las montañas*).

La tundra ártica tiene largos inviernos crudos y veranos extremadamente cortos. Aunque la estación de crecimiento, con sus temperaturas más cálidas, dura tan poco como 50 días, los días son largos. Por arriba del círculo polar ártico, el Sol no se pone en absoluto durante muchos días en pleno verano, aunque la cantidad de luz a medianoche es sólo la décima parte de la que hay a mediodía. Hay poca precipitación (de 10 a 25 cm al año) sobre la mayor parte de la tundra y la mayoría cae durante los meses de verano.

© Wild Arctic Pictures/Shutterstock

FIGURA 56-2 Tundra ártica
Debido a la corta estación de crecimiento y el suelo siempre congelado (*permafrost*) en la tundra ártica, sólo crecen pequeñas plantas duras en el bioma más septentrional que rodea al océano Ártico. Fotografiado durante el otoño en los Territorios Noroccidentales, Canadá.

Preguntas acerca de

LA DISTRIBUCIÓN DE LA VEGETACIÓN EN LAS MONTAÑAS

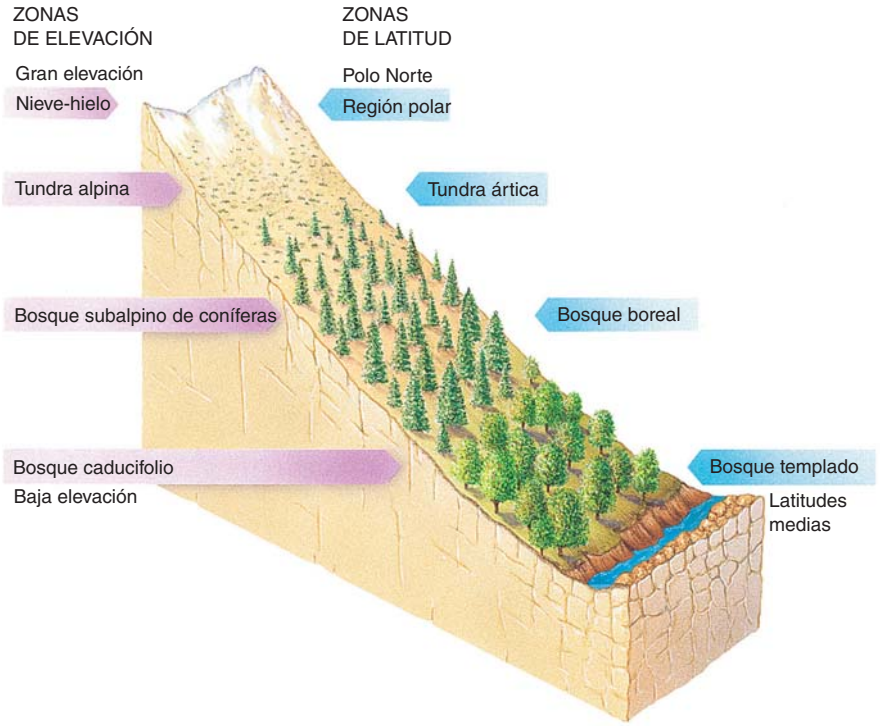
¿El tipo de vegetación cambia a diferentes elevaciones en las montañas? Ir de excursión a una montaña es semejante a viajar hacia el Polo Norte en lo que respecta a las zonas principales de la vida encontradas (vea la figura). Esta semejanza elevación-latitud ocurre porque la temperatura desciende a medida que se asciende una montaña, justo como lo hace cuando uno se desplaza hacia el norte; la temperatura desciende aproximadamente 6 °C con cada incremento de 1000 m en la elevación. Los tipos de especies que crecen sobre la montaña cambian con la variación de temperatura.

Por ejemplo, los árboles caducifolios, que pierden sus hojas cada otoño, pueden cubrir la base de una montaña en Colorado. A elevaciones superiores, donde el clima es más frío y más severo, crece un *bosque subalpino* de coníferas semejante a un bosque boreal. Ahí, los árboles dominantes son piceas y abetos.

Todavía más arriba, el bosque se adelgaza y los árboles se vuelven más pequeños, nudosos y semejantes a arbustos. Estos árboles torcidos, como arbustos, denominados *krummholz* (una palabra alemana que significa "madera torcida"), se encuentran en su límite de elevación (la *línea de árboles*). La elevación exacta a la cual se presenta la línea de árboles depende de la latitud y la distancia hacia el océano. En las Montañas Rocosas, entre 35º y 50º de latitud norte, la línea de árboles baja 100 m con cada grado de latitud norte.

Por arriba de la línea de árboles, donde el clima es bastante frío, existe un tipo de tundra, con vegetación compuesta por hierba, juncias y pequeñas plantas tupidas, la mayoría de las cuales son perennes. Algunas plantas alpinas (por ejemplo, ranúnculos) son especies de tierras bajas adaptadas al ambiente alpino, mientras otras plantas (por ejemplo, la douglasia de montaña) viven exclusivamente en las montañas. Esta tundra se denomina *tundra alpina* para distinguirla de la tundra ártica. En la cima de la montaña podría haber una capa permanente de hielo o nieve, semejante a las áreas polares vecinas sin vida.

Entre las grandes elevaciones y las altas latitudes existen importantes diferencias ambientales que afectan los tipos de organismos que se encuentran en cada lugar. La tundra alpina suele carecer de permafrost y recibe más precipitación que la tundra ártica. Las altas elevaciones de las montañas templadas no tienen los grandes extremos de duración del día que están asociados con el cambio de estaciones en los biomas a grandes latitudes. La intensidad de la radiación solar es mayor a grandes elevaciones que a altas latitudes. A grandes elevaciones, los rayos del Sol pasan por menos atmósfera, lo cual resulta en mayor exposición a la radiación ultravioleta (menos radiación es filtrada por la atmósfera) que en las latitudes altas.



Comparación de zonas de elevación y latitud. Las temperaturas frías en las partes más altas de una montaña producen una serie de ecosistemas similares a aquellos que se encuentran al desplazarse hacia el Polo Norte.

Los suelos de la tundra tienden a ser geológicamente jóvenes porque la mayoría se formó sólo después de la edad de hielo.[1] Estos suelos suelen ser pobres en nutrientes y tienen poco mantillo orgánico (hojas y tallos muertos, excrementos de animales y restos de organismos) en la capa superior del suelo. Aunque la superficie del suelo se derrite durante el verano, la tundra tiene una capa de suelo congelado permanentemente denominado **permafrost** que varía en profundidad y espesor. Debido a que el permafrost interfiere con el drenaje, la parte superior descongelada del suelo suele estar anegada durante el verano. Precipitaciones limitadas, combinadas con bajas temperaturas, topografía plana (características superficiales) y permafrost, producen un paisaje de lagos poco profundos, corrientes lentas y pantanos.

La baja riqueza de especies y la baja productividad primaria caracterizan a la tundra. Musgos, líquenes (como musgo del reno), hierbas y juncias similares a hierba dominan la vegetación de la tundra; la mayoría de estas plantas cortas son herbáceas perennes que viven de 20 a 100 años. No crecen árboles o arbustos fácilmente identificables, excepto en sitios protegidos, aunque sauces y abedules enanos, y otros árboles de baja altura, son comunes.

La vida animal durante todo el año en la tundra incluye topos, comadrejas, zorros árticos, lobos grises, liebres patas de raqueta, perdices nivales, búhos nevados, bueyes almizcleros y lemmings (vea la figura 53-5 y el análisis de los ciclos poblacionales de los lemmings en el capítulo 53). En el verano, los caribús migran al norte hacia la tundra para

[1]El hielo glaciar, que ocupaba alrededor de 30% de la tierra del planeta durante la última glaciación, comenzó a retirarse hace aproximadamente 17,000 años. Hoy, este hielo ocupa alrededor de 10% de la superficie terrestre.

pastar las juncias, hierbas y sauces enanos. Docenas de especies de aves también migran hacia el norte en verano para anidar y alimentarse de abundantes insectos. Mosquitos, moscas negras y tábanos sobreviven el invierno como huevecillos o pupas y existen en grandes cantidades durante las semanas estivales.

La tundra se regenera con bastante lentitud después de que ha sido perturbada. Inclusive el uso casual por excursionistas provoca daños. Lesiones a largo plazo, que quizá persistan durante cientos de años, han sido ocasionadas a grandes porciones de la tundra ártica como resultado de exploración petrolera y uso militar.

El bosque boreal es el bosque siempre verde del norte

Justo al sur de la tundra se encuentra el **bosque boreal**, o **taiga**, que se extiende desde Norteamérica hasta Eurasia. El bosque boreal es el bioma más grande del planeta, que abarca aproximadamente 11% de la superficie de la Tierra (**FIGURA 56-3**). En el hemisferio sur no se encuentra ningún bioma similar al bosque boreal porque ahí no hay tierra en las latitudes correspondientes. Los inviernos son extremadamente fríos y crudos, aunque no tanto como en la tundra. El bosque boreal recibe poca precipitación, quizá 50 cm al año, y su suelo suele ser ácido, bajo en minerales (nutrientes inorgánicos) y su superficie está cubierta por una profunda capa de agujas de coníferas parcialmente descompuestas. (Las coníferas son plantas perennes que producen piñas). El bosque boreal contiene numerosos estanques y lagos en depresiones llenas de agua que cavaron afiladas capas de hielo durante la última glaciación.

Piceas, abeto de bálsamo, alerce oriental y otra coníferas dominan el bosque boreal, aunque árboles **caducifolios**, como el álamo o el abedul, que pierden sus hojas en otoño, forman sitios sorprendentes. Las coníferas poseen muchas adaptaciones para resistir la sequía, como hojas en forma de agujas con un área mínima para reducir la pérdida de agua (vea la figura 34-9). Estas adaptaciones permiten a las coníferas resistir la "sequía" de los meses invernales del norte, cuando las raíces no absorben agua porque el suelo está congelado. La selección natural también favorece a las coníferas en el bosque boreal porque, al ser siempre verdes, reanudan la fotosíntesis tan pronto como vuelven las temperaturas más cálidas.

© Pilens/Dreamstime

FIGURA 56-3 Bosque boreal

El bosque boreal, constituido por coníferas, existe en regiones frías del hemisferio norte adyacentes a la tundra. Fotografiado en Yukón, Canadá.

La vida animal del bosque boreal incluye algunas especies más grandes, como el caribú (que migra de la tundra al bosque boreal en el invierno), lobos, osos y alces. Sin embargo, la mayoría de la vida animal es de tamaño medio e incluye roedores, conejos y depredadores con pieles apreciadas, como linces, martas y visones. La mayoría de las especies de aves son abundantes estacionalmente, pero migran a climas más cálidos en el invierno. Los insectos son numerosos, pero hay pocos anfibios y reptiles, excepto en el bosque boreal del sur.

La mayor parte del bosque boreal no es adecuada para la agricultura debido a su corta temporada de crecimiento y el suelo pobre en minerales. El bosque boreal, que explotado principalmente mediante la tala indiscriminada, suele ser en la actualidad la principal fuente de madera industrial y fibra de madera del mundo.

El bosque lluvioso templado tiene clima más frío, neblina densa y alta precipitación

El **bosque lluvioso templado** de coníferas crece en la costa noroccidental de Norteamérica. Vegetación semejante existe en el sureste de Australia y en el suroeste de América del Sur. La precipitación anual en este bioma es alta, de 200 a 380 cm; la condensación del agua de la densa neblina costera aumenta la precipitación anual. La proximidad del bosque lluvioso templado a la costa modera la temperatura, de modo que la fluctuación estacional es estrecha; los inviernos son suaves y los veranos son fríos. El bosque lluvioso templado tiene un suelo relativamente pobre en nutrientes, aunque su contenido orgánico puede ser alto. Las bajas temperaturas aminoran la actividad de los desintegradores bacterianos y fúngicos. Así, las agujas y grandes ramas y troncos caídos se acumulan en el suelo como mantillo que requiere muchos años para descomponerse y liberar minerales inorgánicos en el suelo.

El tipo de vegetación dominante en el bosque lluvioso templado norteamericano consta de árboles siempre verdes, como el pinabete occidental, abeto Douglas, abeto Sitka y cedro rojo occidental. El bosque lluvioso templado es rico en vegetación epifita, que consta de plantas más pequeñas que crecen de manera no parásita sobre los troncos y ramas de árboles grandes (**FIGURA 56-4**). Las epifitas en este bioma son principalmente musgos, líquenes y helechos, todos los cuales también forman una alfombra en el suelo. Ardillas, ratas de la madera, venado bura, alce, numerosas especies de aves (como arrendajos, trepadores, carboneros), varias especies de reptiles (como tortugas pintadas y culebras terrestres occidentales) y anfibios (como salamandras gigantes del Pacífico y ranas arbóreas) son animales comunes en el bosque lluvioso templado.

El bosque lluvioso templado, uno de los más ricos productores de madera en el mundo, es el abastecedor de madera aserrada y pulpa de madera. También es uno de los ecosistemas más complejos en términos de riqueza de especies. Debe tenerse cuidado para evitar la explotación excesiva de antiguos bosques templados porque un ecosistema así requiere cientos de años para desarrollarse. Cuando la industria maderera tala antiguos bosques originales, suele reforestar el área con monocultivos (una sola especie) de árboles que tala en ciclos de 40 a 100 años. Así, una vez que se tala el ecosistema de antiguos bosques templados, jamás tiene oportunidad de volver a desarrollarse. Una pequeña fracción del antiguo bosque templado original en Washington, Oregon y el norte de California permanece incólume. Estos ecosistemas forestales estables constituyen un hábitat biológico para muchos organismos, incluidas 40 especies en peligro y amenazadas.

Terry Donnelly/Dembinsky Photo Associates

FIGURA 56-4 Bosque lluvioso templado

Grandes cantidades de precipitación caracterizan el bosque lluvioso templado. Observe las epifitas suspendidas de las ramas de los árboles coníferos. Fotografiado en el Parque Nacional Olympic en el estado de Washington.

Barbara Miller/Biological Photo Service

FIGURA 56-5 Bosque caducifolio templado

Los árboles de hojas anchas que predominan en el bosque caducifolio templado pierden sus hojas antes del invierno. Fotografiado durante el otoño en Pennsylvania.

El bosque caducifolio templado tiene un dosel de árboles de hoja ancha

La estacionalidad (veranos calientes e inviernos fríos) es característica del **bosque caducifolio templado**, que se encuentra en zonas templadas donde la precipitación varía aproximadamente de 75 a 126 cm al año. En términos generales, el suelo de un bosque caducifolio templado consta de suelo superficial rico en materia orgánica y una profunda capa inferior rica en barro. A medida que la materia orgánica se descompone, se liberan iones minerales. Si las raíces de los árboles vivos no absorben estos iones, se filtran hacia el barro, donde pueden ser retenidos.

Árboles de madera dura y hoja ancha, como el roble, el nogal, el arce y la haya, que pierden su follaje cada año, dominan los bosques caducifolios templados del noroeste y el Atlántico medio de Estados Unidos (**FIGURA 56-5**). Los árboles del bosque caducifolio templado forman un denso dosel que se superpone a árboles jóvenes y arbustos.

Los bosques caducifolios templados contenían originalmente una variedad de mamíferos como pumas, lobos, bisontes y otras especies ahora extintas en ciertas regiones, más ciervos, osos y muchos mamíferos y aves pequeños (como pavos silvestres, arrendajos y tangaras escarlatas). Abundaban los reptiles (como tortugas de caja y culebras ratoneras) y los anfibios (como salamandras manchadas y ranas de la madera), junto con una gama de insectos más densa y variada de la que existe actualmente.

En Europa y Norteamérica, la tala y el desmonte de tierras para granjas, plantaciones forestales y ciudades ha eliminado mucho del bosque caducifolio templado. En donde se han regenerado, estos bosques a menudo se encuentran en estado seminatural; es decir, altamente modificados por los humanos para recreación, forrajeo de ganado, producción de madera y otros usos. Aunque estos bosques restituidos no cuentan con la diversidad biológica de los terrenos vírgenes, muchos organismos del bosque se han reestablecido con éxito.

En todo el mundo, el bosque caducifolio templado estaba entre los primeros biomas que fueron transformados para uso agrícola. En Europa y Asia, muchos suelos que originalmente mantenían bosque caducifolio templado han sido cultivados con métodos agrícolas tradicionales durante miles de años sin una pérdida sustancial de su fertilidad. Sin embargo, durante el siglo XX fueron adoptadas prácticas agrícolas de cultivo intensivo; éstas, a su vez, junto con el pastoreo excesivo y la deforestación, han contribuido a la degradación de algunas tierras agrícolas.

Los pastizales templados existen en áreas de precipitación moderada

Los veranos son calientes, los inviernos son fríos, los incendios ayudan a conformar el paisaje y la lluvia a menudo es incierta en los **pastizales templados**. La precipitación anual promedio es de 25 a 75 cm. En las praderas con menos precipitación, los minerales tienden a acumularse en una cubierta marcada justo debajo del nivel del suelo. Estos minerales tienden a lixiviarse del suelo en áreas con más precipitación. El suelo de las praderas contiene considerable material orgánico porque las partes superficiales de muchas hierbas mueren cada invierno y contribuyen al contenido orgánico del suelo (las raíces y rizomas sobreviven bajo tierra). Muchas hierbas son formadores de césped; sus raíces y rizomas forman una estera subterránea espesa y continua.

Los húmedos pastizales templados, también conocidos como *praderas de pastos altos* existen en Estados Unidos en Iowa, el oeste de Minnesota, el este de Nebraska y a lo largo de las provincias de las planicies canadienses. Aunque crecen pocos árboles excepto cerca de ríos y corrientes, los pastos, algunos hasta de 2 m de altura crecen con gran profusión en el profundo y rico suelo (**FIGURA 56-6**). Antes que la mayor parte de esta zona fuese transformada en tierra cultivable, estaba poblada por manadas de animales que pacían, en particular bisontes. Los depredadores más importantes eran lobos, aunque en áreas más ralas y secas, los coyotes tomaron su lugar. Fauna más pequeña incluía perros de la pradera y sus depredadores (zorros, hurones de patas negras y aves de presa como halcones de la pradera), sabaneros occidentales, charlatanes, reptiles (serpientes de tierra, lagartos de cuernos cortos) y gran cantidad de insectos.

Harvey Payne

FIGURA 56-6 **Pastizal templado**

La *Nature Conservancy* posee esta reserva de pradera de pastos altos en Oklahoma. Así como otros pastizales templados húmedos, en esencia carece de árboles, aunque contiene una profusión de pastos y otras plantas herbáceas que florecen. A medida que los bisontes pacen las plantas, afectan la estructura y diversidad de la comunidad.

Las *praderas de pastos cortos,* donde los pastos dominantes miden menos de 0.5 m de alto, son pastizales templados que reciben menos precipitación que las praderas más húmedas recién descritas pero más precipitación que los desiertos. En Estados Unidos, las praderas de pastos cortos existen en la mitad oriental de Montana, la mitad occidental de Dakota del Sur y partes de otros estados del medio oeste, así como en el oeste de Alberta, en Canadá. Las plantas crecen con menor abundancia que en las praderas más húmedas y ocasionalmente se ven expuestos algunos suelos desnudos.

La pradera norteamericana, en particular la pradera de pastos largos, era tan idónea para la agricultura que queda poco de ella. Más de 90% desapareció bajo el arado y el resto está tan fragmentada, que casi nada puede ver ni siquiera una aproximación de lo que los colonos europeos observaron cuando se asentaron en el medio oeste. Hoy, la pradera de pastos largos se considera el bioma más raro de Norteamérica.

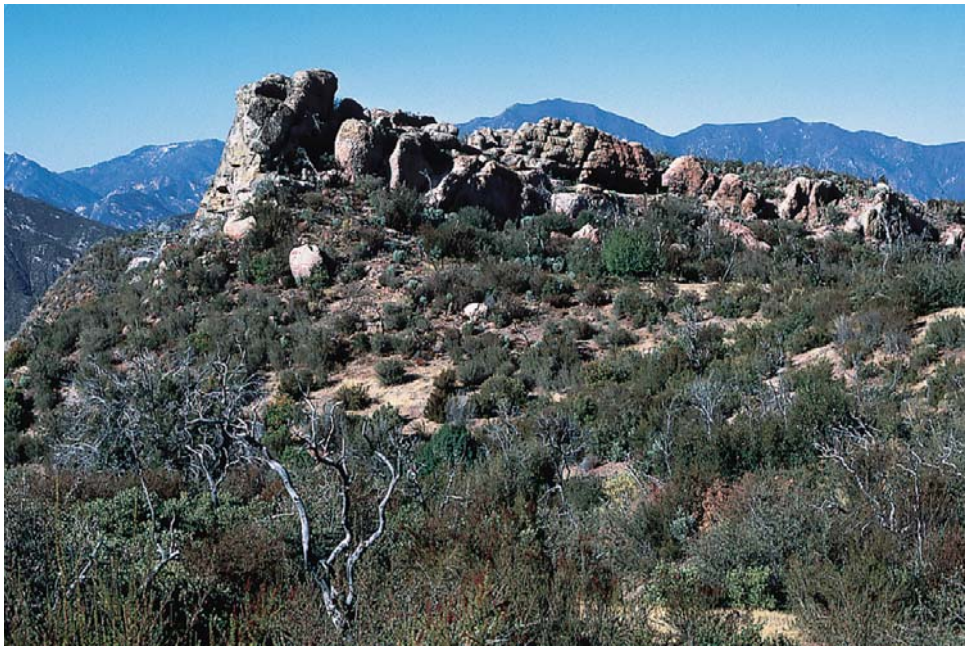
En décadas recientes, arbustos leñosos y árboles pequeños como el enebro han invadido muchos de los pastizales mundiales en Norte y Sudamérica, África y Australia. Estas plantas desplazan a los pastos nativos, reduciendo la cantidad de comida disponible para los animales de pastoreo. Los incendios en estos ecosistemas alterados son más catastróficos y las profundas raíces de estas plantas invasivas absorben el agua, alterando la hidrología de la zona. Los científicos no están seguros de por qué está ocurriendo este cambio, aunque sugieren que el cambio de clima, el aumento de sequías, el pastoreo excesivo y la eliminación de incendios también podrían ser factores de peso en esta situación.

El chaparral es un matorral de arbustos de hojas perennes y árboles pequeños

Algunos ambientes templados con colinas tienen inviernos suaves con lluvia abundante, combinados con veranos extremadamente secos. Estos climas mediterráneos, como son conocidos, ocurren no sólo en la región alrededor del mar Mediterráneo, sino también en California, el occidente de Australia, partes de Chile y Sudáfrica. En el sur de California este ambiente se denomina **chaparral**. Este tipo de vegetación también se conoce como maquis en la región del Mediterráneo, matorral *mallee* en Australia, matorral en Chile y matorral del Cabo en África. El suelo del chaparral es delgado e infértil. En este ambiente a menudo ocurren incendios naturales, en particular a fines del verano y otoño.

La vegetación del chaparral se ve sorprendentemente parecida en distintas áreas del mundo, aun cuando las especies individuales sean bastante diferentes. Un crecimiento denso de arbustos perennifolios, a menudo de pino resistente a la sequía o arbustos de roble, domina el chaparral (**FIGURA 56-7**). Durante la estación de lluvia en invierno el paisaje puede ser exuberante y verde, pero durante el seco verano caliente, las plantas están latentes. Los árboles y arbustos a menudo tienen duras hojas coriáceas que resisten la pérdida de agua. Muchas plantas están adaptadas al fuego y crecen mejor en los meses siguientes a un incendio. Este crecimiento es posible porque el fuego libera minerales que estaban fijos en las plantas quemadas. Con la nueva disponibilidad de minerales esenciales, las plantas brotan vigorosamente durante las lluvias invernales. Venados bura, ratas de la madera, conejos de matorral, lisas y otras lagartijas, así como muchas especies de aves (como ruiseñores, arrendajos y paros) son animales comunes en el chaparral.

Los incendios, que ocurren a intervalos irregulares en la vegetación del chaparral californiano, a menudo son bastante costosos porque consumen casas lujosas construidas en el paisaje de las colinas del chaparral. Por desgracia, los esfuerzos para controlar los incendios naturales algunas veces son contraproducentes. La vegetación más densa y espesa tiende a acumularse cuando se evitan los incendios periódicos; luego, cuando ocurre un incendio, es mucho más grave. La eliminación de la



Edward Ely/Biological Photo Service

FIGURA 56-7 Chaparral

El chaparral, que consta primordialmente de matorrales y árboles pequeños resistentes a la sequía, se desarrolla en sitios donde los veranos secos se alternan con inviernos lluviosos suaves. Fotografiado en las montañas Santa Lucía, California.

vegetación del chaparral, cuyas raíces mantienen el suelo en su lugar, también ocasiona problemas; lo atestiguan los deslizamientos de fango que a veces ocurren durante las lluvias invernales en estas áreas.

Los desiertos son ecosistemas áridos

Los **desiertos** son áreas secas que se encuentran en regiones templadas (*desiertos fríos*) y subtropicales (*desiertos cálidos*). Norteamérica tiene cuatro tipos de desiertos. El desierto de la Gran Cuenca en Nevada, Utah y estados vecinos es frío y está dominado por la artemisa. El desierto Mojave en Nevada y California es cálido y conocido por sus árboles de Joshua (un tipo de yuca con un tallo leñoso erecto). El desierto de Chihuahua, hogar de plantas centenarias (agaves; vea la figura 53-7) es cálido y se encuentra en Texas, Nuevo México y México. El desierto cálido de Sonora, con sus numerosas especies de cactus, se encuentra en Arizona, California y México (**FIGURA 56-8**).

El menor contenido de vapor de agua de la atmósfera del desierto lleva a temperaturas extremas de calor y frío cada día, de modo que en cada período de 24 horas ocurre un cambio importante de temperatura. Los desiertos varían bastante dependiendo de la cantidad de precipitación que reciben, que suele ser menor que 25 cm al año. Algunos desiertos son tan secos que virtualmente no hay vida vegetal en ellos. Como resultado de la escasez de vegetación, el suelo del desierto es bajo en materia orgánica aunque a menudo su contenido de minerales es alto, en particular de las sales NaCl, $CaCO_3$ y $CaSO_4$.

La vegetación desértica incluye perennifolias (cactus, yuca, árboles de Joshua y artemisas) y, después de una lluvia, plantas que florecen anualmente. La vegetación del desierto tiende a tener pocas hojas o ninguna, una adaptación para conservar el agua. Por ejemplo, en cactus como el saguaro gigante, el tallo lleva a cabo la fotosíntesis y también se expande en forma de acordeón para almacenar agua; las hojas están modificadas en espinas, lo cual desalienta a los herbívoros. Otras plantas del desierto pierden sus hojas casi todo el año y crecen sólo durante la breve estación húmeda.

© Boney 23/Dreamstime

FIGURA 56-8 Desierto

La lluvia de verano caracteriza los desiertos más cálidos de América del Norte, como el desierto de Sonora que se muestra. El desierto de Sonora contiene muchas especies de cactus, incluyendo el gran saguaro (*Carnegiea gigantea*) semejante a un árbol, que crece de 15 a 18 m de altura. Fotografiado en Arizona.

Los animales del desierto tienden a ser pequeños. Durante el calor del día permanecen bajo cubierta o regresan a su refugio de manera periódica, mientras en la noche salen para forrajear o cazar. Además de insectos adaptados al desierto, hay muchos reptiles desérticos especializados (como iguanas y tortugas de desierto, así como serpientes de cascabel) y algunos anfibios adaptados al desierto (como sapos de espuelas occidentales). Algunos mamíferos incluyen roedores como la rata canguro americana, que no bebe agua, ya que subsiste solamente del contenido de agua de su comida (principalmente semillas e insectos). Los desiertos americanos también son el hogar de liebres y los canguros viven en los desiertos australianos. Carnívoros como el zorro fennec africano y algunas aves de presa, especialmente búhos, viven de roedores y conejos. Durante los meses más secos del año, muchos insectos del desierto, anfibios, reptiles y mamíferos elaboran túneles, donde permanecen inactivos; este período de reposo vegetativo se conoce como *estivación*.

Los humanos han alterado los desiertos norteamericanos de varias maneras. Vehículos para todo terreno dañan la vegetación del desierto, que algunas veces tarda varios años en recuperarse. Cuando la capa superior del suelo del desierto es perturbada, la erosión ocurre con mayor facilidad y crece menos vegetación para mantener a los animales nativos. Otro problema es que algunos cactus y tortugas del desierto se han vuelto raros como resultado de la caza furtiva. Casas, fábricas y ranchos construidos en áreas desérticas requieren de vastas cantidades de agua, que debe ser importada de zonas distantes. La irrigación de los suelos del desierto a menudo hace que se vuelvan salados e inadecuados para los cultivos o la vegetación nativa. El aumento del consumo de agua subterránea por muchas ciudades del desierto ha provocado el descenso de los niveles de aquélla. El agotamiento de los acuíferos en los desiertos de Estados Unidos es particularmente crítico en el sur de Arizona y en el oeste de Nuevo México.

La sabana es una pradera tropical con árboles dispersos

El bioma **sabana** es una pradera tropical con grupos bastante diseminados de árboles bajos (**FIGURA 56-9**). La sabana se encuentra en zonas de lluvia relativamente baja o estacional con prolongados períodos secos. Las temperaturas en la sabana varían poco a lo largo del año y es la precipitación, no la temperatura, como en las praderas, la que regula las estaciones. La precipitación anual es de 85 a 150 cm. El suelo de la sabana es pobre en minerales esenciales, en parte porque es muy lixiviado. El suelo de la sabana a menudo es rico en aluminio, que resiste la filtración, y en algunos sitios alcanza niveles que son tóxicos para muchas plantas. Aunque la sabana africana es la que mejor se conoce, también existen sabanas en Sudamérica y el norte de Australia.

Grandes extensiones de pastos interrumpidos por árboles ocasionales caracterizan la sabana. Árboles como la *Acacia sp.* están erizados de espinas que les proporcionan protección contra los herbívoros. Tanto árboles como pastos poseen características adaptadas al fuego, como amplios sistemas de raíces subterráneas que les permiten sobrevivir a sequías estacionales, así como a incendios periódicos que se extienden por la sabana.

El conjunto más grande de animales de pezuña se encuentra en la sabana africana. Ahí viven grandes manadas de herbívoros, entre ellos ñus, antílopes, jirafas, cebras y elefantes. Grandes depredadores, como leones y hienas, matan y limpian las manadas. En zonas de lluvia que varía de manera estacional, las manadas y sus depredadores pueden migrar cada año.

La sabana está siendo transformada rápidamente en pastizales para ganado y otros animales domesticados que están reemplazando a las grandes manadas de animales salvajes. El problema es particularmente grave en África, que cuenta con la población humana de mayor crecimiento que cualquier continente. En algunos sitios el apacentamiento excesivo de parte de animales domésticos ha contribuido a la conversión de la sabana marginal en desierto, un proceso conocido como **desertificación**. En ésta, la reducción en la cubierta de hierba ocasionada por el pastoreo excesivo permite que el viento y el agua erosionen el suelo; la erosión remueve la parte superior del suelo y disminuye su capacidad para mantener cultivos o ganado. (La desertificación no está restringida a la sabana. Los pastizales templados y los bosques secos tropicales también pueden ser degradados a desierto).

Hay dos tipos básicos de bosques tropicales

Hay muchos tipos de bosques tropicales, pero los ecólogos suelen clasificarlos en dos tipos: bosques secos tropicales o bosques lluviosos tropicales. Los **bosques secos tropicales** existen en regiones con una estación húmeda y una estación seca (por lo general dos o tres meses al año). La precipitación anual es de 150 a 200 cm. Durante la estación

Carlyn Iverson

FIGURA 56-9 Sabana

En esta fotografía de la sabana africana en Tanzania, los animales más pequeños en el suelo son gacelas de Thomson (*Gazella thomsonii*), y los más grandes cerca de los árboles son ñus (*Connochaetes taurinus*).

seca, muchos árboles tropicales pierden sus hojas y permanecen latentes, así como lo hacen los árboles de clima templado en el invierno. India, Brasil, Tailandia y México son algunos de los países que tienen bosques tropicales. Los bosques secos tropicales se entremezclan con la sabana en sus límites secos y con los bosques lluviosos tropicales en sus límites húmedos. La deforestación y el apacentamiento excesivo por animales domésticos han fragmentado y degradado muchos bosques secos tropicales.

La precipitación anual de los **bosques lluviosos tropicales** es de 200 a 450 cm al año. La mayor parte de esta precipitación, que ocurre casi a diario, proviene de agua reciclada localmente que entra en la atmósfera por la transpiración de los propios árboles del bosque. Los bosques lluviosos tropicales a menudo se ubican en zonas con suelo antiguo, bastante erosionado y pobre en minerales. Poca materia orgánica se acumula en estos suelos. Debido a que las temperaturas son elevadas y la humedad del suelo es abundante todo el año, hormigas y termitas que se alimentan de organismos descompuestos y detritos animales desintegran el mantillo orgánico con bastante rapidez. Grandes redes de raíces y micorrizas absorben con rapidez los minerales de la materia descompuesta. Así, los minerales de los bosques lluviosos tropicales están relacionados con la vegetación, en lugar de con el suelo.

Los bosques lluviosos tropicales se encuentran en América Central y Sudamérica, África y el sureste de Asia. El bosque lluvioso tropical es muy productivo, a pesar de la escasez de minerales en el suelo. Sus plantas, estimuladas por abundante energía solar y precipitación, capturan considerable energía por fotosíntesis. De todos estos biomas, el bosque lluvioso tropical no tiene parangón en riqueza de especies.

La mayoría de los árboles del bosque lluvioso tropical son plantas siempre verdes que florecen. Un bosque lluvioso tropical completamente desarrollado posee varios niveles de vegetación (**FIGURA 56-10**). El piso superior, denominado *capa emergente*, consta de la copa de los árboles más antiguos y altos, que miden aproximadamente 40 m o más de altura; estos árboles están expuestos a la luz solar directa y están sometidos a las temperaturas más calientes, humedades más bajas y vientos

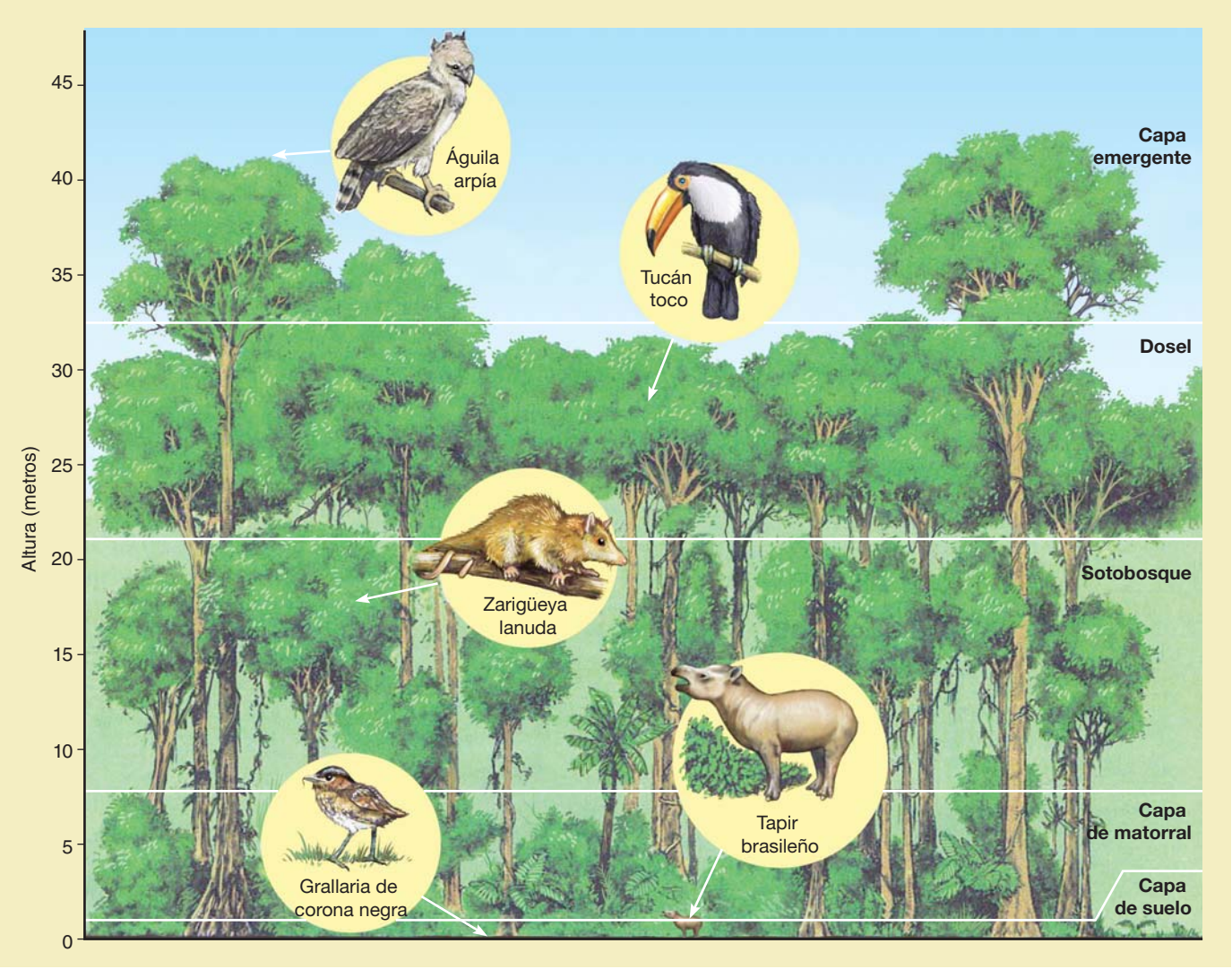


FIGURA 56-10 **Bosque lluvioso tropical**

La vegetación del bosque lluvioso tropical está estratificada. Excepto en las riberas de los ríos, el bosque lluvioso tropical tiene un dosel cerrado que permite el paso de poca luz al piso del bosque. Los animales resaltados en esta figura ocupan una variedad de nichos ecológicos en el bosque lluvioso tropical. (Adaptado de Miller, G. T. *Living in the Environment*, 16a. ed. Cengage/Brooks Cole, Belmont, CA, 2007, p. 156, figura 7-17).

más intensos. El piso siguiente, el *dosel,* alcanza una altura de 30 a 35 m y permite el paso de poca luz solar para el sostén del ralo *sotobosque,* la capa de matorrales y la capa de suelo, todas las cuales constan de plantas más pequeñas especializadas para vivir en la sombra así como de plántulas de árboles más altos. La vegetación de los bosques tropicales húmedos no suele ser densa a nivel del suelo, excepto cerca de las riberas de corrientes o donde algún árbol caído ha abierto el dosel.

Los árboles de los bosques lluviosos tropicales mantienen grandes comunidades epifitas de plantas más pequeñas como orquídeas y bromelias. Aunque las epifitas crecen en la unión de la rama con el tronco, en la corteza e incluso sobre las hojas de sus huéspedes, la mayoría usa al árbol huésped sólo como soporte físico, no como alimento.

Debido a que poca luz penetra al sotobosque, muchas plantas que viven ahí están adaptadas para ascender sobre los árboles huéspedes ya establecidos. Las lianas (viñas tropicales leñosas), algunas tan gruesas como un muslo humano, se enroscan alrededor de las ramas de los árboles de los bosques lluviosos tropicales. Una vez en el dosel, las lianas crecen a partir de las ramas superiores de un árbol a otro, conectando las copas de los árboles y proporcionando una vía para muchos de los residentes del dosel.

Sin contar las bacterias y otros organismos que viven en el suelo, aproximadamente 90% de los organismos de los bosques lluviosos tropicales viven en los doseles medio y superior. Los animales del bosque lluvioso tropical incluyen la fauna más variada y abundante de insectos, reptiles y anfibios sobre la Tierra. Las aves, también, son variadas, con algunas especializadas en consumir frutas (como los pericos), néctar (como los colibríes y los pájaros del Sol) y otras que consumen insectos. La mayoría de los mamíferos del bosque lluvioso tropical, como perezosos y monos, viven sólo en los árboles y nunca bajan al suelo. En los bosques lluviosos tropicales también se encuentran algunos mamíferos grandes que viven en el suelo, incluidos los elefantes.

A menos que en breve se tomen fuertes medidas de conservación, el crecimiento de la población humana y la expansión agrícola e industrial en los países tropicales puede decretar el fin de los bosques lluviosos tropicales a mediados del siglo XXII. Muchas especies de los bosques lluviosos pueden extinguirse incluso antes de haber sido identificadas y descritas científicamente. (La destrucción del bosque lluvioso tropical se analiza con detalle en el capítulo 57).

Como repaso, analice la **FIGURA 56-11**, que muestra la distribución geográfica de los biomas mundiales.

Repaso

- ¿Qué factores climáticos y del suelo producen los biomas más importantes?
- ¿Qué organismos representativos se encuentran en cada uno de estos biomas boscosos?: (1) bosque boreal, (2) bosque caducifolio templado, (3) bosque lluvioso templado, (4) bosque lluvioso tropical
- ¿En qué bioma vive el lector? ¿Coincide con la descripción proporcionada en este texto? En caso negativo, explique la discrepancia.
- ¿Cómo es la tundra comparada con el desierto? ¿Cómo es la pradera comparada con la sabana?

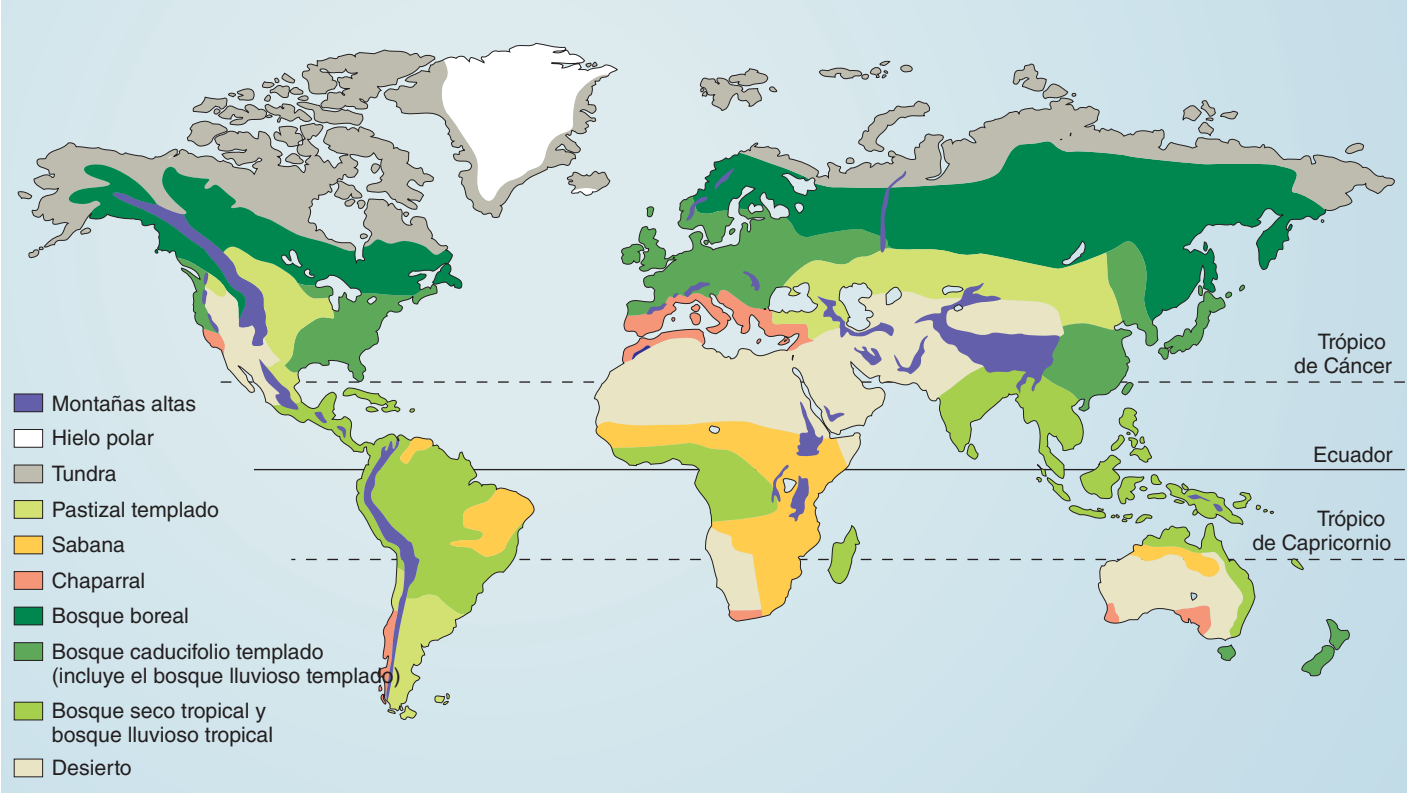


FIGURA 56-11 ***Animada*** **Los biomas mundiales más importantes**
Este diagrama simplificado muestra límites nítidos entre los biomas. Los biomas en realidad se entremezclan en sus límites, algunas a lo largo de grandes áreas. Observe que las montañas están identificadas por separado porque tienen vegetación variable. (Adaptado de Miller, G. T. *Living in the Environment*, 16a. ed. Cengage/Brooks Cole, Belmont, CA, 2007, p. 146, figura 7-8).

56.2 ECOSISTEMAS ACUÁTICOS

OBJETIVOS DE APRENDIZAJE

3 Explicar los factores ambientales importantes que afectan los ecosistemas acuáticos.

4 Distinguir entre plancton, necton y bentos.

5 Describir brevemente los diversos ecosistemas de agua dulce, de estuario y marinos, prestando atención a las características ambientales y organismos representativos de cada uno.

6 Describir por lo menos un efecto humano sobre cada uno de los ecosistemas acuáticos analizados.

Los "biomas" acuáticos no existen, en el sentido de que los ecólogos acuáticos no distinguen los ecosistemas acuáticos con base en la forma de vegetación dominante. Los ecosistemas acuáticos se clasifican primordialmente con base en factores abióticos, como la salinidad, que ayuda a determinar las fronteras de una zona de vida acuática. La **salinidad**, la concentración de sales disueltas en un cuerpo de agua, afecta los tipos de organismos presentes en los ecosistemas acuáticos, así como lo hace la cantidad de oxígeno disuelto. El agua interfiere en gran medida con la penetración de la luz, de modo que los organismos acuáticos flotantes que realizan la función fotosintética permanecen cerca de la superficie del agua y la vegetación sujeta al fondo crece sólo en aguas poco profundas. Además, los bajos niveles de minerales esenciales a menudo limitan el número y la distribución de los organismos en ciertos ambientes acuáticos. Otros determinantes abióticos de la composición de especies en ecosistemas acuáticos incluyen: profundidad del agua, temperatura, pH y presencia o ausencia de olas y corrientes.

Los ecosistemas acuáticos contienen tres categorías ecológicas fundamentales de organismos: plancton que flota con libertad, necton que nada con intensidad y bentos que se desplaza en el fondo. El **plancton** suele estar formado por organismos pequeños o microscópicos que son nadadores relativamente débiles. La mayoría del plancton es llevado a la deriva por las corrientes y olas. Es incapaz de nadar lejos en dirección horizontal, pero algunas especies son capaces de realizar largas migraciones verticales, por lo que se encuentran a diferentes profundidades del agua en distintos momentos del día o en estaciones diferentes. El plancton suele dividirse en dos categorías principales: fitoplancton y zooplancton. El **fitoplancton** (bacterias fotosintéticas y algas de flotación libre) son productores que forman la base de la mayoría de las redes alimentarias acuáticas. El **zooplancton** son organismos no fotosintéticos que incluyen protozoos, crustáceos minúsculos y las etapas larvarias de muchos animales. El **necton** son organismos más grandes que nadan activamente, como peces, tortugas y ballenas. El **bentos** son organismos que habitan en el fondo del mar que se fijan en un punto (esponjas, ostras y centollas), se refugian en la arena (muchos gusanos y equinodermos), o caminan o nadan sobre la superficie (langostas, larvas de insectos acuáticos y estrellas de mar).

Los ecosistemas de agua dulce están ligados a la tierra y a los ecosistemas marinos

Los ecosistemas de agua dulce incluyen corrientes y ríos (ecosistemas de corrientes de agua), estanques y lagos (ecosistemas de agua estancada), y marismas y pantanos (humedales de agua dulce). Cada tipo de ecosistema de agua dulce posee sus propias condiciones abióticas específicas y organismos característicos. Aunque los ecosistemas de agua dulce ocupan una porción relativamente pequeña, alrededor de 2%, de la superficie terrestre, son importantes en el ciclo hidrológico: ayudan a reciclar la precipitación que fluye como escurrimiento superficial hacia el océano (vea el análisis del ciclo hidrológico en el capítulo 55). Los hábitats de agua dulce también proporcionan hogar para muchas especies.

Las corrientes y los ríos son ecosistemas de corrientes de agua

A lo largo de la longitud de una corriente o río hay muchas condiciones diferentes (**FIGURA 56-12**). La naturaleza del **ecosistema de corrientes de agua** cambia bastante desde su fuente (el sitio donde empieza) hasta su desembocadura (donde se vacía en otro cuerpo de agua). Las cabeceras de los ríos (pequeñas corrientes que son las fuentes de un río) suelen

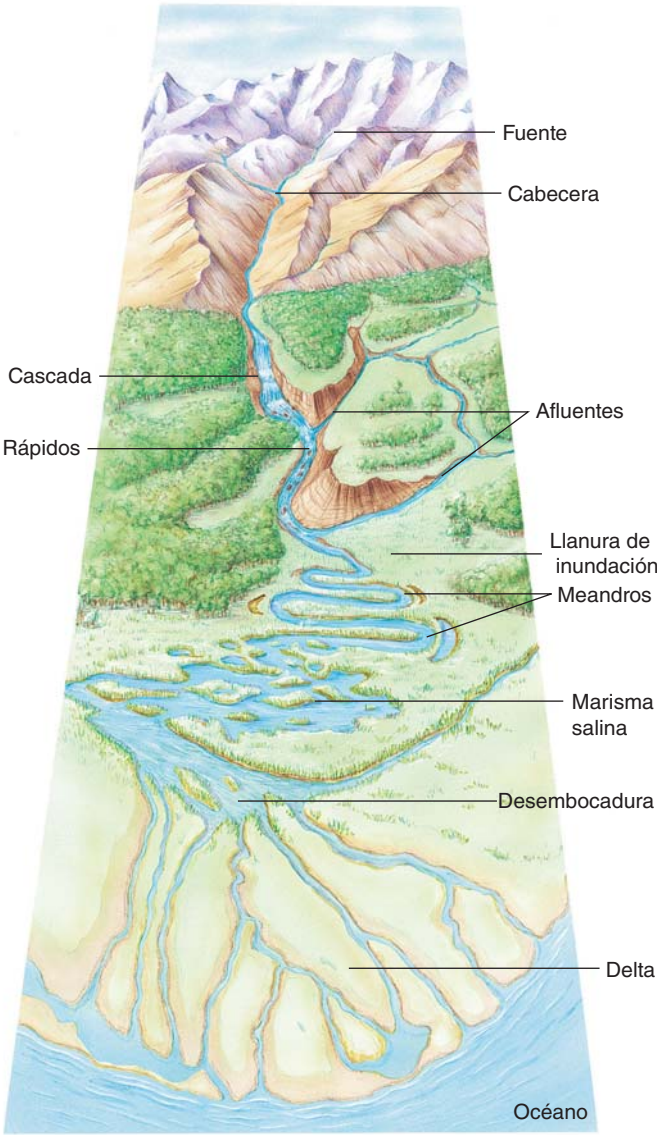


FIGURA 56-12 Características de un río típico
El río empieza en una fuente, a menudo en la parte alta de las montañas y es alimentado por nieves o glaciares que se derriten. Las cabeceras fluyen hacia abajo con rapidez, a menudo sobre rocas (como rápidos) o riscos (como cascadas). A lo largo de su camino, los afluentes alimentan el río. A medida que el río se nivela, fluye más lentamente y oscila de un lado a otro, formando meandros. La llanura de inundación es la zona a ambos lados del río susceptible de inundación. Cerca del océano, el cauce del río forma una marisma salina donde se mezclan el agua dulce del río y el agua salada del mar. Los sedimentos depositados por el río a medida que desemboca en el mar forman el delta, una planicie baja y fértil en la desembocadura del río.

ser poco profundas, nítidas, frías, de curso rápido y bastante oxigenadas. Por el contrario, las corrientes río abajo de las cabeceras son más amplias y profundas, turbias (es decir, contienen partículas suspendidas), no son tan frías, corren lento y son menos oxigenadas. El bosque circundante puede hacer sombra a ciertas partes de la corriente o río, mientras otras pueden estar expuestas a la luz solar directa. A lo largo de las corrientes o ríos, aguas subterráneas brotan a través de sedimentos depositados en el fondo; esta entrada local de agua modera la temperatura del agua, de modo que las temperaturas veraniegas son más frías y las invernales más cálidas que en sitios adyacentes del ecosistema de corrientes de agua.

Los tipos de organismos en los ecosistemas de corrientes de agua varían bastante de una corriente a otra, dependiendo primordialmente de la intensidad de la corriente. En flujos de agua con corrientes rápidas, los habitantes tienen adaptaciones, como ventosas, para sujetarse a las rocas a fin de no ser llevados por la corriente. Por ejemplo, las larvas de jejenes se sujetan con discos de succión localizados al final de su abdomen. Algunos habitantes de la corriente, como los escarabajos centavo de agua inmaduros, tienen cuerpos planos que les permiten deslizarse bajo las rocas o entre ellas. La larva de este escarabajo obtiene su nombre común por su forma plana casi circular. De otra manera, habitantes como la trucha café son aerodinámicos y suficientemente musculosos para nadar en la corriente.

Las corrientes y los ríos dependen de la tierra para la mayor parte de su energía. En las cabeceras, hasta 99% de la entrada de energía proviene de los detritos (materia orgánica muerta como hojas) llevados de la tierra a las corrientes y ríos por el viento o escurrimientos superficiales. Corriente abajo, los ríos contienen más productores y entonces dependen ligeramente menos de los detritos como fuente de energía que en las cabeceras.

Las actividades humanas tienen varios impactos adversos sobre los ríos y las corrientes, incluidos la contaminación del agua y los efectos de las presas construidas para contener el agua de ríos y corrientes. La contaminación altera el ambiente físico de un ecosistema de corrientes de agua y cambia los componentes bióticos río abajo de la fuente de contaminación. Las presas modifican la naturaleza de los ecosistemas de corrientes de agua, tanto corriente arriba como corriente abajo respecto a la ubicación de la presa. Una presa hace que el agua retroceda, lo cual resulta en la inundación de grandes zonas terrestres y en la formación de reservorios que destruyen los hábitats terrestres. Abajo de la presa, el una vez poderoso río es reducido a un escurrimiento relativo, de modo que el ecosistema de corriente de agua que fluye es alterado.

Los estanques y lagos son ecosistemas de agua estancada

La zonificación caracteriza a los **ecosistemas de agua estancada o en reposo**. Un gran lago tiene tres zonas básicas: la zona litoral, la zona limnética y la zona profunda (**FIGURA 56-13**). Los lagos y estanques más pequeños suelen carecer de la zona profunda.

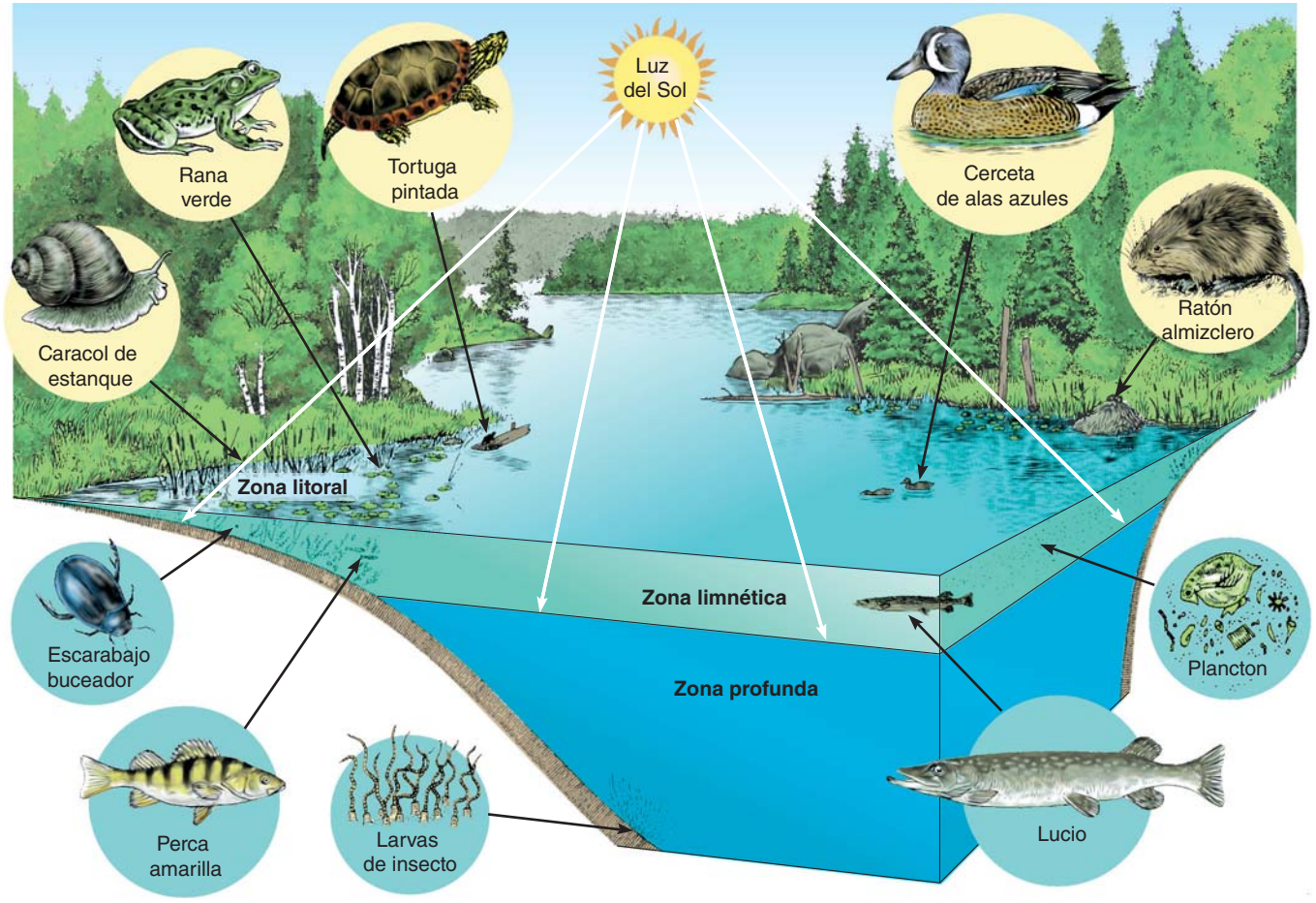


FIGURA 56-13 Zonificación en un gran lago profundo templado

Un lago es un ecosistema de agua estancada rodeado por tierra. (Adaptado de Miller, G. T. *Living in the Environment*, 16a. ed. Cengage/Brooks Cole, Belmont, CA, 2007, p. 175, figura 8-15).

La **zona litoral** se ubica en aguas poco profundas a lo largo de la orilla de un lago o estanque. Incluye vegetación emergente arraigada como espadañas y cañas de abrojo, más varias plantas y algas acuáticas que habitan en lo más profundo. La zona litoral es la más productiva del lago. La fotosíntesis es mayor en esta área, en parte debido a la abundancia de luz y a que la zona litoral recibe nutrientes de la tierra circundante, los cuales estimulan el crecimiento de plantas y algas. Además, mucha de la energía de los estanques y los lagos, así como las corrientes y los ríos, depende de los detritos llevados desde la tierra. Algunos animales de la zona litoral son ranas y sus renacuajos, tortugas, gusanos, cangrejos de río y otros crustáceos, larvas de insectos y muchos peces como la perca, la carpa y la lubina. Los habitantes de la superficie, como tejedores y escarabajos escribanos acuáticos, se encuentran en las áreas más tranquilas.

La **zona limnética** es el agua abierta más allá de la zona litoral; es decir, lejos de la orilla; se extiende hasta donde penetra la luz del Sol para permitir la fotosíntesis. Los organismos principales de la zona limnética son el fitoplancton y el zooplancton microscópicos. Peces más grandes también pasan algo de su tiempo en la zona limnética, aunque pueden visitar la zona litoral para alimentarse y reproducirse. Debido a la profundidad de esta zona, menos vegetación crece en la zona limnética que en la litoral.

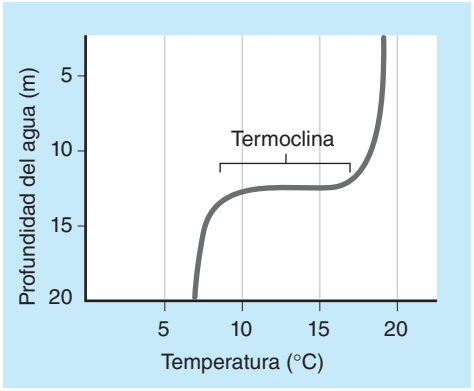
Debajo de la zona limnética de un gran lago se encuentra la zona profunda. Debido a que la luz no penetra eficazmente a esta profundidad, las plantas y algas no viven en esta zona. La comida se hunde hacia la zona profunda desde las zonas litoral y limnética. Las bacterias descomponen plantas y animales muertos que llegan a la zona profunda, liberando así minerales. Los minerales no son reciclados de manera eficaz porque no hay organismos fotosintéticos que los absorban e incorporen a la red alimentaria. Como resultado, la zona profunda tiende a ser rica en minerales y anaerobia (deficiente en oxígeno), con pocos organismos además de las bacterias anaerobias que la ocupan.

Estratificación térmica en lagos templados. La marcada existencia de capas en los grandes lagos templados ocasionada por la penetración de la luz se acentúa por la **estratificación térmica**, en la cual la temperatura cambia bruscamente con la profundidad (**FIGURA 56-14a**). La estratificación térmica ocurre porque la luz solar veraniega penetra y calienta la superficie del agua, haciéndola menos densa. (Recuerde del capítulo 2 que la densidad del agua es máxima a 4°C; arriba y abajo de esta temperatura el agua es menos densa). En verano, el agua fría (y por tanto *más* densa) permanece en el fondo del lago y es separada del agua caliente (y por tanto *menos* densa) de arriba por una abrupta transición de temperatura denominada **termoclina**. La distribución estacional de temperatura y oxígeno (más oxígeno se disuelve en agua a temperaturas más bajas) afecta la distribución de peces en el lago.

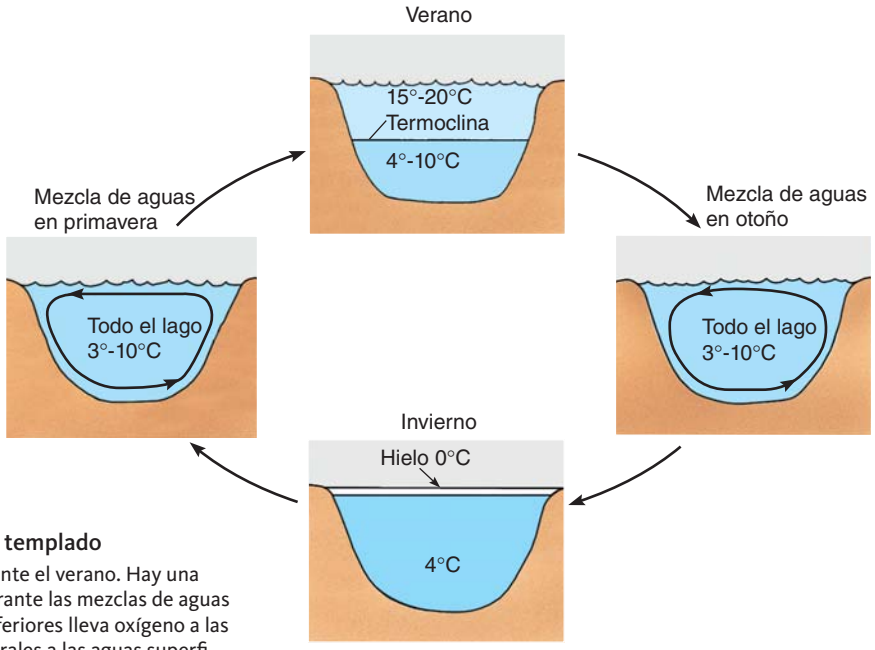
En lagos templados, el descenso de temperatura en otoño ocasiona una mezcla de aguas del lago denominada **mezcla de aguas en otoño** (**FIGURA 56-14b**). A medida que la superficie del agua se enfría, su densidad aumenta y se hunde y desplaza el agua menos densa, cálida y rica en minerales debajo de ella. Luego, el agua más caliente sube a la superficie donde, a su vez, se enfría y hunde. Ese proceso de enfriamiento y hundimiento continúa hasta que el lago alcanza una temperatura uniforme en todas partes. En invierno, la superficie del agua se enfría hasta por debajo de 4°C, su temperatura de mayor densidad. El hielo, que se forma a 0°C, es menos denso que el agua fría. Por ello, el hielo se forma en la superficie y el agua en el fondo del lago es más caliente que el hielo en la superficie. En primavera, ocurre una **mezcla de aguas en primavera** a medida que el hielo se derrite y la superficie del agua alcanza 4°C. Una vez más, el agua superficial se hunde hasta el fondo y el agua del fondo regresa a la superficie. Cuando llega el verano, ocurre de nuevo la estratificación térmica.

La mezcla de agua profunda rica en nutrientes con agua superficial pobre en nutrientes durante las mezclas de verano y primavera lleva minerales esenciales a la superficie y agua oxigenada al fondo. La presencia repentina de grandes cantidades de minerales esenciales en aguas superficiales alienta el desarrollo de grandes poblaciones de algas y cianobacterias, que pueden formar **floraciones** en verano y primavera.

Aumento de nutrientes y crecimiento de algas. La presencia de altos niveles de nutrientes vegetales y de algas, como nitrógeno y fósforo, ocasiona *enriquecimiento*, la fertilización de un cuerpo de agua. Cantidades excesivas de estos nutrientes entran en los cursos de agua por la red de aguas del drenaje y el escurrimiento de fertilizantes de prados y



(a)



(b)

FIGURA 56-14 Estratificación térmica en un lago templado

(a) La temperatura varía a diferentes profundidades durante el verano. Hay una transición abrupta de temperatura, la termoclina. **(b)** Durante las mezclas de aguas en otoño e invierno, una mezcla de capas superiores e inferiores lleva oxígeno a las profundidades donde ya se ha agotado el oxígeno y minerales a las aguas superficiales deficientes en éstos.

campos. El agua en un estanque o lago enriquecido es turbia debido a la gran cantidad de algas y cianobacterias que mantienen los nutrientes. La composición de especies es diferente en lagos enriquecidos y no enriquecidos. Por ejemplo, un lago no enriquecido en el noreste de Estados Unidos puede contener especies como el lucio, el esturión y el pescado blanco en la parte más fría y profunda del lago, donde hay una mayor concentración de oxígeno disuelto. Por el contrario, en los niveles de agua más profunda y fría en los lagos enriquecidos ya se ha agotado el oxígeno disuelto debido a la mayor cantidad de descomposición sobre el piso del lago. Los peces como el lucio, el esturión y el pescado blanco mueren, y los peces como el bagre y la carpa, que toleran concentraciones menores de oxígeno disuelto, los reemplazan.

El enriquecimiento es reversible y ha declinado en Norteamérica desde la década de 1970 debido a la aprobación de la legislación que limita el contenido de fosfato en los detergentes y a que se han construido mejores plantas para el tratamiento de aguas residuales. Actualmente, la agricultura es la fuente más importante del deterioro en la calidad de las aguas superficiales en Estados Unidos. El escurrimiento de fertilizantes, así como los desechos animales y los residuos vegetales en los cursos de agua siguen ocasionando problemas de enriquecimiento.

Los humedales de agua dulce son una transición entre los ecosistemas terrestres y acuáticos

Los **humedales de agua dulce**, que suelen estar cubiertos por aguas poco profundas por lo menos durante parte del año, tienen suelos y vegetación tolerante al agua característicos. Incluyen marismas, dominadas por plantas similares a hierba, y pantanos, donde dominan los árboles leñosos o arbustos (**FIGURA 56-15**). Los humedales de agua dulce también incluyen bosques de madera dura en los bajíos (tierras bajas a lo largo de corrientes y ríos que se inundan periódicamente), baches de pradera (pequeños estanques poco profundos que se formaron cuando el hielo glacial se derritió a fines de la última edad de hielo) y pantanos de turba (humedales con acumulación de turba donde domina el musgo esfagnáceo).

Gregory J. Dimijian/Photo Researchers, Inc.

FIGURA 56-15 Pantano de agua dulce

Los árboles, como el ciprés de los pantanos (*se muestra*), dominan los pantanos de agua dulce. En este humedal, fotografiado en el noreste de Texas, una alfombra flotante de pequeñas plantas acuáticas cubre la superficie del agua.

Los humedales están valorados como hábitats de vida silvestre para aves acuáticas y muchas otras especies de aves, castores, nutrias, ratones almizcleros y los peces de pesca deportiva. Los humedales son áreas que retienen el exceso de agua cuando los ríos inundan sus márgenes. Luego, el agua de las inundaciones almacenada en los humedales regresa a los ríos, proporcionando un flujo estable de agua durante todo el año. Los humedales también sirven como áreas de recarga de aguas subterráneas. Uno de sus papeles más importantes es capturar y retener contaminantes en el suelo inundado, limpiando y purificando así el agua. Funciones ambientales tan importantes como éstas se conocen como **servicios al ecosistema**.

En una época los humedales eran considerados como tierras baldías, áreas para ser rellenadas o desecadas de modo que en ellas fuese posible construir granjas, desarrollos inmobiliarios y plantas industriales. Los humedales también son zonas de reproducción para los mosquitos y en consecuencia eran considerados como una amenaza para la salud pública. Los cruciales servicios a los ecosistemas proporcionados por los humedales son ampliamente reconocidos en la actualidad y los humedales cuentan con alguna protección legal. Sin embargo, la agricultura, la contaminación, la ingeniería (presas) y los desarrollos urbanos y suburbanos siguen amenazando a los humedales.

Los estuarios existen donde se encuentren el agua dulce y el agua salada

Donde el mar se encuentra con la tierra puede haber uno o varios tipos de ecosistemas; una costa rocosa, una playa arenosa y humedales costeros, o un estuario. Un **estuario** es un cuerpo de agua costero, rodeado parcialmente por tierra, con acceso al mar abierto y con un gran abastecimiento de agua dulce proveniente de ríos. Los niveles de agua en un estuario suben y bajan con las mareas, y la salinidad fluctúa con los ciclos de la marea, la temporada del año y la precipitación. La salinidad también cambia gradualmente dentro del estuario, de agua dulce en la entrada del río hasta agua marina salada en la desembocadura del estuario. Debido a que los estuarios experimentan notorias variaciones diarias, estacionales y anuales en temperatura, salinidad y otras propiedades físicas, los organismos que ahí habitan poseen una gran tolerancia a tales cambios.

Los estuarios se encuentran entre los ecosistemas más fértiles del mundo, a menudo con productividades mucho mayores que el mar o el río de agua dulce adyacentes (vea la tabla 55-1). Esta alta productividad es resultado de cuatro factores: (1) la acción de las mareas promueve una rápida circulación de nutrientes y ayuda a eliminar productos de desecho. (2) Los minerales son transportados de la tierra hacia las corrientes y ríos que desembocan en el estuario. (3) Un alto nivel de luz penetra las aguas poco profundas. (4) La presencia de muchas plantas constituye una gran alfombra fotosintética y también captura mecánicamente detritos, formando la base de las redes alimentarias de detritos. Los peces comercialmente más importantes pasan sus etapas larvarias en estuarios entre la maraña protectora de los tallos en descomposición.

Los estuarios templados suelen constar de **marismas salinas**, humedales poco profundos donde dominan las hierbas tolerantes a la sal (**FIGURA 56-16**). Las personas desinformadas suelen considerar que las marismas son tramos terrestres vacíos e inútiles. Como resultado, la gente solía usarlas como basureros, contaminándolos seriamente o rellenándolos con material dragado del fondo para formar tierra artificial para desarrollos inmobiliarios e industriales. Una gran parte del ambiente de los estuarios se perdió de esta manera, junto con muchos de sus servicios a los ecosistemas; por ejemplo: como hábitats biológicos, con la captura de sedimentos y contaminación, el suministro de agua subterránea y el amortiguamiento de tormentas (las marismas absorben

Stephen J. Krasemann/Photo Researchers, Inc.

FIGURA 56-16 Marisma salina
El esparto (*Spartina alterniflora*) es la vegetación dominante en esta marisma salina en Georgia.

bastante de la energía de una tormenta y así evitan el peligro de inundaciones en otras partes).

Los **manglares**, el equivalente tropical de las marismas, cubren quizá 70% de las tierras bajas costeras tropicales y subtropicales, donde fluctúan mareas y olas (**FIGURA 56-17**). Así como las marismas, los manglares proporcionan valiosos servicios a los ecosistemas. Las raíces de los manglares estabilizan los sedimentos, evitando la erosión en la costa y constituyendo una poderosa barrera contra el mar durante las tormentas. Sus raíces entrelazadas son criaderos y viveros para especies de peces y mariscos comercialmente importantes, como cangrejo azul, camarón, salmonete y trucha manchada marina. Las ramas de mangle son sitios de anidamiento para muchas especies de aves, como pelícanos, garzas, garcetas y espátulas rosadas. Los manglares son asaltados por el desarrollo costero, que incluye instalaciones para acuacultura y la tala insostenible. Algunos países, como Filipinas, Bangladesh y Guinea-Bissau, han cortado más de dos tercios de sus manglares.

Los ecosistemas marinos dominan en la superficie de la Tierra

Aunque los lagos y el mar son comparables en muchos sentidos, presentan muchas diferencias. Las profundidades del lago más profundo no se aproximan a las del océano, que cuenta con zonas que se extienden más de 6 km por debajo de la superficie iluminada por el Sol. Las mareas y las corrientes afectan profundamente al océano. La atracción gravitacional del Sol y la Luna producen dos mareas al día en todo el océano, aunque la altura de éstas varía con la estación, la topografía local y las fases lunares (la luna llena y la luna nueva producen las mareas más altas).

El inmenso y complejo ambiente marino está subdividido en varias zonas: la zona intermareal, el ambiente béntico (fondo del mar) y el ambiente pelágico (agua marina) (**FIGURA 56-18**). El ambiente pelágico, a su vez, está dividido en dos provincias: la provincia nerítica y la provincia oceánica.

La zona intermareal es la transición entre la tierra y el mar

La **zona intermareal** es la línea costera entre la marea baja y la marea alta. Aunque altos niveles de luz y nutrientes, junto con abundancia de oxígeno, hacen de la zona intermareal un ambiente biológicamente productivo, también es estresante. Si una playa intermareal es arenosa, los habitantes deben luchar contra un medio que se mueve constantemente, que amenaza con engullirlos y que les proporciona escasa protección contra la acción de las olas. En consecuencia, la mayoría de los organismos que habitan en la arena, como los cangrejos topo, son cavadores activos y continuos. Debido a que siguen el movimiento de las olas en la playa, la mayoría carece de adaptaciones sobresalientes para sobrevivir al ambiente seco o la exposición.

Una costa rocosa proporciona un anclaje idóneo para algas marinas y animales invertebrados. Sin embargo, está expuesta a la acción constante de las olas cuando está inmersa durante la marea alta y al secado y los cambios de temperatura cuando está expuesta al aire durante las mareas bajas. Un habitante común de la costa rocosa cuenta con algún medio para mantener la humedad, tal vez cerrando su caparazón, en caso de tenerlo, más un medio poderoso de sujetarse a las rocas. Por ejemplo, los mejillones poseen anclas córneas filiformes y los percebes tienen glándulas cementantes especiales. Las algas intermareales de las costas rocosas (algas marinas) suelen contar con gruesas cubiertas de polisacáridos pegajosos que se secan lentamente al ser expuestas y cuerpos flexibles que no se rompen fácilmente por el efecto

Patti Murray/Earth Scenes

FIGURA 56-17 Manglares
Los mangles rojos (*Rhizophora mangle*) tienen raíces similares a zancos que sostienen el árbol. Muchos animales viven en los complicados sistemas de raíces de los manglares. Fotografiado durante la marea baja a lo largo de la costa de Florida, cerca de Miami.

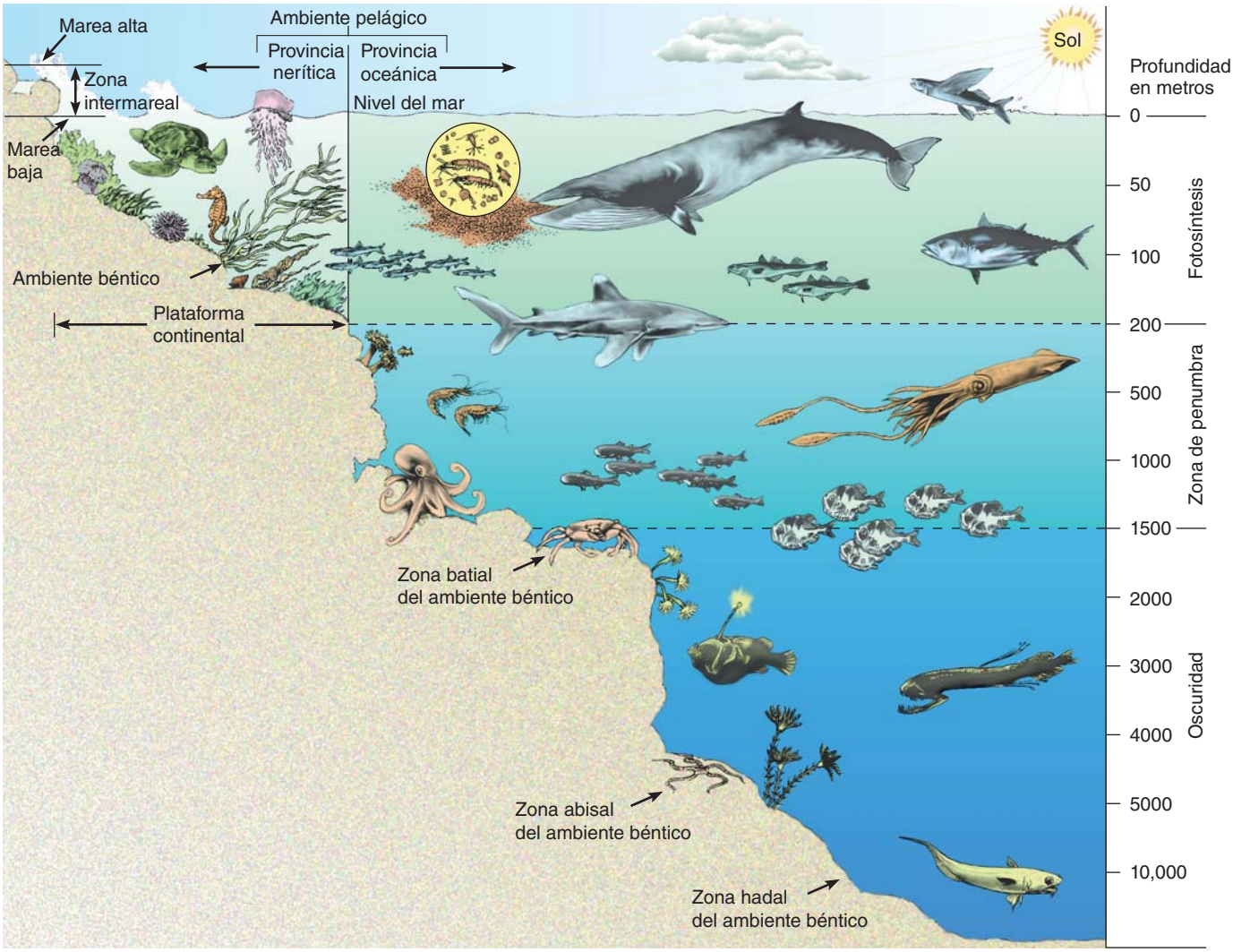


FIGURA 56-18 Zonificación en el océano

El océano tiene tres zonas de vida principales: la zona intermareal, el ambiente béntico y el ambiente pelágico. El ambiente pelágico consta de las provincias nerítica y oceánica. Observe que las pendientes del suelo oceánico no son tan pronunciadas como se muestran; están exageradas para ahorrar espacio. (Adaptado de Miller, G. T. *Living in the Environment*, 16a. ed. Cengage/Brooks Cole, Belmont, CA, 2007, p. 166, figura 8-5).

de las olas (**FIGURA 56-19**). Algunos habitantes de las comunidades de las costas rocosas se ocultan en madrigueras o grietas durante la marea baja.

Los lechos de praderas marinas, los bosques de kelp y los arrecifes de coral forman parte del ambiente béntico

El **ambiente béntico** es el fondo del mar. Está dividido en zonas con base en su distancia a la tierra, la disponibilidad de luz y la profundidad. El ambiente béntico consiste de sedimentos (principalmente arena y fango) donde se encuentran muchos animales marinos como gusanos y almejas.

© daksun/Shutterstock

FIGURA 56-19 Algas marinas en una zona intermareal rocosa

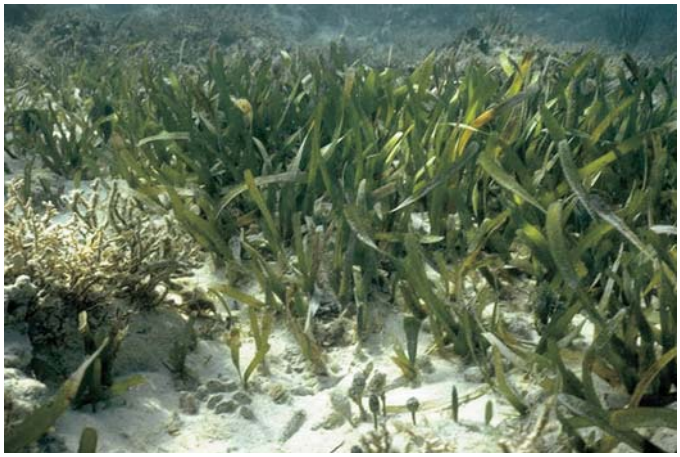
Las palmeras de mar (*Postelsia*), que miden de 50 a 75 cm de altura, son comunes en la costa rocosa del Pacífico desde la isla Vancouver hasta California. Las bases de estas algas color café están sujetas firmemente al sustrato rocoso, lo que les permite resistir oleajes fuertes. Fotografiadas durante la marea baja.

Las arqueas y las bacterias son comunes en los sedimentos marinos, y se les ha encontrado vivas en sedimentos bastante profundos a por lo menos 800 m por debajo del fondo del mar en diversos sitios en el océano Pacífico.

La **zona abisal** es la parte del ambiente béntico que se extiende desde una profundidad de 4000 a 6000 m. (En el capítulo 55, en *Preguntas acerca de: Vida sin el Sol,* se describen algunos de los extraños organismos en las chimeneas hidrotermales en la zona abisal). La **zona hadal** es la parte del ambiente béntico más profunda que 6000 m.

Aquí se describen las comunidades bénticas en aguas marinas poco profundas: lechos de prados marinos, bosques de kelp y arrecifes de coral. Las **praderas marinas** son plantas que florecen que se han adaptado a la inmersión completa en agua de mar (**FIGURA 56-20**). No son praderas verdaderas, viven en aguas someras, a profundidades de hasta de 10 m, donde reciben suficiente luz para realizar la función fotosintética de manera eficaz. Grandes lechos de praderas marinas existen en aguas tropicales y subtropicales, tranquilas y templadas; en las aguas polares no hay praderas marinas. Los praderas marinas son altamente productivas, por lo que son ecológicamente importantes en zonas marinas poco profundas. Sus raíces y rizomas estabilizan los sedimentos, reduciendo la erosión superficial. Las praderas marinas proporcionan alimento y hábitat para muchos organismos marinos. En aguas templadas, los patos y gansos se las comen; en aguas tropicales, los manatíes, tortugas verdes, peces loro, esturión y erizos de mar se alimentan de ellas. Estos herbívoros consumen sólo aproximadamente 5% de las praderas marinas. El 95% restante termina por entrar en la red alimentaria cuando mueren y las bacterias los descomponen. A su vez, una variedad de animales como el camarón de fango, los gusanos de arena y el salmonete (un tipo de pez) consumen las bacterias.

Los **kelps**, que pueden alcanzar longitudes de 60 m, son las algas color café más grandes (vea la figura 26-11b). Los kelps son comunes en aguas marinas templadas más frías en los hemisferios norte y sur. Abundan especialmente en aguas relativamente poco profundas (profundidades aproximadas de 25 m) a lo largo de las costas rocosas. Los kelps son fotosintéticos y por tanto los principales productores de comida para el ecosistema del bosque de kelp. Este bosque también proporciona hábitats para muchos animales marinos. Gusanos tubulares, esponjas, pepinos de mar, almejas, cangrejos, peces (como atún) y mamíferos (como nutrias marinas) encuentran refugio en las hojas de algas. Algunos animales se alimentan de hojas de algas, aunque los kelps son consumidos principalmente en la red alimentaria de los detritos. Las bacterias que descomponen los kelps muertos proveen comida para esponjas, tunicados, gusanos, almejas y caracoles. Los lechos de kelps mantienen una diversidad de vida que casi rivaliza con la que se encuentra en los arrecifes de coral.



Ron Phillips

FIGURA 56-20 Lecho de praderas marinas

Las hierbas de tortuga (*Thalassia*) tienen muchos invertebrados y algas epifitas adheridos a sus hojas. Estos prados submarinos poco profundos de plantas que florecen son ecológicamente importantes como abrigo y alimento para muchos organismos. Fotografiado mar adentro en la costa de México.

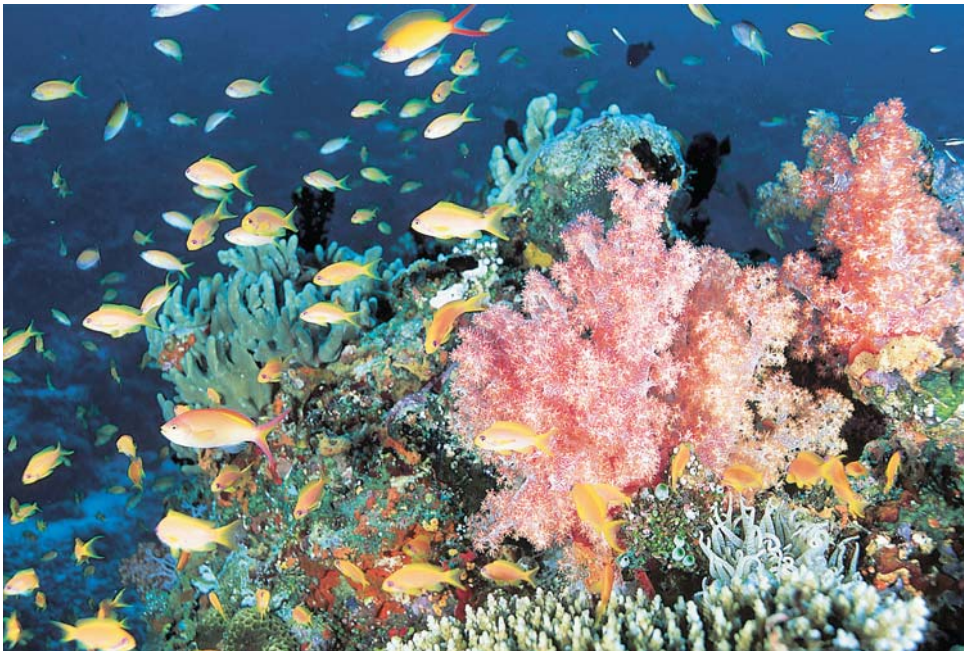
Los **arrecifes de coral**, que se forman por la acumulación de carbonato de calcio ($CaCO_3$), se encuentran en aguas marinas cálidas (cuya temperatura suele ser mayor que 21°C) poco profundas. Las porciones vivas de los arrecifes de coral crecen en aguas poco profundas donde penetra la luz. Muchos arrecifes de coral están compuestos principalmente por algas coralinas rojas que requieren luz para la fotosíntesis. Los animales coralinos también requieren luz para el gran número de dinoflagelados simbióticos, conocidos como **zooxantelas**, que viven y llevan a cabo la función fotosintética en sus tejidos (vea la figura 54-12). Aunque existen especies de coral sin zooxantelas, sólo las especies que las tienen construyen arrecifes. Además de obtener comida de las zooxantelas que viven en su interior, los animales coralinos capturan alimento en la noche; usan sus tentáculos urticantes para paralizar animales pequeños que se encuentran cerca de ellos.

Los arrecifes de coral crecen lentamente en aguas cálidas poco profundas, a medida que los organismos coralinos se acumulan sobre los restos calcáreos de una multitud de organismos que había antes de ellos. Las aguas donde se encuentran arrecifes de coral a menudo son pobres en nutrientes. Sin embargo, otros factores favorecen una alta productividad, entre los que se incluyen la presencia de zooxantelas simbióticas, temperaturas cálidas y abundancia de luz solar.

Los ecosistemas de arrecifes de coral son los más diversos de todos los ecosistemas marinos y contienen cientos e inclusive miles de especies de peces e invertebrados, como almejas gigantes, erizos de mar, estrellas de mar, esponjas, estrellas de mar quebradizas, abanicos de mar y camarones (**FIGURA 56-21**). La Gran Barrera de Coral, a lo largo de la costa noreste de Australia, ocupa sólo 0.1% de la superficie del océano, pero 8% de las especies de peces del mundo viven ahí. La multitud de relaciones e interacciones que ocurren en los arrecifes de coral es comparable sólo con las que hay en los bosques lluviosos tropicales entre los ecosistemas terrestres. Así como ocurre en estos bosques, la competencia es intensa, en particular por la luz y el espacio para crecer.

Los arrecifes de coral con ecológicamente importantes porque proporcionan hábitat para una amplia gama de organismos marinos y protegen la línea costera de la erosión en el borde de la playa. También proporcionan a los humanos mariscos, productos farmacéuticos e ingresos provenientes del turismo y la recreación. Aunque las formaciones coralinas son ecosistemas importantes, están siendo degradadas y destruidas. Según el Programa Ambiental de las Naciones Unidas, 27% de los arrecifes de coral en el mundo están en alto riesgo. Los arrecifes de coral del sureste de Asia, que contienen la mayoría de las especies que hay en todos los arrecifes de coral, son los más amenazados de cualquier región.

En algunas zonas, el cieno lavado aguas abajo proveniente de bosques talados en tierra firme ha asfixiado los arrecifes bajo una capa de sedimento. Algunos científicos conjeturan que la alta salinidad resultante de la desviación de agua dulce para abastecer a la población humana está matando los arrecifes de Florida. La pesca excesiva, la contaminación derivada de la descarga de aguas residuales y escurrimientos agrícolas, las fugas de petróleo, el encallamiento de embarcaciones, pescar con dinamita o cianuro, el daño ocasionado por huracanes, enfermedades, decoloración de los corales, recuperación de tierras, turismo y la extracción de coral para materiales de construcción también están pasando una elevada factura. (Los problemas en los arrecifes de coral también se analizan en el capítulo 31).



Denise Tackett

FIGURA 56-21 ***Animada*** **Organismos de un arrecife de coral**
Esta vista panorámica de un arrecife de coral en el océano Índico, mar adentro de la costa de las Maldivas, muestra los muchos animales que viven en los arrecifes de coral y cerca de ellos.

La provincia nerítica consiste en aguas poco profundas cerca de la costa

La **provincia nerítica** es mar abierto que cubre la plataforma continental; es decir, el suelo del océano desde la costa hasta una profundidad de 200 m. Los organismos que viven en la provincia nerítica son flotadores o nadadores (**FIGURA 56-22**). El límite superior de la provincia nerítica constituye la **zona eufótica**, que se extiende desde la superficie hasta una profundidad aproximada de 100 m. A la zona eufótica penetra suficiente luz para permitir la realización de la fotosíntesis.

Gran cantidad de fitoplancton, en particular diatomeas en aguas más frías y dinoflagelados en aguas más cálidas, producen comida por fotosíntesis, por lo que son la base de las redes alimentarias. El zooplancton (que incluye crustáceos minúsculos, medusas, medusas peine, protistas; como los foraminíferos, y larvas de centollas, erizos de mar, gusanos y cangrejos) se alimenta del fitoplancton.

El necton que se alimenta de plancton, como arenques, sardinas, calamares, mantarrayas y ballenas, consume zooplancton. A su vez, es presa del necton carnívoro, como tiburones, atún, delfines y ballenas dentadas. Se considera que el necton está más confinado a las aguas neríticas poco profundas (menos de 60 m de profundidad) porque es ahí donde está la comida. Sin embargo, no se sabe mucho sobre los patrones de conducta y migración del necton marino. Muchos peces parecen tener zonas de distribución muy amplias. Por ejemplo, un solo pez identificado en un sitio del océano puede ser recapturado en otro lugar unos meses después. Por el momento se ignora si el pez viajó solo o en algún cardumen.

La provincia oceánica constituye la mayor parte del océano

La profundidad media del océano en el mundo es de 4000 m. La **provincia oceánica** es parte del mar abierto que cubre la cuenca del mar profundo; es decir, el fondo del mar a profundidades mayores que 200 m. Se trata del ambiente marino más grande y contiene alrededor de 75% del agua del mar. Temperaturas frías, alta presión hidrostática y ausencia de luz solar caracterizan la provincia oceánica; estas condiciones ambientales son uniformes a lo largo de todo el año.

La mayoría de los organismos en la provincia oceánica dependen de la **nieve marina;** escombros orgánicos que se hunden hacia la **región afótica** ("sin luz") desde las regiones superiores iluminadas. Los organismos de este poco conocido reino son filtradores, carroñeros o depredadores. Por ejemplo, el calamar gigante mide hasta 18 m de longitud, incluyendo sus tentáculos. Los peces de la provincia oceánica están

© Goodolga/Dreamstime

FIGURA 56-22 ***Animada*** **Peces en mar abierto**
Los peces ballesta (*Canthidermis maculatus*) son peces tropicales que suelen encontrarse en mar abierto hasta profundidades de 92 m. Algunas veces pasan tiempo en profundas laderas rocosas. Fotografiados en el océano Pacífico cerca de Hawai.

FIGURA 56-23 Anguila de la provincia oceánica ▶
La anguila engullidora (*Saccopharynx lavenbergi*) usa sus mandíbulas de "trampa" para digerir presas tan grandes como ella. La cola, de la cual sólo se muestra una pequeña parte, constituye casi toda la longitud del cuerpo de la anguila. Estas anguilas crecen hasta 1.8 m de longitud. Se muestra un ejemplar vivo, fotografiado en un acuario a bordo de un barco luego de ser capturado a una profundidad de 1500 m en mar abierto en el sur de California.

© Kasparart/Dreamstime

adaptados de modo impresionante a la oscuridad y escasez de comida. Por ejemplo, las enormes mandíbulas de la anguila le permiten engullir grandes presas (**FIGURA 56-23**). (Un organismo que encuentra comida de manera poco frecuente necesita comer lo máximo posible cuando puede hacerlo). Muchos animales de la provincia oceánica tienen órganos iluminados que les permiten verse entre sí para aparearse o capturar comida. En estos peces, adaptados para ir a la deriva o nadar lentamente, se ha reducido la masa ósea y muscular.

Las actividades de los humanos están dañando el océano

Debido a que el océano es tan vasto, resulta difícil visualizar que las actividades humanas puedan afectarlo y mucho menos dañarlo. Sin embargo, así es. El desarrollo de sitios vacacionales, ciudades, industrias y agricultura a lo largo de las costas altera o destruye muchos ecosistemas costeros, que incluyen manglares, marismas, lechos de praderas marinas y arrecifes de coral. Los ecosistemas costeros y marinos reciben contaminación desde la tierra, de ríos que desembocan en el mar y de contaminantes atmosféricos que entran al mar mediante la precipitación pluvial. Virus y bacterias causantes de enfermedades contenidos en las aguas residuales humanas contaminan moluscos y otros mariscos, y algunas veces amenazan la salud pública. Millones de toneladas de basura, que incluyen plástico, redes de pescar y materiales de empaque, terminan en ecosistemas costeros y marinos; algo de esta basura se enreda en los organismos marinos y los mata.

Algunos contaminantes del mar menos visibles incluyen fertilizantes, pesticidas, metales pesados y productos químicos sintéticos agrícolas e industriales. En más de 400 sitios se han reportado zonas costeras muertas, lo cual es consecuencia del enriquecimiento ocasionado por el escurrimiento de fertilizantes y la quema de combustibles fósiles; estas zonas muertas han agotado gravemente los niveles de oxígeno disuelto en aguas profundas.

La minería a corta distancia de las costas y los pozos petroleros contaminan la provincia nerítica con petróleo y otras sustancias nocivas. Millones de barcos arrojan lastre de petróleo y otros residuos por la borda en las provincias neríticas y oceánicas. La pesca está altamente mecanizada y nuevas tecnologías pueden eliminar fácilmente todos los peces en un área objetivo del océano. Dragas y redes de arrastre de vieiras y camarones son arrastradas a lo largo del ambiente béntico, destruyendo comunidades completas con una sola pasada. La mayoría de los países reconoce la importancia del mar en este planeta, pero pocos cuentan con los recursos o programas para protegerlo y mantenerlo eficazmente.

Repaso

- ¿Qué son el plancton, el necton y el bentos?
- ¿Cuáles son los factores ambientales más importantes para determinar las adaptaciones de los organismos que viven en ambientes acuáticos?
- ¿Cómo se distingue entre humedales de agua dulce y estuarios? ¿Y entre ecosistemas de corrientes de agua y ecosistemas de agua estancada?
- ¿Cuáles son los cuatro ambientes marinos principales?
- ¿Qué ecosistema acuático suele ser comparado con los bosques lluviosos tropicales? ¿Por qué?

56.3 ECOTONOS

OBJETIVO DE APRENDIZAJE

7 Definir *ecotono* y describir algunas de sus características.

Se han analizado los varios biomas terrestres y ecosistemas como si se tratase de entes distintos y separados, pero en los paisajes, los ecosistemas se mezclan entre sí en sus límites. La zona de transición donde estos biomas o comunidades se encuentran y combinan se denomina **ecotono** (vea el capítulo 54). Los ecotonos varían en tamaño desde los muy pequeños, como la zona donde un campo agrícola se encuentra con un bosque o donde alguna corriente fluye por un bosque, hasta abarcar

un continente. Por ejemplo, en la frontera entre la tundra y el bosque boreal hay un amplio ecotono que consta de vegetación de la tundra entreverada con pequeñas coníferas dispersas. Estos ecotonos constituyen una diversidad de hábitat. De hecho, en los ecotonos vive una mayor variedad y densidad de organismos que en cualquier ecosistema adyacente (**FIGURA 56-24**).

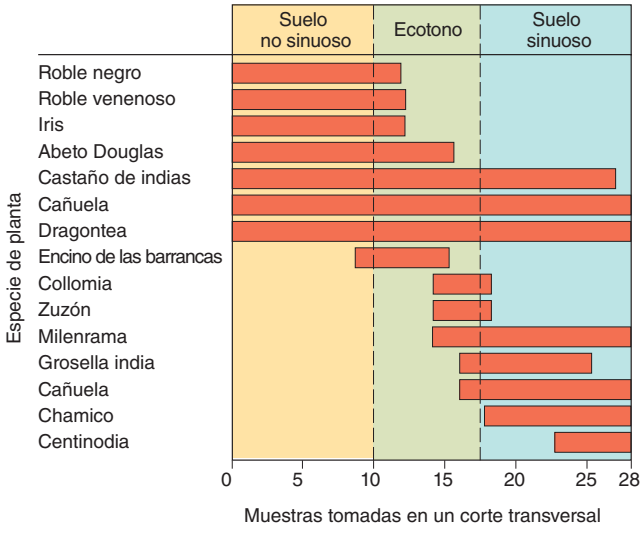
Los ecólogos que estudian los ecotonos buscan adaptaciones que permitan a los organismos sobrevivir ahí. También estudian la relación entre riqueza de especies y ecotonos, así como la manera en que éstos cambian con el tiempo. Los estudios a largo plazo de los ecotonos han revelado que distan mucho de ser estáticos. Por ejemplo, la frontera de ecotonos entre el desierto y las praderas semiáridas en el sureste de Nuevo México se ha desplazado a lo largo de los últimos 50 años a medida en que el ecosistema desértico se ha expandido hacia la pradera.

EXPERIMENTO CLAVE

PREGUNTA: ¿La riqueza de especies varía entre los ecotonos y sus comunidades adjuntas?

HIPÓTESIS: Los ecotonos contienen más riqueza de especies que las comunidades que unen.

EXPERIMENTO: Se tomaron muestras de especies de plantas de dos comunidades en el suroeste de Oregon y del ecotono entre ellas. Las comunidades, una con suelo no sinuoso y una con suelo sinuoso, están definidas en gran medida por las condiciones del suelo. Los suelos no sinuosos (muestras 1 a 10) son suelos "normales". Los suelos sinuosos (muestras 18 a 28) contienen altos niveles de elementos como cromo, níquel y magnesio y son tóxicos para muchas plantas.



RESULTADOS Y CONCLUSIÓN: Se muestran las varias especies de plantas encontradas en las dos comunidades (*amarillo y azul*) y en el ecotono entre ambas (*verde*). El ecotono tuvo mayor riqueza que cualquiera de las comunidades vecinas.

Fuente: modificado de White, C. D. "Vegetation-Soil Chemistry Correlations in Serpentine Ecosystems". Tesis doctoral, Universidad de Oregon, Eugene, 1971. Reproducido con autorización del doctor Charles D. White.

FIGURA 56-24 Ecotonos y riqueza de especies
Observe que las dos cañuelas en la figura son especies diferentes.

Repaso

- ¿Qué es un ecotono?
- ¿Dónde existen los ecotonos?

56.4 BIOGEOGRAFÍA

OBJETIVO DE APRENDIZAJE

8 Definir *biogeografía* y describir brevemente los reinos biogeográficos de Wallace.

El estudio de la distribución geográfica de las plantas y los animales se denomina **biogeografía** (vea el capítulo 18). Los biogeógrafos buscan patrones en la distribución geográfica e intentan explicar cómo surgieron dichos patrones, incluyendo dónde se originaron las poblaciones, cómo se distribuyeron y cuándo. Los biogeógrafos reconocen que los cambios geológicos y climáticos como la aparición de montañas, la deriva continental y los periodos de amplias glaciaciones afectan la distribución de las especies. La biogeografía está vinculada con la historia evolucionista y proporciona conocimiento sobre cómo los organismos pudieron interactuar en ecosistemas antiguos. El estudio de la biogeografía ayuda a relacionar los ecosistemas antiguos con los ecosistemas modernos porque los primeros forman un continuo con los segundos.

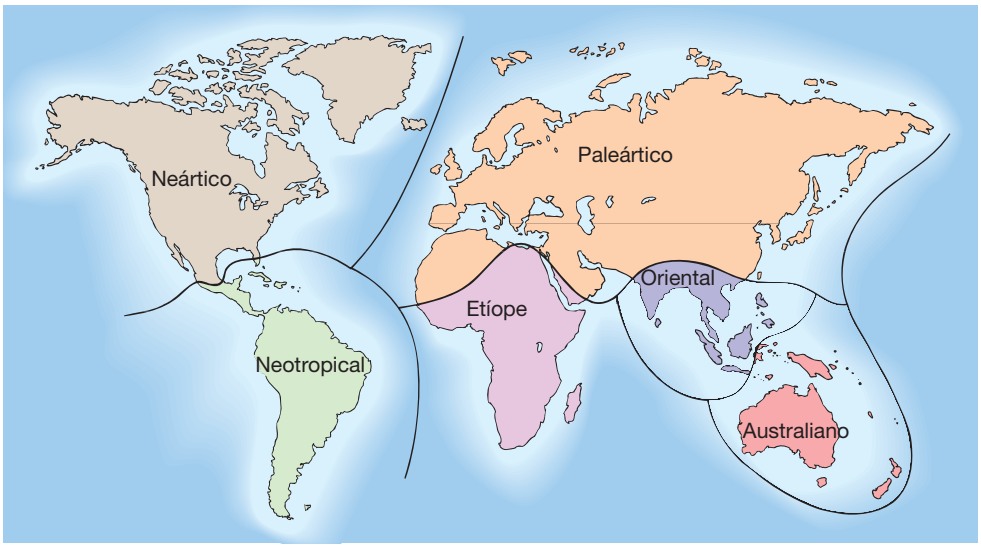
Uno de los principios básicos de la biogeografía es que cada especie se originó una sola vez. El sitio particular donde ocurrió lo anterior se conoce como **centro de origen** de la especie. El centro de origen no es un solo punto, sino la distribución de la población cuando se originó la nueva especie. A partir de su centro de origen, cada especie se distribuyó hasta que una barrera de algún tipo la detuvo. Algunos ejemplos de barreras incluyen el océano, el desierto o una cadena montañosa, el clima desfavorable o la presencia de organismos que compiten exitosamente por comida o abrigo.

La mayoría de las especies vegetales y animales tienen distribuciones geográficas características. La **zona de distribución** de una especie particular es la porción de la Tierra donde se encuentra. La zona de distribución de algunas especies puede ser una zona relativamente pequeña. Por ejemplo, los osos australianos, el equivalente marsupial de las marmotas, se encuentran sólo en las partes más secas del sureste de Australia e islas cercanas. Se dice que estas especies localizadas y nativas son **endémicas**; es decir, que no se encuentran en ninguna otra parte del mundo. Por el contrario, algunas especies tienen una distribución casi mundial y existen en más de un continente o en gran parte del océano. Se dice que estas especies con **cosmopolitas**.

Una de las primeras observaciones de los biogeógrafos es que las zonas de distribución de diferentes especies no incluyen todos los lugares donde *podrían* sobrevivir. África central tiene elefantes, gorilas, chimpancés, leones, antílopes, árboles paraguas y árboles guapiruvu, mientras que las zonas de Sudamérica con un clima semejante no tienen ninguno de ellos. Estos animales y plantas se originaron en África después de que la deriva continental ya había separado el supercontinente Pangea en varias masas de tierra. Los organismos no pudieron expandir su zona de distribución hacia Sudamérica porque el océano Atlántico era una barrera infranqueable. De manera semejante, el océano fue una barrera para los monos, perezosos, árboles de balsa y árboles de madera de serpiente sudamericanos, ninguno de los cuales se encuentra en África.

FIGURA 56-25 Reinos biogeográficos de Wallace

Ciertas especies únicas caracterizan cada uno de los seis reinos biogeográficos. Por ejemplo, la frontera entre los reinos Oriental y Australiano es una brecha de agua profunda. Wallace observó que cálaos, tigres de Sumatra, orangutanes y musarañas arborícolas viven al oeste de la frontera, mientras que los canguros arbóreos, cacatúas y cuscús viven en libertad al este de la frontera. Muchas de las especies australianas son endémicas; es decir, evolucionaron en Australia y no se encuentran en ninguna otra parte. Los estudios de Wallace sobre biogeografía le ayudaron a desarrollar su teoría de la evolución por selección natural.



Las áreas terrestres están divididas en seis reinos biogeográficos

A medida que los diversos continentes fueron explorados y sus organismos estudiados, los biólogos observaron que el mundo podría dividirse en grandes bloques de vegetación, como bosques, praderas y desiertos, y que estos tipos de vegetación correspondían a climas específicos. La relación entre distribución animal, geografía y clima no fue deducida sino hasta 1876. En esa época, Alfred Wallace, quien de manera independiente elaboró la misma teoría de la evolución por selección natural que Charles Darwin, dividió las zonas terrestres en seis grandes bloques biogeográficos: Paleártico, Neártico, Neotropical, Etíope, Oriental y Australiano (**FIGURA 56-25**). Una barrera importante separa cada uno de los seis reinos biogeográficos y ayuda a mantener las características distintivas de cada región.

Muchos biólogos aceptaron de inmediato el sistema de clasificación de Wallace, que sigue siendo considerado válido hasta hoy. Sin embargo, actividades humanas como la introducción intencional y no intencional de especies extrañas, están contribuyendo a la homogeneización de los reinos biogeográficos (vea el capítulo 57).

Consulte la figura 56-25 en la medida en que brevemente se aborden algunos de los animales característicos en cada reino. Los *reinos Neártico* y *Paleártico* están más estrechamente relacionados que las otras regiones, especialmente en sus partes del norte, donde comparten muchos animales como lobos, liebres y caribús. Esta semejanza puede deberse a un puente de tierra que ha unido de manera periódica Siberia y Alaska. Este puente existió hasta fines del Pleistoceno, hace aproximadamente 10,000 años. Los animales adaptados al ambiente frío pudieron dispersarse entre Asia y Norteamérica por este puente.

El *reino Neotropical* estaba casi completamente aislado del reino Neártico y otras masas terrestres durante los pasados 70 millones de años. Durante ese tiempo evolucionaron muchas especies de marsupiales. El istmo de Panamá, que formó una conexión de tierra seca hace aproximadamente 3 millones de años, unió Norteamérica y Sudamérica y ofreció una ruta para la dispersión. Sólo tres especies, la zarigüeya, el armadillo y el puerco espín, son descendientes de animales que sobrevivieron la dispersión hacia el norte desde Sudamérica, pero muchas especies, como el tapir y la llama, son descendientes de animales que sobrevivieron la dispersión hacia el sur desde Norteamérica. La competencia de estas especies provocó la extinción de muchas especies de marsupiales sudamericanos.

El desierto del Sahara separa el *reino Etíope* de las demás masas terrestres. El reino Etíope contiene la variedad más amplia de vertebrados que todos los seis reinos. Entre el reino Etíope y el *reino Oriental* hay una superposición porque un puente de tierra con clima húmedo unía África y Asia durante el Mioceno y el Plioceno. El reino Oriental posee el menor número de especies endémicas de todos los reinos tropicales.

El *reino Australiano* no tuvo conexión terrestre con otras regiones durante más de 85 millones de años. No tenía mamíferos placentarios nativos, y los marsupiales y los monotremas, incluidos el ornitorrinco y el oso hormiguero espinoso, eran dominantes ahí. La radiación adaptativa de los marsupiales durante su largo período de aislamiento condujo a especies con nichos ecológicos semejantes a los de los mamíferos placentarios de otros reinos (vea la figura 32-28).

Repaso

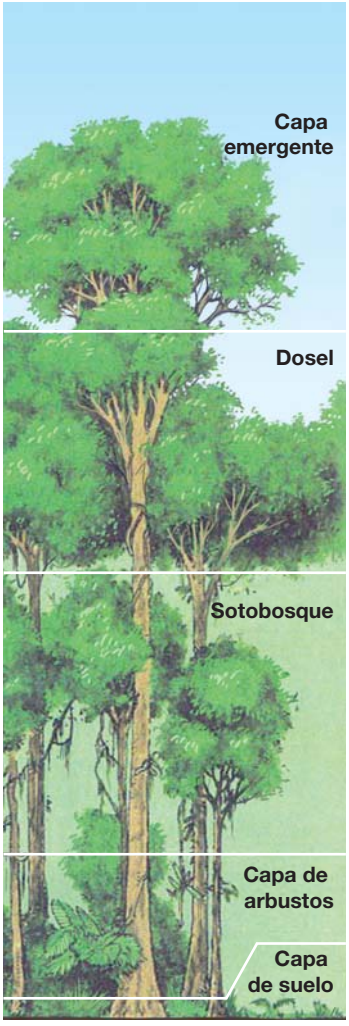
- ¿Qué es la biogeografía?
- ¿Qué reino biogeográfico ha estado separado de los otros reinos biogeográficos durante el período más largo? ¿Qué animales caracterizan este reino biogeográfico?

RESUMEN: ENFOQUE EN LOS OBJETIVOS DE APRENDIZAJE

56.1 *(página 1219)*

1 Definir *bioma* y describir brevemente los nueve biomas terrestres fundamentales, prestando atención al clima, el suelo, y las plantas y animales característicos de cada uno.

- Un **bioma** es una región territorial relativamente distinta con clima, suelo, plantas y animales característicos.
- Una capa congelada de subsuelo **(permafrost)** y vegetación de bajo crecimiento que está adaptada a frío extremo y una estación de corto crecimiento caracterizan a la **tundra**, el bioma que se encuentra más al norte.
- Árboles coníferos adaptados a inviernos fríos, una corta estación de crecimiento y un suelo ácido pobre en minerales dominan el **bosque boreal** o **taiga**.
- Grandes coníferas dominan el **bosque lluvioso templado**, que recibe bastante precipitación.
- El **bosque caducifolio templado** existe donde la precipitación es relativamente alta y los suelos son ricos en materia orgánica. Árboles de hojas anchas que las pierden en forma estacional dominan el bosque caducifolio templado.
- Los **pastizales templados** suelen tener un suelo profundo, rico en minerales y precipitación moderada pero incierta.
- Matorrales de arbustos y árboles de hojas siempre verdes y un clima de inviernos húmedos y suaves y veranos secos caracterizan al **chaparral**.
- El **desierto**, que se encuentra en regiones templadas (desiertos fríos) y regiones subtropicales o tropicales (desiertos cálidos) con niveles bajos de precipitación, contiene organismos con adaptaciones especializadas para conservar el agua.
- La pradera tropical, conocida como **sabana**, tiene árboles bastante dispersos entremezclados con zonas verdes. La sabana existe en zonas tropicales con baja precipitación pluvial o precipitación estacional.
- El suelo pobre en minerales y una elevada precipitación distribuida en forma homogénea a lo largo de todo el año caracterizan al **bosque lluvioso tropical**. Este tipo de bosque posee una gran riqueza de especies y alta productividad.



CENGAGENOW™ **Aprenda más sobre los biomas al hacer clic en la figura en CengageNOW.**

2 Describir por lo menos un efecto humano sobre cada uno de los biomas analizados.

- La exploración petrolera y las prácticas militares resultan en daño a largo plazo para la tundra. La tala destruye los bosques boreal y lluvioso templado. Los bosques caducifolios templados son eliminados para explotación forestal, construir granjas y plantaciones, y para urbanizaciones.
- El crecimiento de la población humana y su expansión agrícola e industrial asociadas amenazan la mayor parte de los bosques lluviosos tropicales del planeta.
- Las tierras de cultivo han reemplazado a la mayoría de los pastizales templados; las sabanas están siendo convertidas cada vez más en pastizales para ganado. El desarrollo urbano del chaparral cuyo terreno tiene colinas resulta en deslizamientos de fango e incendios costosos. Las urbanizaciones en los desiertos reducen el hábitat de los animales.

56.2 *(página 1228)*

3 Explicar los factores ambientales importantes que afectan los ecosistemas acuáticos.

- En los ecosistemas acuáticos, algunos factores ambientales importantes incluyen: **salinidad** (concentración de sales disueltas), cantidad de oxígeno disuelto, disponibilidad de luz, niveles de minerales esenciales, profundidad del agua, temperatura, pH, y presencia o ausencia de olas y corrientes.

4 Distinguir entre plancton, necton y bentos.

- La vida acuática está dividida ecológicamente en **plancton** (organismos de flotación libre), **necton** (organismos que nadan intensamente) y **bentos** (organismos que viven en el fondo).
- El **fitoplancton** son algas y cianobacterias fotosintéticas: el **zooplancton** incluye protozoos, crustáceos minúsculos y las etapas larvarias de muchos animales.

5 Describir brevemente los diversos ecosistemas de agua dulce, de estuario y marinos, prestando atención a las características ambientales y organismos representativos de cada uno.

- Los ecosistemas de agua dulce incluyen ecosistemas de corriente de agua, ecosistemas de agua estancada y humedales de agua dulce. En los **ecosistemas de corriente de agua**, el agua circula en una corriente. Los ecosistemas de corriente de agua tienen poco fitoplancton y dependen de los detritos de la tierra para la mayor parte de su energía.
- Grandes **ecosistemas de agua estancada** (lagos de agua dulce) se dividen en zonas con base en la profundidad del agua. La **zona litoral** de las márgenes contiene vegetación y algas emergentes. La **zona limnética**, agua abierta lejos de la costa que se extiende hasta donde la luz penetra, contiene fitoplancton, zooplancton y peces más grandes. En la oscura **zona profunda** hay poca vida, aparte de los desintegradores bacterianos.
- Los **humedales de agua dulce**, tierras de transición entre ecosistemas de agua dulce y terrestres, suelen estar cubiertos al menos parte del año por aguas poco profundas y tienen suelos y vegetación característicos. Los humedales de agua dulce llevan a cabo muchos valiosos **servicios a los ecosistemas**.
- Un **estuario** es un cuerpo costero de agua, parcialmente rodeado de tierra, con acceso tanto al mar como a un gran abastecimiento de agua dulce de los ríos. La salinidad fluctúa con los ciclos de las mareas, la temporada del año y la precipitación. Los estuarios templados suelen contener **marismas salinos**, mientras que los **manglares** dominan las líneas costeras tropicales.
- Cuatro ambientes marinos importantes son la zona intermareal, el ambiente béntico, la provincia nerítica y la provincia oceánica. La **zona intermareal** es la zona costera entre las mareas baja y alta. Los organismos en la zona intermareal tienen adaptaciones para resistir la acción de las olas y la exposición al aire (marea baja).

- El **ambiente béntico** es el suelo del océano. Las **praderas marinas**, **kelps** y **arrecifes de coral** son comunidades bénticas importantes en aguas marinas poco profundas.
- La **provincia nerítica** es mar abierto desde la costa hasta una profundidad de 200 m. Todos los organismos que viven en esta zona son flotadores o nadadores. El fitoplancton es la base de la red alimentaria en la **zona eufótica**, donde penetra luz suficiente para que la función fotosintética sea posible.
- La **provincia oceánica** es la parte del mar abierto a una profundidad mayor que 200 m. El ambiente uniforme es oscuro, de temperatura fría y alta presión. Los animales habitantes de esta provincia son depredadores o carroñeros que subsisten de la **nieve marina**, detritos que se hunden desde otras partes del océano.

CENGAGENOW™ **Aprenda más sobre la zonificación de los lagos y el océano al hacer clic en las figuras en CengageNOW.**

6 Describir por lo menos un efecto humano sobre cada uno de los ecosistemas acuáticos analizados.

- La contaminación del agua y las presas afectan de manera adversa los ecosistemas de corriente de agua. El incremento de nutrientes, suministrados por actividades humanas, estimulan el crecimiento de algas, lo cual resulta en lagos y estanques enriquecidos. La agricultura, la contaminación y los desarrollos urbanos amenazan los humedales y estuarios. La contaminación, el desarrollo costero, la explotación minera en alta mar y los pozos petroleros, así como la pesca excesiva, amenazan a los ecosistemas marinos.

56.3 *(página 1236)*

7 Definir *ecotono* y describir algunas de sus características.

- Un **ecotono** es la zona de transición donde dos comunidades o biomas se encuentran y superponen. Los ecotonos constituyen una diversidad de hábitats y a menudo están poblados por una mayor variedad de organismos que cualquier ecosistema adyacente.

56.4 *(página 1237)*

8 Definir *biogeografía* y describir brevemente los reinos biogeográficos de Wallace.

- La **biogeografía** es el estudio de la distribución geográfica de plantas y animales, toma en cuenta de dónde provienen las poblaciones, cómo llegaron ahí y cuándo. Cada especie se originó sólo una vez, en su **centro de origen**. A partir de su centro de origen, cada especie se distribuye hasta que una barrera física, ambiental o biológica la detiene. La **zona de distribución** de una especie particular es la porción de la Tierra donde se encuentra.
- Alfred Wallace dividió las zonas terrestres de la Tierra en seis reinos fundamentales: Paleártico, Neártico, Neotropical, Etíope, Oriental y Australiano. Cada reino es biológicamente distintivo porque una cadena montañosa, un desierto, aguas profundas u otras barreras lo separan de los otros.

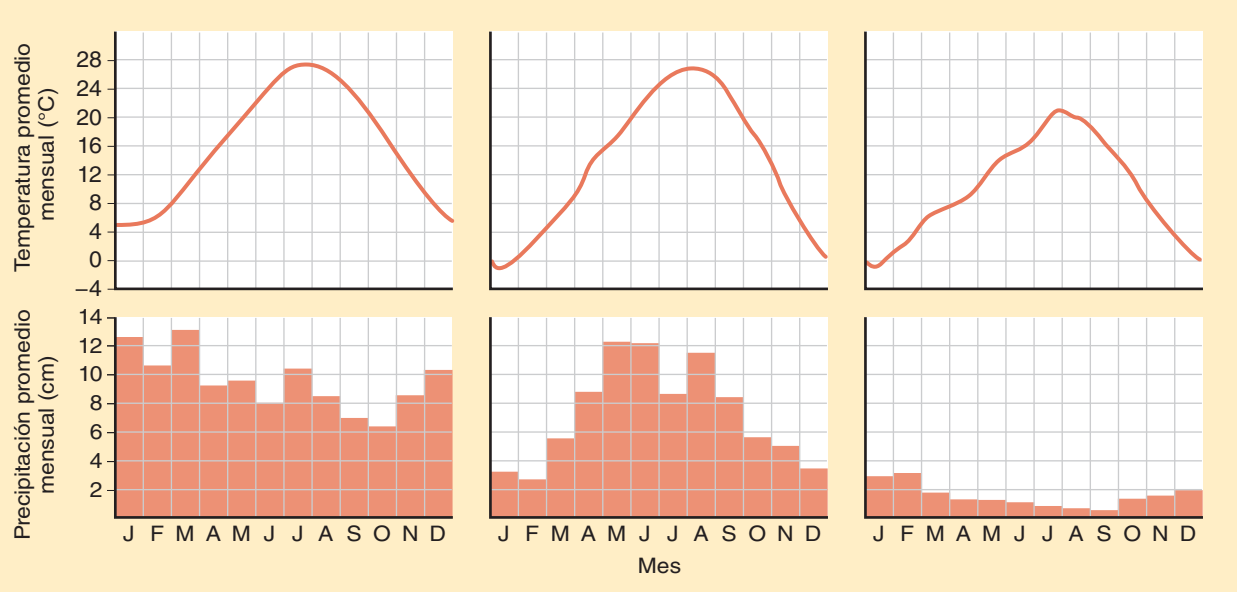
EVALÚE SU COMPRENSIÓN

1. El bioma más al norte, conocido como _____, suele tener poca precipitación, una estación de corto crecimiento y permafrost. (a) chaparral (b) bosque boreal (c) tundra (d) bosque caducifolio norteño (e) sabana
2. Los bosques del noreste y en la costa del Atlántico medio de Estados Unidos, que tienen árboles de madera dura y hojas anchas que pierden su follaje cada año, se denominan (a) bosques caducifolios templados (b) bosques secos tropicales (c) bosques boreales (d) bosques lluviosos templados (e) bosques lluviosos tropicales
3. El suelo más profundo y rico en el mundo existe en (a) el bosque lluvioso templado (b) el bosque lluvioso tropical (c) la sabana (d) el pastizal templado (e) el chaparral
4. Este bioma, con su matorral de arbustos siempre verdes y árboles pequeños, se encuentra en zonas con climas mediterráneos. (a) bosque lluvioso templado (b) bosque lluvioso tropical (c) sabana (d) pastizal templado (e) chaparral
5. Este bioma es una pradera tropical intercalada con árboles bastante espaciados. (a) bosque lluvioso templado (b) bosque lluvioso tropical (c) sabana (d) pastizal templado (e) chaparral
6. Este bioma contiene la mayor riqueza de especies. (a) bosque lluvioso templado (b) bosque lluvioso tropical (c) sabana (d) pastizal templado (e) chaparral
7. Los organismos en ambientes acuáticos se clasifican en tres categorías: _____ de flotación libre, _____ fuertemente nadadores y _____ que habitan en el fondo. (a) necton; bentos; plancton (b) necton; plancton; bentos (c) plancton; bentos; necton (d) plancton; necton; bentos (e) bentos; necton; plancton
8. Los lagos de zonas templadas están estratificados térmicamente, con capas caliente y fría separadas por _____ de transición (a) una región afótica (b) una termoclina (c) una barrera de coral (d) un ecotono (e) una zona litoral
9. La vegetación emergente crece en la zona _____ de lagos de agua dulce. (a) litoral (b) limnética (c) profunda (d) nerítica (e) intermareal
10. El(La) _____ es mar abierto desde la costa hasta una profundidad de 200 m. (a) ambiente béntico (b) zona intermareal (c) provincia nerítica (d) provincia oceánica (e) región afótica
11. La zona de transición donde dos ecosistemas o biomas se encuentran e intercalan se denomina (a) biosfera (b) región afótica (c) termoclina (d) reino biogeográfico (e) ecotono
12. ¿Qué reino biogeográfico ha estado separado de las otras masas de tierra por más de 85 millones de años? (a) Etíope (b) Paleártico (c) Neártico (d) Oriental (e) Australiano

PENSAMIENTO CRÍTICO

1. ¿En qué biomas sería más común la migración? ¿Y la hibernación? ¿Y la estivación? Explique sus respuestas.
2. Plantee una hipótesis para explicar por qué los animales adaptados al desierto suelen ser pequeños. ¿Cómo probaría su hipótesis?
3. ¿Por qué la mayoría de los animales del bosque lluvioso tropical viven en árboles?
4. ¿Qué les pasaría a los organismos en un río con corriente rápida si se construye una presa? ¿Habría alguna diferencia en el hábitat si la presa fuese corriente arriba o corriente abajo de los organismos en cuestión? Explique sus respuestas.
5. **VÍNCULO CON LA EVOLUCIÓN.** Cuando un perro de la pradera de cola negra u otro animal pequeño muere, otros perros de la pradera lo entierran. Establezca una hipótesis para explicar por qué esta conducta puede ser adaptativa. ¿Cómo probaría esta hipótesis?
6. **ANÁLISIS DE DATOS.** Observe la figura 56-1. ¿Cuál es la precipitación anual promedio más baja característica del bosque lluvioso tropical? ¿Y la máxima? ¿Cuál es el intervalo de temperatura promedio en los bosques lluviosos tropicales?
7. **ANÁLISIS DE DATOS.** Observe la figura 56-24. ¿Cuántas de las especies que se tomaron como muestra se encuentran en el suelo no sinuoso? ¿Y en el suelo sinuoso? ¿Y en el ecotono? ¿Qué generalización sobre los ecotonos sostienen estos datos?
8. **ANÁLISIS DE DATOS.** Las gráficas de climas de abajo muestran la temperatura y precipitación promedio para tres diferentes biomas templados en Norteamérica. Identifique el desierto templado, el bosque caducifolio templado y el pastizal templado. Explique sus respuestas.
9. **CIENCIA, TECNOLOGÍA Y SOCIEDAD.** Suponga que usted es un estudiante titulado que trabaja con científicos universitarios sobre los efectos que sufrieron las tortugas marinas por el derrame petrolero de 2010 en el Golfo de México. ¿Qué datos desearía colectar? Al saber que el ciclo de vida de las tortugas incluye desovar en las playas, ¿por qué sería importante involucrar a las comunidades locales en su investigación?

CENGAGENOW™ **Preguntas adicionales están disponibles en CengageNOW en www.cengage.com/login.**



(a) (b) (c)

57 Diversidad biológica y biología de la conservación

Steve Nesbitt/Florida Fish and Wildlife Conservation Commission

Lucky, la grulla blanca (*Grus americana*). Fotografiada con uno de sus padres en Florida.

CONCEPTOS CLAVE

57.1 El evento de extinción en masa actual es único porque nunca antes en la historia de la Tierra la biodiversidad ha estado tan amenazada de extinción en un período tan breve.

57.2 La biología de la conservación es una ciencia multidisciplinaria que estudia los efectos humanos sobre la biodiversidad y elabora soluciones prácticas para afrontarlos.

57.3 A nivel mundial, la eliminación de grandes zonas boscosas para la explotación maderera, agricultura y otros usos está contribuyendo a la pérdida de la diversidad biológica y de valiosos servicios a los ecosistemas.

57.4 Hay fuertes evidencias del cambio climático global, el cual los científicos pronostican que afectará de manera adversa la biodiversidad, la salud humana y la agricultura.

57.5 Aunque la capa de ozono estratosférico se está recuperando lentamente, los efectos dañinos a la biodiversidad y a los humanos continuarán por varias décadas.

La grulla blanca es una magnífica ave norteamericana conocida así debido a su voz fuerte y penetrante. Mide aproximadamente 1.4 m de alto y vive casi 50 años. Durante el siglo xx la población de la grulla disminuyó a sólo 16 en la naturaleza y su zona de reproducción se redujo desde la mayor parte del centro de Norteamérica hasta un solo sitio en Canadá. La cantidad de grullas blancas disminuyó principalmente debido a la pérdida de su hábitat en los humedales, que los humanos rellenaron para tierras de cultivo, desarrollos inmobiliarios y polígonos industriales.

Gracias a los intensos esfuerzos de organizaciones de conservación y dependencias gubernamentales en Canadá y Estados Unidos, la parvada de grullas salvajes aún existe y consta de aproximadamente 387 aves. La población silvestre pasa el verano en Canadá y migra a la costa de Texas para el invierno.

Preocupados porque las malas condiciones climatológicas, las enfermedades o alguna catástrofe natural o humana pudieran borrar esta población silvestre única, en la década de 1990 los biólogos reintrodu-

jeron una segunda población de grullas blancas en la región oriental de Norteamérica. Las grullas criadas en cautiverio son liberadas en la zona central de Florida para establecer esta población, donde reside otra relacionada de grullas de médano con requerimientos de hábitat semejantes.

Una pareja de grullas blancas hizo historia en 2002 cuando se reprodujo con éxito. Un águila mató a una de las crías, pero la otra, llamada Lucky, sobrevivió (vea la fotografía). Lucky es la primera grulla blanca de padres criados en cautiverio y liberados, y la primera en nacer en estas condiciones en la naturaleza en Estados Unidos desde 1939.

Las grullas blancas son un excelente ejemplo de los daños que los humanos infligen a la biodiversidad biológica. También ejemplifican los esfuerzos humanos por preservar la diversidad biológica en vías de desaparición, lo cual es un grave problema. Por ejemplo, según la Unión Internacional para la Conservación de la Naturaleza (IUCN por sus siglas en inglés), que supervisa el estado de la diversidad biológica, hasta un tercio de los mamíferos terrestres está en peligro de extinción.

Se concluye este texto al dirigir la atención a la disminución de la diversidad biológica y la biología de la conservación. También se abordan tres casos ambientales que dañan la diversidad biológica: deforestación, cambio climático y agotamiento de la capa de ozono en la estratosfera.

57.1 LA CRISIS DE LA BIODIVERSIDDAD

OBJETIVOS DE APRENDIZAJE

1. Identificar los distintos niveles de biodiversidad: diversidad genética, riqueza de especies y diversidad del ecosistema.
2. Distinguir entre especies amenazadas, especies en peligro y especies extintas.
3. Analizar por lo menos cuatro causas de la disminución de la diversidad biológica e identificar la más importante.

La especie humana (*Homo sapiens*) ha estado presente en la Tierra aproximadamente por 195,000 años (vea el capítulo 22), que es un lapso breve en comparación con la edad de nuestro planeta, de alrededor de 4600 millones de años. A pesar de su breve paso por la Tierra, el impacto biológico sobre otras especies no tiene parangón. La cantidad de humanos ha aumentado de manera extraordinaria, la población humana alcanzó 7000 millones a mediados de 2011, y se ha ampliado su zona de distribución biológica, ocupando casi todos los hábitats del mundo.

Dondequiera que vaya el ser humano, ha alterado el ambiente y lo ha ajustado a sus necesidades. En unas pocas generaciones ha transformado la faz de la Tierra, impuesto una gran tensión sobre los recursos del planeta y afectado profundamente a otras especies. Como resultado de estos cambios, muchas personas están preocupadas por la **sustentabilidad ambiental**, la capacidad de satisfacer las necesidades humanas actuales sin comprometer la capacidad de las generaciones futuras para satisfacer sus necesidades. El impacto de los humanos sobre el ambiente amerita un estudio especial en biología, no sólo porque nosotros somos humanos, sino porque nuestro impacto sobre el resto de la biosfera es muy amplio.

La **extinción**, la muerte de las especies, ocurre cuando el último miembro de una especie muere. (En al capítulo 20 se presentó el importante concepto de la extinción). Aunque la extinción es un proceso biológico natural, las actividades humanas la han acelerado bastante (**FIGURA 57-1**). La extinción está ocurriendo a una tasa tan alta como 1000 veces la tasa normal de extinción histórica, según el reporte de 2005 de Millenium Ecosystem Assessment. La floreciente población humana se ha visto obligada a distribuirse en casi todas las áreas del planeta. Cada vez que los humanos invaden un área, los hábitats de muchos vegetales y animales son perturbados o destruidos, lo que puede contribuir a su extinción.

La **diversidad biológica**, también denominada **biodiversidad**, es la variación entre organismos (**FIGURA 57-2**). La diversidad biológica incluye mucho más que simplemente la **riqueza de especies**, el número de especies de arqueas, bacterias, protistas, plantas, hongos y animales. La diversidad biológica ocurre en todos los niveles de la organización ecológica, desde poblaciones hasta ecosistemas. Toma en consideración la **diversidad genética**, que es la variedad genética dentro de una especie, tanto entre individuos en una población dada como entre poblaciones separadas geográficamente. (Una especie individual puede tener cientos de poblaciones genéticamente distintas). La diversidad biológica también incluye la **diversidad de ecosistemas**, la variedad de ecosistemas que hay en la Tierra: bosques, praderas, desiertos, lagos, estuarios costeros, arrecifes de coral y otros ecosistemas.

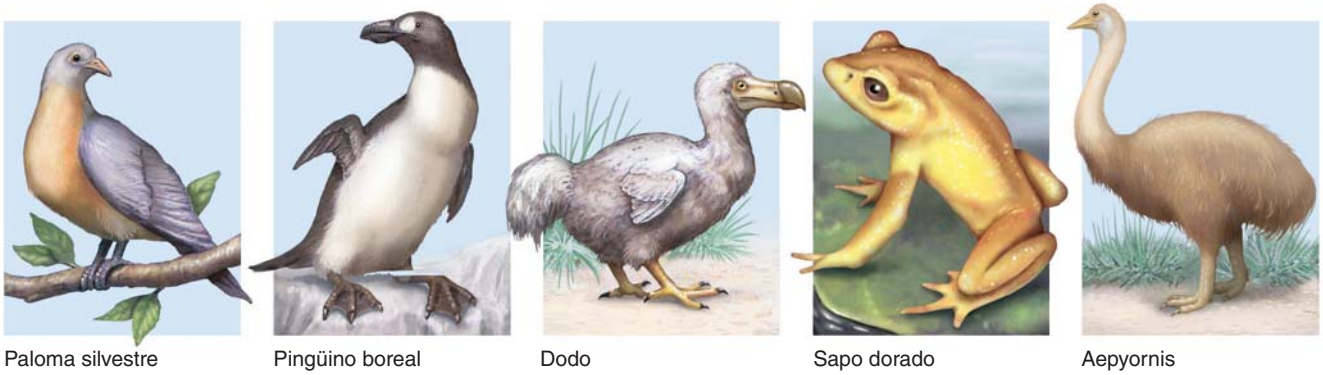
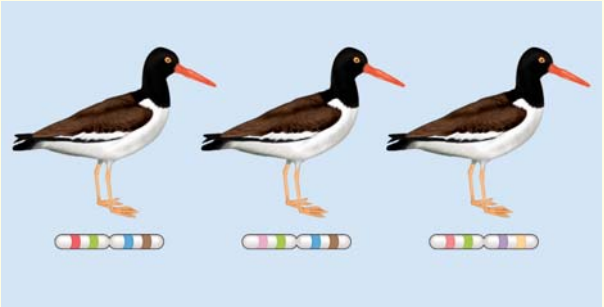


FIGURA 57-1 Extinciones de animales seleccionados
Estos animales se extinguieron en gran medida como resultado de las actividades humanas, como la destrucción de sus hábitats y la caza. (Adaptado de Miller, G. T. y S. E. Spoolman. *Living in the Environment*, 16a. ed. Brooks/Cole, Belmont, CA, 2009).

PUNTO CLAVE **La diversidad genética afecta la capacidad de una población para prosperar. A su vez, esto afecta la riqueza de especies dentro de un ecosistema, lo que termina por ayudar a determinar la diversidad de dicho ecosistema a lo largo de una gran escala espacial.**



La diversidad genética en una población de ostreros

La riqueza de especies en un ecosistema arenoso oriental

Diversidad de un ecosistema en toda una región (océano y costa)

FIGURA 57-2 Niveles de biodiversidad

El único cromosoma sin duplicar debajo de cada ostrero representa la variación genética entre los individuos de una población. A fin de proteger la diversidad biológica, debe ocurrir la conservación de los tres niveles ecológicos.

Los biólogos deben considerar los tres niveles de diversidad biológica (riqueza de especies, diversidad genética y diversidad del ecosistema) cuando abordan el impacto humano sobre la biodiversidad. Por ejemplo, la desaparición de poblaciones (es decir, la disminución de la diversidad genética) indica un aumento en el riesgo de que una especie se extinga (disminución de la riqueza de especies). Los biólogos realizan análisis detallados para cuantificar cuán grande debe ser una población a fin de asegurar la sobrevivencia a largo plazo de una especie. La población más pequeña que tiene una alta probabilidad de permanecer en el futuro se conoce como **población mínima viable** (**PMV**).

La diversidad biológica está disminuyendo en la actualidad a un ritmo sin precedente (consulte *Preguntas acerca de: Disminución de las poblaciones de anfibios*). Por ejemplo, la Lista Roja de Plantas Amenazadas de la IUCN, que se basa en datos recolectados y analizados a lo largo de 20 años, enumera alrededor 34,000 especies de plantas amenazadas de extinción en la actualidad. Debido a que las listas rojas aún no están disponibles para muchos países tropicales, resulta difícil conocer la escala verdadera de la crisis de la biodiversidad.

Los seres humanos podrían haber ingresado al más grande período de extinción en masa en la historia del planeta, aunque la situación actual difiere de períodos previos de extinción en masa en varios aspectos. Primero, su causa es directamente atribuible a actividades humanas. Segundo, está ocurriendo en un período enormemente contraído (apenas unas décadas, en oposición a cientos de miles de años), mucho más rápido que las tasas de especiación (o reemplazo). Algo quizá más serio es que cantidades más grandes de especies vegetales se están extinguiendo actualmente que en extinciones masivas previas. Debido a que los vegetales son la base de las redes alimentarias terrestres, la extinción de animales que dependen de las plantas no está muy lejana. Resulta fundamental determinar la manera en que la pérdida de biodiversidad afecta la estabilidad y el funcionamiento de los ecosistemas, que constituyen el sistema de soporte de la vida.

La definición legal de una **especie en peligro de extinción**, como lo estipula la Ley de Especies en Peligro de Extinción de Estados Unidos, es una especie en peligro inminente de extinción en toda su zona de distribución o en parte importante de ésta. (La **zona de distribución** de una especie es el área donde se encuentra dicha especie). A menos que intervengan los humanos, es probable que una especie en peligro de extinción desaparezca.

Cuando la extinción es menos inminente pero la población de una especie particular es demasiado pequeña, dicha especie se clasifica como amenazada. La definición legal de **especie amenazada de extinción** es: una especie con probabilidad de estar en peligro de extinción en el futuro inmediato, en toda su zona de distribución o en parte importante de ésta.

Las especies en peligro o amenazadas de extinción representan una disminución en la diversidad biológica, porque a medida que su población se reduce, su diversidad genética disminuye en forma severa. Las especies en peligro y amenazadas de extinción están en mayor riesgo de extinción que las especies con mayor variabilidad genética porque la sobrevivencia y la evolución a largo plazo dependen de la diversidad genética (consulte la sección sobre deriva genética en el capítulo 19).

Las especies en peligro de extinción tienen ciertas características en común

Muchas especies en peligro o amenazadas comparten ciertas características que pueden hacerlas más vulnerables a la extinción. Algunas de estas características incluyen tener una zona de distribución extremadamente pequeña (localizada), requerir un gran territorio, vivir en islas, tener poco éxito reproductivo, necesitar áreas de reproducción especializadas y poseer hábitos de alimentación particulares.

Preguntas acerca de

DISMINUCIÓN DE LAS POBLACIONES DE ANFIBIOS

¿Qué está ocurriendo con las poblaciones de anfibios? Desde la década de 1970, muchas de las poblaciones de ranas en el mundo han disminuido o desaparecido. Según la Global Amphibian Assessment de la IUCN, hasta 168 especies de anfibios podrían haber desaparecido desde 1980 y se presume que se han extinguido. Alrededor de la tercera parte de las especies de anfibios está disminuyendo y aproximadamente 500 se extinguirán en los próximos 50 años en caso de no estar en cautiverio.

La disminución no está limitada a zonas con evidente destrucción del hábitat (como el desecado de humedales donde viven las ranas), degradación a causa de contaminantes o explotación excesiva. Algunos lugares remotos y prístinos también presentan notables disminuciones de anfibios. Ningún factor por sí solo parece ser responsable de estas disminuciones. Algunos factores con apoyo científico incluyen contaminantes, enfermedades contagiosas y *cambio climático*.

Los productos químicos agrícolas están implicados en la disminución de anfibios en la Sierra Nevada de California. Las poblaciones de ranas en las laderas orientales están relativamente sanas, pero alrededor de ocho especies están desapareciendo en las laderas occidentales, donde los vientos predominantes acarrean residuos de 15 pesticidas diferentes desde la región agrícola de los Valles Centrales. Los productos químicos agrícolas también están involucrados en la disminución de anfibios en la costa oriental de Maryland y en Ontario, Canadá.

Las enfermedades infecciosas tienen una participación bastante intensa en algunas de las disminuciones. En 1998, un quítrido (hongo) fue relacionado por primera vez con la disminución de anfibios. El cambio climático puede estar exacerbando la muerte de anfibios inducida por el quítrido. A ciertas altitudes y temperaturas, el quítrido ha infectado y matado a 85% de los anfibios.

Deformidades de los anfibios

El descubrimiento de anfibios con deformidades agrega otra capa de complejidad a la crisis de los anfibios (vea la fotografía). Las ranas con patas y dedos adicionales, con los ojos en el hombro o en la espalda, quijadas deformes, falta de patas o sin ojos suelen morir antes de reproducirse. Los depredadores atrapan fácilmente ranas con patas faltantes o adicionales. Los anfibios deformes se han reportado en cuatro continentes y en casi todos los estados de Estados Unidos.

Los biólogos han investigado muchas causas posibles de las deformidades en los anfibios durante su desarrollo y ningún factor individual explica las que se han encontrado en todos los sitios. Varios pesticidas afectan el desarrollo normal de los embriones de ranas. Asimismo, la infección de renacuajos con un trematodo (un platelminto parásito) ocasiona que los adultos que se desarrollan a partir de los renacuajos presenten deformidades en las extremidades. Múltiples estresantes ambientales, como pérdida de hábitat, enfermedades y contaminación, podrían interactuar de manera sinérgica entre sí para provocar deformidades. Por ejemplo, las ranas leopardo del norte, estresadas por la presencia del herbicida atrazina en el agua, tienen mayor probabilidad de ser infectadas por los trematodos.

Frans Lanting/Corbis

Rana deforme. Los contaminantes y los parásitos están implicados en el desarrollo de anormalidades en los anfibios, como esta rana arborícola del Pacífico.

Muchas especies en peligro de extinción tienen una zona de distribución natural pequeña, que las hace particularmente propensas a la extinción si su hábitat es alterado. Por ejemplo, el lirio mariposa tiburón no se encuentra en ningún sitio de la naturaleza salvo cerca de una colina única próxima a San Francisco. El desarrollo de esa colina seguramente ocasionó la extinción de esta especie.

Las especies que requieren territorios extremadamente grandes pueden estar amenazadas de extinción cuando todo su territorio o parte de él es modificado por la actividad humana. Por ejemplo, el cóndor de California es un ave que vive de carroña y requiere cientos de kilómetros cuadrados de territorio sin perturbar para encontrar comida adecuada. Este cóndor está recuperándose lentamente del borde de la extinción. De 1987 a 1992, sólo existía en parques zoológicos y no se encontraba en la naturaleza. En 1991 comenzó un programa para reintroducir en la naturaleza cóndores de California criados en zoológicos. En la actualidad, hay aproximadamente 327 cóndores, de los cuales más de la mitad viven en el medio silvestre de California y zonas adyacentes de México y Arizona. La historia del cóndor no es un éxito total porque los cóndores aún deben convertirse en una población autosuficiente que reemplace su cantidad sin ser criados en cautiverio.

Muchas especies **endémicas** insulares están en peligro de extinción. (*Endémico* significa que no se encuentran en ninguna otra parte del mundo). Estas especies a menudo tienen poblaciones pequeñas que no pueden ser reemplazadas por inmigración si su población disminuye. Debido a que evolucionaron aisladas de competidores, depredadores y organismos portadores de enfermedades, las especies insulares presentan pocas defensas cuando estos organismos son introducidos, usualmente por humanos. No es sorprendente que de las 171 especies de aves que se han extinguido en los siglos pasados, 155 vivían en islas.

Para que una especie sobreviva, sus miembros deben estar presentes dentro de su zona de distribución en cantidades suficientes para que los machos se apareen con las hembras. La población mínima viable que asegura el éxito reproductivo varía de un tipo de organismo a otro. Para todas las especies, cuando el tamaño de la población desciende por debajo de la población mínima viable, pasa por una declinación y empieza a ser susceptible de extinción.

Las especies en peligro de extinción a menudo tienen bajas tasas de reproducción. La ballena azul hembra produce una sola cría al año, mientras que no más de 60% de las rosas del pantano, una especie en peligro de extinción de una pequeña planta que da flores, las produce en un año determinado (**FIGURA 57-3**). Algunas especies en peligro de extinción se reproducen sólo en zonas especiales; por ejemplo, la tortuga marina verde sólo desova en unas pocas playas.

Jeffrey Lepore/Photo Researchers, Inc.

FIGURA 57-3 La rosa del pantano, una especie en peligro de extinción

La rosa del pantano (*Helonias bullata*) vive en zonas pantanosas en el este de Estados Unidos. Fotografiada en el Parque Estatal Killens Pond, en Delaware.

PUNTO CLAVE **Debido a que las causas directas e indirectas interactúan de maneras complicadas, resulta más eficaz tratar con la disminución de la diversidad biológica desde la perspectiva de la biología de sistemas.**

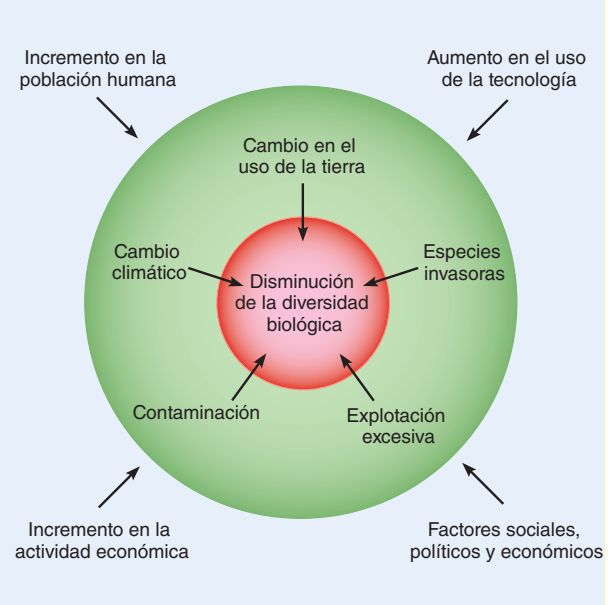


FIGURA 57-4 Causas de la disminución de la diversidad biológica

Las causas indirectas (*azul*) interactúan entre sí y amplifican mutuamente sus efectos y los de las causas indirectas (*verde*).

Los hábitats de alimentación altamente especializados ponen en peligro a una especie. En la naturaleza, el panda gigante se alimenta sólo de bambú. De manera periódica, todas las plantas de bambú en una zona florecen y mueren juntas; cuando esto ocurre, la población de pandas afronta escasez de alimentos. Como muchas otras especies en peligro de extinción, los osos panda también están en riesgo porque sus hábitats han sido fragmentados y hay pocos hábitats intactos donde pueden sobrevivir. Los 1600 pandas gigantes salvajes de China viven en 24 hábitats aislados que representan una pequeña fracción de su zona de distribución histórica.

Las actividades humanas contribuyen a la disminución de la diversidad biológica

Las especies se ponen en peligro y se extinguen por varias razones, incluyendo la destrucción o modificación de sus hábitats (es decir, el cambio en el uso de la tierra) y la producción de contaminantes, incluidos los gases de efecto invernadero que ocasionan el cambio climático. Los humanos también trastornan el delicado equilibrio de los organismos en una zona al introducir especies invasoras. La explotación excesiva, como la sobrepesca es también un factor. La **FIGURA 57-4** muestra la interacción entre estas causas directas de disminución de la diversidad biológica y factores humanos indirectos como el incremento de la población humana.

Para salvar especies, es necesario proteger sus hábitats

La mayoría de las especies que hoy afrontan la extinción están amenazadas por la destrucción, fragmentación o degradación de sus hábitats naturales. La construcción de carreteras, estacionamientos, puentes y edificios; la tala de bosques para incrementar cosechas o criar animales domésticos; y la deforestación para producir madera cobran su cuota sobre los hábitats naturales. El desecado de marismas convierte los hábitats acuáticos en terrestres, mientras que la construcción de presas y canales inunda hábitats terrestres (**FIGURA 57-5**). Debido a que la mayoría de los organismos requieren un tipo particular de hábitat, la destrucción de éste reduce su zona de distribución biológica y su capacidad de sobrevivencia.

Los humanos a menudo dejan pequeños parches aislados de paisaje natural que las carreteras, las cercas, los campos y las construcciones rodean por completo. En términos ecológicos, una *isla* se refiere no sólo a cualquier masa de tierra rodeada por agua sino también a cualquier hábitat aislado rodeado por una extensión de territorio inadecuado. En consecuencia, un parche pequeño de bosque rodeado por terreno agrícola y suburbano se considera una isla.

La **fragmentación del hábitat**, la ruptura de grandes zonas de hábitat en pequeños segmentos aislados (es decir, islas), es una amenaza primordial para la sobrevivencia a largo plazo de muchas poblaciones y especies (**FIGURA 57-6**). Las especies del paisaje "desarrollado" circundante pueden entrometerse en el hábitat aislado (el *efecto de borde*, analizado en el capítulo 54), mientras que especies raras de zonas de distribución amplias que requieren un gran parche de hábitat sin perturbar podrían desaparecer juntas. La fragmentación del hábitat alienta la dispersión de *especies invasoras*, organismos patógenos y otras especies dañinas, y hacen difícil la migración de los organismos. En términos generales, los fragmentos de hábitat sólo soportan una fracción de las especies encontradas en el ambiente original sin modificar. Sin embargo,

Frans Lanting

FIGURA 57-5 ***Animada*** **Destrucción de hábitat**
Esta pequeña isla está en el canal de Panamá. Alguna vez fue la cima de una colina en un bosque que fue inundado cuando se construyó el canal.

queda mucho por aprender sobre la manera precisa en que la fragmentación del hábitat afecta poblaciones, especies y ecosistemas específicos.

Las actividades humanas que producen lluvia ácida y otras formas de contaminación modifican de manera indirecta los hábitats que aún están sin perturbar y en su estado natural. La lluvia ácida ha contribuido a la disminución de grandes zonas boscosas y a la muerte biológica de muchos lagos de agua dulce; por ejemplo, en las montañas Adirondack y en Nueva Escocia. Otros tipos de contaminantes, como productos químicos industriales y agrícolas, contaminantes orgánicos de las aguas residuales, desechos ácidos de filtraciones de minas y contaminación térmica de las aguas residuales calientes producidas por las plantas industriales, también afectan de manera adversa a los organismos.

Para salvar las especies nativas, es necesario controlar las intromisiones de especies invasoras

La **contaminación biótica**, la introducción de especies extrañas en una zona donde no son nativas, a menudo trastorna el equilibrio entre los organismos que viven en esa zona e interfiere con el funcionamiento normal de los ecosistemas. A diferencia de otras formas de contaminación, que es posible limpiar, la contaminación biótica suele ser permanente. Las especies extrañas pueden cazar especies nativas o competir con ellas por comida o hábitat. Si las especies extrañas ocasionan daño económico o ambiental, se denominan **especies invasoras**. Por lo general, un competidor o depredador extraño daña a los organismos locales más que los competidores o depredadores nativos. La mayoría de las especies invasoras carecen de agentes naturales (como parásitos, depredadores y competidores) que en otro caso los controlarían. Asimismo, sin una historia evolutiva compartida, la mayoría de las especies nativas suelen estar menos equipadas para afrontar a las especies invasoras. Aunque las especies extrañas algunas veces se dispersan en nuevas zonas por sí mismas, los humanos suelen ser los responsables de estas intromisiones, ya sea con conocimiento de causa o en forma accidental.

Una de las mayores amenazas biológicas en Norteamérica es el mejillón cebra, nativo del mar Caspio. Probablemente fue introducido por un barco extranjero que descargó lastre en los Grandes Lagos en 1985 o 1986. Desde entonces, el pequeño mejillón de agua dulce, que se agrupa en densidades extraordinarias, se ha acumulado en los cascos de botes, muelles, boyas, sistemas de toma de agua y, lo más dañino de todo, sobre las conchas de almejas y mejillones nativos. El voraz apetito del mejillón cebra por algas, fitoplancton y zooplancton también está recortando el abastecimiento de comida de peces, mejillones y almejas nativos, amenazando su sobrevivencia. El mejillón cebra se encuentra actualmente a lo largo de todo el río Mississippi y sus afluentes. Según la Guardia Costera de Estados Unidos, este país gasta aproximadamente 5 mil millones de dólares cada año para controlar la dispersión del mejillón cebra y para reparar los daños ocasionados, como las tuberías obstruidas (**FIGURA 57-7**).

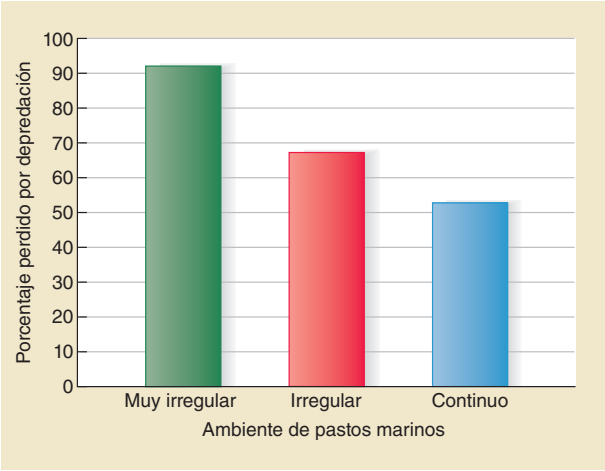
Las islas son particularmente sensibles a la introducción de especies invasoras. En Hawai, la introducción de ovejas ha puesto en peligro al árbol mamane (porque las ovejas se lo comen) y a una especie de mielero, un ave endémica que depende del árbol para alimentarse. Las

EXPERIMENTO CLAVE

PREGUNTA: ¿Cómo afecta la fragmentación del hábitat la depredación de vieiras jóvenes en el ambiente marino?

HIPÓTESIS: La depredación de vieiras jóvenes es mayor en áreas irregulares de pastos marinos que en prados con pastos marinos sin perturbar.

EXPERIMENTO: Las tasas de depredación de vieiras jóvenes fueron medidas a lo largo de un período de 4 semanas en tres ambientes de pastos marinos: continuo, irregular y muy irregular.



RESULTADOS Y CONCLUSIÓN: La tasa de depredación más baja (52%) ocurrió en el prado de pastos marinos continuo y la más alta (92%) ocurrió en el ambiente muy irregular. Las zonas irregulares (fragmentadas) dieron a los depredadores un mejor acceso a las vieiras. Fue más difícil para los depredadores entrometerse desde las áreas circundantes hacia el prado de pastos marinos continuo.

Fuente: Irlandi, E. A., W. G. Ambrose y B. A. Orando. "Landscape Ecology and the Marine Environment: How Spatial Configuration of Seagrass Habitat Influences Growth and Survival of the Bay Scallop". *Oikos*, vol. 72, 1995.

FIGURA 57-6 Efectos de la fragmentación del hábitat en un ambiente marino poco profundo

Illinois Department of Natural Resources

FIGURA 57-7 Mejillones cebra obstruyen un tubo

Los mejillones cebra (*Dreissena polymorpha*) del tamaño de un pulgar han ocasionado miles de millones de dólares en daños, además de desplazar a las almejas y mejillones nativos.

Jany Sauvanet/NHPA

FIGURA 57-8 Captura comercial ilegal

Estas guacamayas jacinto (*Anodorhynchus hyacinthus*) fueron incautadas en la Guyana Francesa en Sudamérica como parte del tráfico ilegal de animales ahí. La población de estas guacamayas ha disminuido bastante en Sudamérica.

plantas de Hawai evolucionaron en ausencia de mamíferos herbívoros, por lo que carecen de defensas contra ovejas, cerdos, cabras y venados introducidos.

Otras actividades humanas afectan la biodiversidad de manera directa o indirecta

Algunas veces las especies se ponen en peligro o se han extinguido como resultado de esfuerzos deliberados por erradicar o controlar su población, a menudo porque depredan animales de caza o ganado. En el pasado, rancheros, cazadores y agencias gubernamentales diezmaron las poblaciones de grandes depredadores como lobos, pumas y osos grises. Algunos animales son muertos porque sus estilos de vida causan problemas a los humanos. El perico de Carolina, una hermosa ave verde, roja y amarilla, endémico del sureste de Estados Unidos se extinguió en 1920, exterminado por los granjeros porque se alimentaba de los frutos de sus árboles.

La caza no controlada o excesiva ha provocado la extinción de ciertas especies en el pasado, aunque ahora está estrictamente controlada en la mayoría de los países. La paloma silvestre estadounidense era una de las aves más comunes en Norteamérica a principios de la década de 1800, pero un siglo de caza excesiva dio por resultado su extinción a principios del siglo XX.

La caza comercial ilegal, o *caza furtiva*, pone en peligro a animales más grandes como tigre, guepardo y leopardo de la nieve, cuyas hermosas pieles son muy valiosas. Los rinocerontes son cazados debido a sus cuernos (usados como mangos de dagas ceremoniales en Oriente Medio y para propósitos medicinales en la medicina asiática). Los osos son cazados por sus garras (que son utilizados por los doctores asiáticos para tratar dolencias que van de la indigestión a las hemorroides). Pero la carne de animales silvestres; por ejemplo, carne de primates raros, elefantes, osos hormigueros, se vende a restaurantes urbanos. Aunque la ley protege a estos animales, la demanda de sus productos en el mercado negro ha promovido la caza ilegal, en particular en países empobrecidos, donde una venta de productos de contrabando puede mantener a una familia durante varios meses.

La **explotación comercial** es la recolección de organismos vivos de la naturaleza. La mayoría de los organismos capturados terminan en zoológicos, acuarios, laboratorios de investigación científica, circos y tiendas de mascotas. Por ejemplo, varios millones de aves son explotadas comercialmente cada año para el mercado de mascotas, pero muchas mueren en el tránsito y muchos más perecen a causa del tratamiento inadecuado en los hogares de sus propietarios. Por lo menos 40 especies de pericos están actualmente amenazados o en peligro de extinción, en parte debido a la explotación comercial. Aunque es ilegal capturar animales amenazados, existe un mercado negro en auge, principalmente debido a que los coleccionistas en Estados Unidos, Europa y Japón pagan sumas extremadamente altas por aves tropicales raras (**FIGURA 57-8**).

La explotación comercial también constituye una amenaza para los vegetales. Muchas plantas raras o únicas han sido explotadas de manera tan intensa de la naturaleza que ahora están clasificadas como en peligro de extinción. Algunas son plantas carnívoras, bulbos de plantas silvestres, cactus y orquídeas. Por el contrario, el uso comercial cuidadosamente supervisado y regulado de recursos vegetales y animales constituye un incentivo económico para asegurar que no desaparezcan.

Repaso

- ¿Cuáles son los tres niveles de diversidad biológica?
- ¿Qué organismo tiene la mayor probabilidad de extinguirse, una especie amenazada o una especie en peligro? Explique su respuesta.
- ¿De qué manera contribuye la fragmentación del hábitat a la disminución de la diversidad biológica?
- ¿Cómo contribuyen las especies invasoras a la crisis de la biodiversidad?

57.2 BIOLOGÍA DE LA CONSERVACIÓN

OBJETIVOS DE APRENDIZAJE

4 Definir *biología de la conservación* y comparar las medidas de conservación in situ y ex situ.

5 Describir los beneficios y las deficiencias de la Ley de Especies en Peligro de Extinción de Estados Unidos y de la Convención sobre Comercio Internacional de Especies de Fauna y Flora Silvestres en Peligro.

La **biología de la conservación** es el estudio científico de cómo los humanos afectan a los organismos y del desarrollo de mecanismos para proteger la diversidad biológica. Los biólogos de la conservación desarrollan modelos, diseñan experimentos y hacen trabajo de campo para responder una amplia gama de preguntas. Por ejemplo, ¿cuáles son los procesos que influyen en la disminución de la diversidad biológica? ¿Cómo proteger y restituir las poblaciones de especies en peligro de extinción? Si se deben preservar ecosistemas y paisajes completos, ¿cuáles son los más importantes por rescatar?

Los biólogos de la conservación han determinado que una sola área grande de hábitats capaz de sostener varias poblaciones es más eficaz en salvaguardar una especie en peligro de extinción que varios hábitats fragmentados, cada uno capaz de sostener una sola población. Asimismo, una gran zona de hábitats suele soportar mayor riqueza de especies que varios hábitats fragmentados.

La conservación es más exitosa cuando las zonas de hábitat de una especie dada están muy cercanas, en lugar de estar alejadas entre sí. Si una zona de hábitat está aislada de otras zonas, los individuos pueden no dispersarse de manera eficaz de un hábitat a otro. Debido a que la presencia de humanos afecta de manera adversa a muchas especies, las zonas de hábitat que carecen de caminos o son inaccesibles para los humanos son mejores que las zonas accesibles para éstos.

Según los biólogos de la conservación, es más eficaz y, en última instancia, más económico preservar ecosistemas intactos en los que viven muchas especies que intentar preservar especies individuales. Los biólogos de la conservación suelen considerar de mayor prioridad la preservación de zonas con mayor diversidad biológica.

La biología de la conservación incluye dos métodos para resolver problemas que salvan a los organismos de la extinción: la conservación in situ y la conservación ex situ. La **conservación in situ**, que incluye el establecimiento de parques y reservas, se centra en la preservación de la diversidad biológica en la naturaleza. Una gran prioridad de la conservación in situ es identificar y proteger sitios que alojan una gran cantidad de diversidad. Sin embargo, con las crecientes demandas de tierra, la conservación in situ no puede preservar todos los tipos de diversidad biológica. Algunas veces, sólo la conservación ex situ puede salvar a una especie.

La **conservación ex situ** conserva especies individuales en instalaciones controladas por humanos. La crianza de especies en cautiverio en zoológicos y el almacenamiento de semillas de cultivos vegetales genéticamente diversos son ejemplos de la conservación ex situ.

La conservación in situ es la mejor manera de preservar la diversidad biológica

La protección de los hábitats de animales y vegetales; es decir, la conservación y gestión de ecosistemas como un todo, es la mejor manera de proteger la diversidad biológica. Muchas naciones han dispuesto zonas como hábitats de la vida silvestre. Estos ecosistemas naturales son la mejor estrategia para la protección y la preservación a largo plazo de la diversidad biológica. En la actualidad, más de 100,000 parques nacionales, santuarios marinos, refugios para la vida salvaje, bosques y otras zonas están protegidos en todo el mundo. Estos sitios abarcan un área total casi tan grande como Canadá. Sin embargo, muchas zonas protegidas tienen usos múltiples que algunas veces entran en conflicto con el objetivo de preservar especies. Por ejemplo, los parques nacionales satisfacen necesidades recreativas, mientras los bosques nacionales son usados para tala, pastoreo y extracción de minerales. Los derechos minerales de muchos refugios de la vida silvestre son propiedad privada, y petróleo, gas y otros desarrollos minerales han aparecido en algunos de estos refugios.

Las zonas protegidas no siempre son eficaces en la preservación de la diversidad biológica, en particular en países en desarrollo donde la diversidad biológica es máxima, porque hay pocos recursos económicos o experiencia para gestionarlas. Otro inconveniente de las zonas protegidas mundiales es que muchas están en áreas montañosas, tundra y los desiertos más secos con poca población, sitios que a menudo tienen escenarios espectaculares pero relativamente pocos tipos de especies. En realidad, estas zonas tan remotas a menudo son designadas como reservas porque son inadecuadas para el desarrollo comercial.

Por el contrario, los ecosistemas donde la diversidad biológica es máxima a menudo reciben poca atención. Las zonas protegidas son necesarias con urgencia en bosques tropicales lluviosos, los pastizales tropicales y las sabanas de Brasil y Australia, y en los bosques secos que están ampliamente dispersos en el mundo. Los organismos del desierto están desprotegidos en el Norte de África y en Argentina, y las especies de muchas islas y cuencas fluviales templadas también necesitan protección.

Muchas de estas zonas desprotegidas forman parte de lo que algunos biólogos han identificado como los 25 **puntos críticos de la biodiversidad** en el mundo (**FIGURA 57-9**). Los puntos críticos constituyen en conjunto 1.4% de la tierra del planeta, pero contienen tanto como 44% de todas las especies vegetales vasculares, 29% de las especies de aves endémicas, 27% de las especies endémicas de mamíferos, 38% de las especies endémicas de reptiles y 53% de las especies endémicas de anfibios. Casi 20% de la población mundial humana vive en los puntos críticos. Quince de los 25 puntos críticos son tropicales y 9 son, en su mayoría o únicamente, islas. Los 25 puntos críticos son arbitrarios de alguna manera, ya que se identifican puntos críticos adicionales cuando se aplican criterios diferentes.

No todos los biólogos de la conservación coinciden en que los limitados recursos para la conservación se dediquen a la protección de puntos críticos de la biodiversidad, porque al hacerlo se ignoran los muchos **servicios a los ecosistemas** proporcionados por ecosistemas enteros que desaparecen con rapidez debido a la destrucción del hábitat. Por ejemplo, los vastos bosques boreales en Canadá y Rusia son de importancia crítica para el funcionamiento idóneo de los ciclos globales del carbono y del nitrógeno. Estos bosques están siendo talados a un ritmo sin precedente. Sin embargo, las organizaciones de conservación no los reconocen como puntos críticos. La ecología del paisaje contempla una perspectiva más amplia de la conservación de los ecosistemas.

La ecología del paisaje considera tipos de ecosistemas a escala regional

La subdisciplina de la ecología que estudia las relaciones en un **paisaje** heterogéneo que consta de múltiples ecosistemas que interactúan se conoce como **ecología del paisaje**. Cada vez más, los biólogos están enfocando sus esfuerzos en preservar la biodiversidad en los paisajes. Pero, ¿cuál es el tamaño mínimo de un ecosistema-paisaje necesario para preservar las poblaciones y distribuciones de las especies?

PUNTO CLAVE Ciertas zonas del mundo, puntos críticos para la biodiversidad, son de importancia crítica porque contienen un número desproporcionado de las especies endémicas del mundo.

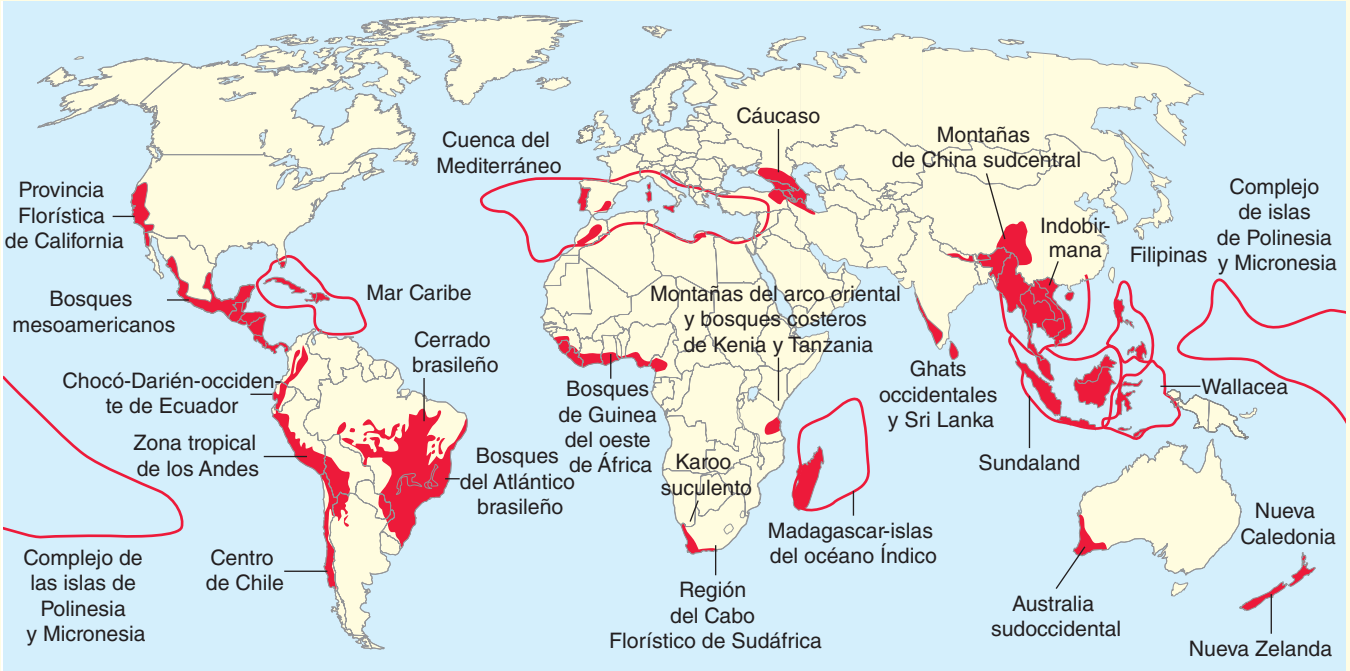


FIGURA 57-9 *Animada* **Puntos críticos de la biodiversidad**
Estos puntos críticos, ricos en especies endémicas, están bajo presión a causa de la cantidad de humanos que viven en ellos. (Datos de Conservation International).

R. O. Bierregaard

FIGURA 57-10 **Selva amazónica en Ecuador.**
Primer plano de la carretera que ha facilitado la llegada de colonos que han talado parte de la selva, manteniendo la selva tropical primaria más allá del río, en el fondo.

Un estudio a largo plazo que aborda esta cuestión en bosques tropicales lluviosos es el Biological Dynamics of Forest Fragment Project (antes conocido como Minimum Critical Size of Ecosystem Project), en el que se están estudiando una serie de fragmentos de bosque lluvioso del Amazonas cuyo tamaño varía de 1 a 100 hectáreas (**FIGURA 57-10**). Los datos preliminares de este estudio, que empezó en 1979, indican que los fragmentos más pequeños de bosque no mantienen su integridad ecológica. Por ejemplo, grandes árboles cercanos a los bordes del bosque a menudo mueren o son dañados debido a la exposición al viento, la desecación (debido a la exposición lateral del fragmento del bosque a la luz solar) y la invasión de lianas leñosas parásitas. Además, los biólogos han documentado que varias especies adaptadas al interior del bosque no prosperan en los fragmentos más pequeños y terminan por morir, mientras que las especies adaptadas a los límites del bosque invaden los fragmentos más pequeños y prosperan.

Por desgracia, la colonización por parte de los humanos y otras actividades están comenzando a amenazar el Biological Dynamics of Forest Fragment Project mismo. La agricultura está ampliándose en la zona, los bosques próximos están siendo quemados, y la tala y la caza están aumentando. En caso de que la expansión humana llegue al sitio de investigación, los beneficios potenciales que podrían obtenerse de la comprensión de los efectos de la fragmentación del bosque se habrán perdido.

Corredores de hábitat. Para remediar la amplia fragmentación del hábitat y su pérdida de biodiversidad concomitante, los biólogos de la conservación han propuesto la vinculación de fragmentos aislados con **corredores de hábitat**, bandas de hábitat que unen parches de hábitat aislados. Estos corredores permiten que la vida salvaje se desplace para

que se alimenten, apareen y vuelvan a colonizar hábitats una vez que hayan ocurrido extinciones locales. La investigación también ha demostrado que los fragmentos de hábitat vinculados por corredores de hábitat retienen más especies vegetales nativas que los fragmentos aislados.

Los corredores de hábitat varían desde una escala local (como un paso a desnivel que permite que la vida salvaje cruce un camino de manera segura) hasta una escala de paisaje que une reservas separadas (**FIGURA 57-11**). El ancho mínimo para corredores a escala de paisaje varía en función del tamaño de las zonas de distribución que habitan las diversas especies. Por ejemplo, para unir dos reservas y proteger a los lobos en Minnesota, el corredor debe medir por lo menos 12 kilómetros de ancho, mientras que el ancho mínimo del corredor para los linces en Carolina del Sur debe medir 2.5 km.

La meta de la ecología de la restauración es rescatar hábitats destruidos o dañados

Aunque la preservación de hábitats es parte importante de la biología de la conservación, las realidades del mundo, que incluyen el hecho de que el apetito de tierra por parte de los humanos sigue creciendo, dictan una variedad de otras medidas de conservación. Algunas veces los científicos reclaman terrenos sin perturbar y los transforman en zonas con una gran biodiversidad biológica. La **ecología de la restauración**, en la cual los principios de la ecología se usan para transformar un ambiente degradado en uno más funcional y sustentable, forma parte importante de la conservación in situ.

Desde 1934, el Jardín Botánico de la Universidad de Wisconsin-Madison ha llevado a cabo uno de los ejemplos más famosos de restauración ecológica (**FIGURA 57-12**). Varias comunidades naturales diferentes han sido desarrolladas con cuidado en terrenos agrícolas dañados. Estas comunidades incluyen praderas de pastos altos, una pradera xérica (seca) y varios tipos de bosques de pino y arce nativos de Wisconsin.

La restauración de terrenos perturbados no sólo crea hábitats biológicos, sino que también conlleva beneficios adicionales, como la regeneración del suelo que ha sido dañado por la agricultura o la minería. Algunas desventajas de la ecología de la restauración incluyen el tiempo y los gastos necesarios para rescatar una zona. A pesar de ello, la ecología de la restauración es un aspecto importante de la biología de la conservación, ya que se considera que la restauración reducirá las extinciones.

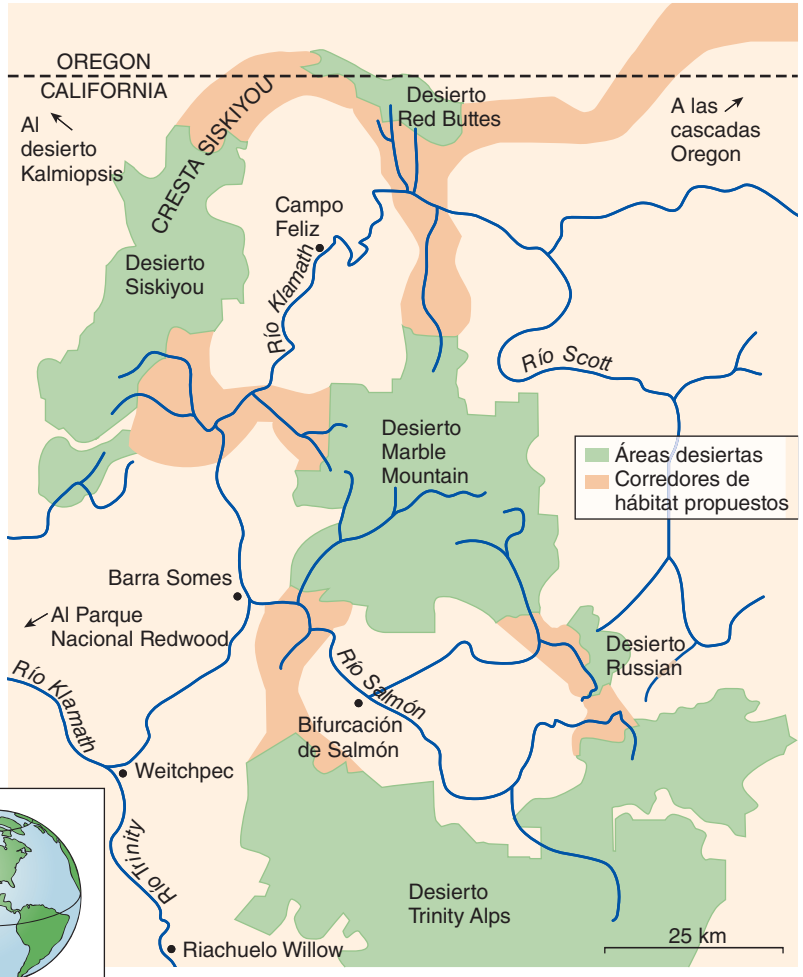


FIGURA 57-11 Corredores de hábitat propuestos
En el norte de California y el sur de Oregon ya se han establecido cinco áreas silvestres. Éstas preservarían de manera más eficaz la biodiversidad si estuviesen unidas por corredores de hábitat para formar una sola unidad de conservación a escala de paisaje. Hasta la fecha, el Servicio Forestal de Estados Unidos no ha adoptado esta propuesta de corredores. (*Las flechas indican la dirección de otras áreas silvestres vecinas*). (Tomado de Pace, F. "The Klamath Corridors: Preserving Biodiversity in the Klamath National Forest", en *Landscape Linkages and Biodiversity*, editado por W. E. Hudson, pp. 105-116, Island Press, Washington, D. C., 1991. Reproducido con autorización de Island Press).

La conservación ex situ intenta salvar especies que están al borde de la extinción

Zoológicos, acuarios y jardines botánicos a menudo tratan de salvar algunas especies en peligro de extinción. Se recolectan huevos de la naturaleza, o los pocos animales que quedan son capturados y criados en zoológicos y otras instalaciones de investigación.

Técnicas especiales, como la inseminación artificial y la maternidad sustituta, incrementan el número de descendientes. En la **inseminación artificial**, se recolecta esperma de un macho idóneo de una especie rara, que se usa para inseminar a una hembra, que quizá se encuentra en un zoológico en otra ciudad e incluso en otro país. En la **maternidad subrogada o sustituta**, una hembra de una especie rara es tratada con medicamentos para la fertilidad, que la hacen producir múltiples óvulos. Algunos de éstos se reúnen, fertilizan con esperma y se implantan quirúrgicamente en hembras de una especie relacionada pero menos rara, que más tarde dan a luz a descendencia de la especie rara (vea *Preguntas acerca de: Nuevos orígenes*, en el capítulo 50). Actualmente hay planes en desarrollo para clonar especies en peligro de extinción, como el panda gigante, que no se reproduce bien en cautiverio. Otra técnica implica parches de hormonas, que están siendo desarrollados para estimular la reproducción en aves amenazadas; el parche se coloca bajo el ala del ave hembra.

En los programas de crianza en cautiverio han ocurrido algunos sucesos notables, en los que grandes cantidades suficientemente grandes de especies han sido producidas a fin de reestablecer pequeñas poblaciones en la naturaleza. Por ejemplo, los esfuerzos de conservación permitieron que el águila calva volviera de manera extraordinaria a los 48 estados meridionales de Estados Unidos y, en 2007, el Fish and Wildlife

Cortesía de la University of Wisconsin–Madison Arboretum

(a) La restauración de la pradera por el Jardín Botánico de la Universidad de Wisconsin-Madison empezó en 1935. Las personas están cavando hoyos para plantar césped de la pradera.

Cortesía de Virginia Kline

(b) La pradera como se ve hoy. Esta fotografía fue tomada casi en el mismo sitio que la fotografía de 1935.

FIGURA 57-12 **Restauración de tierras dañadas**

Service (FWS) de Estados Unidos retiró al águila calva de la lista de especies en peligro de extinción.

El intento por salvar especies que están al borde de la extinción suele ser costoso; por tanto, sólo una pequeña proporción de las especies en peligro puede ser rescatada. Además, los zoológicos, acuarios y jardines botánicos no cuentan con el espacio para salvar a todas las especies en peligro de extinción. Esto significa que los biólogos de la conservación deben establecer prioridades en cuanto a qué especies tratar de salvar. Los zoológicos se han enfocado tradicionalmente en animales grandes y carismáticos, como pandas, águilas calvas y grullas blancas, ya que el público está más interesado en ellos. Estos esfuerzos de conservación ignoran a millones de especies ecológicamente importantes. Sin embargo, los zoológicos, acuarios y jardines botánicos realizan algo bastante útil, porque educan al público sobre el valor de la biodiversidad. Resulta evidente que controlar en primer lugar el desenfrenado desarrollo humano, de modo que las especies no estén en peligro de extinción, es una forma eficaz de proteger y mantener el hábitat natural.

La Ley de Especies en Peligro de Extinción proporciona algo de protección legal para especies y hábitats

En 1973, en Estados Unidos se aprobó la *Ley de Especies en Peligro de Extinción (ESA)*, que autorizó al FWS para proteger a especies en peligro y amenazadas de extinción en Estados Unidos y en el extranjero. Ahora, muchos otros países cuentan con una legislación semejante. El FWS conduce un estudio detallado de una especie para determinar si debe incluirse como en peligro o amenazada de extinción (**TABLA 57-1**). La ESA proporciona protección legal a las especies incluidas, de modo que su peligro de extinción se ha reducido. Por ejemplo, el acta establece que es ilegal vender o comprar cualquier producto elaborado a partir de una especie en peligro o amenazada de extinción.

La ESA requiere que los oficiales del FWS elijan hábitats críticos y diseñen un plan de recuperación para cada una de las especies enumeradas. El plan de recuperación incluye una estimación del tamaño de la población actual, un análisis de los factores que contribuyeron a este peligro y una lista de las actividades que pueden ayudar a la recuperación de la especie.

La Ley de Especies en Peligro de Extinción está considerada como una de las piezas más fuertes de la legislación ambiental en Estados Unidos, en parte porque las especies se designan en peligro o amenazadas de extinción totalmente con base en argumentos biológicos. Actualmente, las consideraciones económicas no pueden influir en la designación de especies en peligro o amenazadas de extinción. Los biólogos suelen coincidir en que como resultado de la aprobación de la ESA en 1973, se han extinguido menos especies de las que se habría esperado en caso de que la ley jamás hubiera sido aprobada.

La ESA es también una de las piezas más controvertidas de la legislación ambiental. Por ejemplo, la ESA no proporciona ninguna compensación a los poseedores de propiedades privadas que sufren pérdidas económicas porque no pueden desarrollar sus terrenos en caso de que en ellas habiten especies en peligro o amenazadas de extinción. La ESA también ha interferido con algunos proyectos de desarrollo subsidiados por el gobierno federal.

En la actualidad se requieren, en promedio, alrededor de 17 años para que una especie candidata cuya población disminuye sea incluida en la lista de especies en peligro o amenazadas de extinción. Este atraso se debe tanto al alto costo de evaluar cada especie como a los fondos limitados asignados al FWS para realizar estos estudios. Mientras tanto, 27 especies en la "lista de candidatos" de la ESA se han extinguido desde 1973 sin haber sido clasificadas jamás como en peligro o amenazadas de extinción, con lo que hubieran tenido algo de protección.

La ESA está más orientada a salvar unas cuantas especies populares en peligro de extinción que a rescatar el mucho mayor número de especies menos populares que realizan valiosos servicios a los ecosistemas. Aproximadamente un tercio de los fondos anuales para la ESA se utiliza para ayudar a apenas 10 especies. Sin embargo, son los organismos menos glamorosos, como plantas, hongos, bacterias e insectos, los que desempeñan los papeles centrales en los ecosistemas y contribuyen más a su funcionamiento. Por ejemplo, las bacterias y los hongos proveen el crítico e importante servicio al ecosistema de descomponer la materia orgánica muerta en sustancias simples (CO_2, agua y minerales) que después son recicladas por plantas y otros autótrofos.

A los biólogos de la conservación les agradaría ver que la ESA se reforzara de modo que fuese posible gestionar ecosistemas completos y mantener una diversidad biológica completa en lugar de intentar salvar especies en peligro de extinción como entes aislados. Este enfoque ofrecería protección colectiva a muchas especies que están desapareciendo, en lugar de a sólo unas pocas.

TABLA 57-1 Organismos enumerados como especies en peligro o amenazadas de extinción en Estados Unidos, 2008

Tipo de organismo	Número de especies en peligro de extinción	Número de especies amenazadas de extinción
Mamíferos	69	12
Aves	75	14
Reptiles	13	24
Anfibios	13	10
Peces	74	65
Caracoles	64	11
Almejas	62	8
Crustáceos	19	3
Insectos	47	10
Arácnidos	12	0
Plantas que dan flores	570	143
Coníferas y cícadas	2	1
Helechos y otras plantas	24	2

Fuente: Fish and Wildlife Service de Estados Unidos

Los acuerdos internacionales proporcionan algo de protección a especies y hábitats

La *Convención sobre Comercio Internacional de Especies de Fauna y Flora Silvestres en Peligro* (*CITES*) es un tratado internacional que entró en vigor en 1975. Elaborado originalmente para proteger animales y plantas en peligro de extinción considerados valiosos en el gran comercio lucrativo internacional de la vida salvaje, la CITES prohíbe cazar, capturar y vender especies en peligro de extinción y regula el comercio de organismos enlistados como potencialmente amenazados. Por desgracia, la aplicación de este tratado varía de un país a otro, e inclusive donde existe la prohibición, las penalizaciones no son muy severas. Como resultado, el comercio ilegal de especies raras y comercialmente valiosas continúa.

Las metas de la CITES a menudo despiertan controversias sobre temas tales como a quién pertenece en realidad la vida silvestre y si la preocupación por la conservación mundial prevalece sobre los intereses de competencia local. A menudo estos conflictos resaltan las diferencias socioeconómicas entre los consumidores adinerados de productos protegidos por la CITES y la gente de bajos recursos que comercia los organismos en peligro de extinción.

Otro tratado internacional, el *Convenio sobre la Diversidad Biológica,* requiere que cada nación signataria haga un inventario de su propia biodiversidad y desarrolle una **estrategia nacional de conservación**, un plan detallado para gestionar y preservar la diversidad biológica de ese país específico.

Repaso

- ¿Qué es la biología de la conservación?
- La ecología del paisaje y la biología de la conservación, ¿son ejemplos de conservación in situ o ex situ?
- ¿Qué tipo de medida de conservación, in situ o ex situ, ayuda al mayor número de especies? ¿Por qué?
- ¿Por qué es tan controvertida la Ley de Especies en Peligro de Extinción de Estados Unidos?

57.3 DEFORESTACIÓN

OBJETIVOS DE APRENDIZAJE

6 Analizar los servicios que los bosques prestan a los ecosistemas y describir las consecuencias de la deforestación.

7 Dar por lo menos tres razones de por qué los bosques (tropicales lluviosos y boreales) están desapareciendo actualmente.

El problema más grave al que se están enfrentando los bosques del planeta y su diversidad biológica es la **deforestación**, que es la tala temporal o permanente de grandes extensiones boscosas para fines agrícolas u otros usos (**FIGURA 57-13**). Según la Organización de las Naciones Unidas para la Agricultura y la Alimentación (FAO por sus siglas en inglés), que proporciona estadísticas mundiales sobre la cubierta forestal, los bosques están reduciéndose en aproximadamente 9 millones de hectáreas cada año.

Cuando los bosques son destruidos, dejan de contribuir con valiosos servicios a los ecosistemas para el ambiente o para las personas que dependen de ellos. La deforestación incrementa la erosión del suelo y disminuye así su fertilidad. La erosión del suelo ocasiona un aumento en la sedimentación de vías hídricas, lo que daña a los ecosistemas acuáticos corriente abajo al reducir la penetración de luz, cubrir organismos acuáticos y llenar los cursos de agua. La erosión no controlada del suelo, en particular en pendientes pronunciadas deforestadas, provoca aludes de lodo que ponen en peligro la vida y las propiedades de los humanos y reducen la producción de energía hidroeléctrica porque el cieno se acumula detrás de las presas. En zonas más secas, la deforestación puede llevar a la formación de desiertos.

La deforestación contribuye a la pérdida de la diversidad biológica. Muchas especies tienen zonas de distribución limitadas dentro de un bosque, en particular en el trópico, de modo que son especialmente vulnerables a la destrucción o modificación del hábitat. Las especies migratorias, como aves y mariposas, también sufren por la deforestación tropical.

Al capturar y absorber la precipitación, los bosques en las laderas y montañas ayudan a proteger de inundaciones a las tierras bajas. Cuando un bosque es talado, la cuenca no puede absorber y retener el agua tam-

Gary Braasch/Getty Images

FIGURA 57-13 ***Animada*** Deforestación

Vista aérea de zonas taladas en el Bosque Nacional Gifford Pinchot en el suroeste del estado de Washington. Las líneas son caminos construidos a expensas de los contribuyentes fiscales para sacar la madera.

bién, y la cantidad superficial total de escurrimientos hacia ríos y corrientes se incrementa. Esto no sólo provoca erosión del suelo, también pone en riesgo extremo de inundación a las tierras bajas.

La deforestación puede afectar cambios climáticos regionales y mundiales. Los árboles que transpiran liberan cantidades importantes de humedad hacia el aire. Esta humedad regresa a la superficie en el ciclo hidrológico. Cuando un gran bosque es destruido, puede disminuir la precipitación pluvial y las sequías pueden volverse comunes en esa región. Algunos estudios sugieren que el clima local se ha vuelto más seco en partes de Brasil donde han sido quemadas extensiones del bosque lluvioso. Las temperaturas también pueden subir ligeramente en una zona deforestada porque hay menos enfriamiento por evaporación de los árboles.

La deforestación puede incrementar la temperatura global al liberar hacia la atmósfera el carbono almacenado en los árboles en la forma de bióxido de carbono, lo cual permite que el aire retenga el calor. El carbono en los bosques es liberado de inmediato si los árboles son quemados o más lentamente cuando las partes sin quemar se descomponen. Si los árboles son cortados y los troncos son retirados, aproximadamente la mitad del carbono del bosque permanece como materia muerta (ramas grandes y pequeñas, raíces y hojas) que se descomponen, liberando bióxido de carbono. Cuando un bosque de árboles viejos es talado, pueden requerirse 200 años para que el bosque sustituto acumule la cantidad original de carbono que estaba almacenada en el bosque original.

tamientos humanos (**FIGURA 57-14**). Algunas veces, las condiciones económicas alientan la deforestación. El campesino que transforma más bosques en pastos puede mantener un rebaño más grande de ganado, lo que es una buena defensa contra la inflación.

Si se toma en cuenta que la deforestación tropical es un problema complejo, tal vez tres agentes sean las causas más inmediatas de la deforestación en los bosques tropicales lluviosos: subsistencia de la agricultura, tala comercial y cría de ganado. Otras razones de la destrucción de los bosques tropicales incluyen el desarrollo de energía hidroeléctrica, que inunda grandes zonas boscosas; la minería, en particular cuando las fundiciones de mineral queman carbón producido a partir de los árboles del bosque lluvioso; y agricultura al estilo de plantación, con cultivos como cítricos y plátanos.

La **agricultura de subsistencia**, en la que una familia produce suficiente comida para alimentarse, explica tal vez 60% de la deforestación tropical. En muchos países en desarrollo donde hay bosques tropicales, la mayoría de la gente no es propietaria de la tierra donde vive y trabaja. La mayoría de los agricultores de subsistencia no tienen a dónde ir, excepto el bosque, que talan para cultivar alimentos. Las reformas agrarias en Brasil, Madagascar, México, las Filipinas, Tailandia y muchos otros países harían que la tierra, propiedad de pocos en la actualidad, estuviese disponible para todos, aliviando así la presión de los agricultores de subsistencia sobre los bosques tropicales. Este escenario es poco probable

¿Por qué están desapareciendo los bosques tropicales?

La mayoría de los bosques tropicales lluviosos sin perturbar que quedan, en las cuencas de los ríos Amazonas y Congo de Sudamérica y África, están siendo talados y quemados a un ritmo sin precedente en la historia humana. Los bosques tropicales húmedos también están siendo destruidos a un ritmo extremadamente rápido en el sur de Asia, Indonesia, América Central y Filipinas.

Varios estudios muestran una fuerte correlación estadística entre el crecimiento de la población y la deforestación. Más gente requiere más comida, por lo que talan bosques para la expansión agrícola. Sin embargo, la deforestación tropical no puede atribuirse simplemente a presiones de la población. Las causas principales de la deforestación varían de un sitio a otro, y una variedad de factores económicos, sociales y gubernamentales interactúan para provocarla. Algunas veces, las políticas gubernamentales promueven incentivos que favorecen la eliminación de los bosques. Por ejemplo, a fines de la década de 1950, el gobierno brasileño construyó la autopista Belem-Brasilia, que pasa por la cuenca del Amazonas y abrió la frontera amazónica para asen-

NRSC/Photo Researchers, Inc.

FIGURA 57-14 Asentamientos humanos en un bosque lluvioso tropical en Brasil
Esta fotografía por satélite muestra numerosos caminos más pequeños que se extienden perpendicularmente a partir de los caminos principales. A medida que la gente se asienta a lo largo de los caminos, talan cada vez más bosque (*verde oscuro*) para sus terrenos de cultivo y pastizales (*café y rosado*).

porque los ricos terratenientes tienen más influencia económica y política que los campesinos empobrecidos.

Los agricultores de subsistencia a menudo siguen los caminos de acceso de los talamontes hasta que encuentran un sitio idóneo para establecerse. Primero cortan los árboles y los dejan secarse; luego queman la zona y siembran inmediatamente después de la quema. Este hecho se conoce como **agricultura de roza y quema**. Los rendimientos de las primeras cosechas suelen ser bastante altos porque los nutrientes que estaban en los árboles están ahora en el suelo. Sin embargo, la productividad del suelo disminuye rápidamente, de modo que las cosechas subsecuentes son pobres. En unos cuantos años el agricultor debe desplazarse a un nuevo sitio del bosque y repetir el proceso. Los ganaderos a menudo reclaman la tierra abandonada para transformarla en pastizales, porque la tierra que ya no es suficientemente fértil para la agricultura aún puede ser útil para la ganadería.

La agricultura de roza y quema a pequeña escala, con períodos de 20 a 100 años entre ciclos, es sustentable. El bosque vuelve a crecer con rapidez al cabo de unos años de agricultura. Pero cuando millones de personas tratan de tener una forma de vida de este modo, no se deja que la tierra permanezca sin cultivar el tiempo suficiente para que se recupere. A nivel mundial, por lo menos 200 millones de agricultores de subsistencia viven de la agricultura de roza y quema, y el número sigue aumentando. Para agravar el problema, en la actualidad hay sólo aproximadamente la mitad del bosque que había disponible hace 50 años.

Alrededor de 20% de la deforestación tropical es resultado de la tala comercial y grandes extensiones de bosques tropicales húmedos, en especial en el sureste de Asia, son taladas para exportación. La mayoría de los países tropicales permiten que la tala comercial avance mucho más rápido de lo que es sustentable porque les proporciona ingresos que son bastante necesarios. En el análisis final, la deforestación tropical sin control no contribuye al desarrollo económico; en lugar de ello, reduce o destruye el valor de un recurso natural importante.

Aproximadamente 12% de la destrucción del bosque tropical lluvioso se lleva a cabo para contar con grandes terrenos para la ganadería. La ganadería es particularmente importante en América Central. Mucha de la carne producida en estos ranchos, que a menudo son propiedad de compañías extranjeras, es exportada a cadenas restauranteras en Norteamérica y Europa. Una vez que los bosques han sido talados, el ganado pasta ahí hasta por 20 años, tiempo en el cual se agota la fertilidad del suelo. Cuando esto ocurre, plantas arbustivas, o *sabana arbustiva*, ocupan el terreno.

¿Por qué están desapareciendo los bosques boreales?

Los bosques tropicales lluviosos no son los únicos que están en peligro de deforestación. La tala extensiva de ciertos bosques boreales comenzó a fines de la década de 1980 y continúa en el presente. Los árboles coníferos siempre verdes como pinos, abetos, cedros y pinabete dominan estos bosques norteños de Alaska, Canadá, Escandinavia y el norte de Rusia.

Los bosques boreales, cosechados primordialmente por tala rasa, en la actualidad son la fuente más importante de madera y fibra de madera industrial en el mundo. Alrededor de 1 millón de hectáreas de bosques de Canadá son talados cada año y la mayoría de los bosques canadienses son tenencias de madereras. (Las *tenencias* son tratados entre las provincias y las compañías que otorgan a estas últimas el derecho de cortar madera). Canadá es el mayor exportador de madera en el mundo y la mayoría de sus productos forestales son exportados a Estados Unidos. Con base en las cuotas de cosecha actuales, la actividad maderera en Canadá no es sustentable. Grandes regiones de bosques boreales en Rusia también son taladas, aunque no se dispone de estimaciones exactas. Los bosques boreales de Alaska también están en peligro porque el gobierno de Estados Unidos puede incrementar en el futuro la tala en tierras públicas.

Repaso

- Mencione tres servicios al ecosistema proporcionados por los bosques.
- Mencione dos razones para la deforestación en los bosques lluviosos tropicales. ¿Cuál es la principal razón de la deforestación de los bosques boreales?

57.4 CAMBIO CLIMÁTICO

OBJETIVOS DE APRENDIZAJE

8 Mencionar por lo menos tres gases de efecto invernadero y explicar cómo contribuyen al cambio climático.

9 Describir cómo el cambio climático puede afectar el nivel del mar, los patrones de precipitación, los organismos (incluyendo los humanos) y la producción de alimentos.

La temperatura promedio de la Tierra se basa en mediciones diarias de varios miles de estaciones meteorológicas en tierra distribuidas en todo el mundo, así como en datos obtenidos por globos meteorológicos, satélites en órbita, naves transoceánicas y cientos de boyas en la superficie del mar con sensores de temperatura. *Los datos indican que desde 1990 han ocurrido los 14 años más calientes desde mediados del siglo XIX.* La década de 1990 fue la más caliente del siglo XX y a principios de la década de 2000 continuó la tendencia de calentamiento (**FIGURA 57-15**). Debido a que el clima está cambiando tan rápido, impone estrés a muchos organismos vivos y podría terminar por disminuir la diversidad biológica.

Los científicos de todo el mundo han estudiado el **cambio climático** durante varias décadas. A medida que se ha acumulado la evidencia, los más aptos para abordar el problema han alcanzado el firme consenso de que en el siglo XXI se experimentará un cambio climático importante

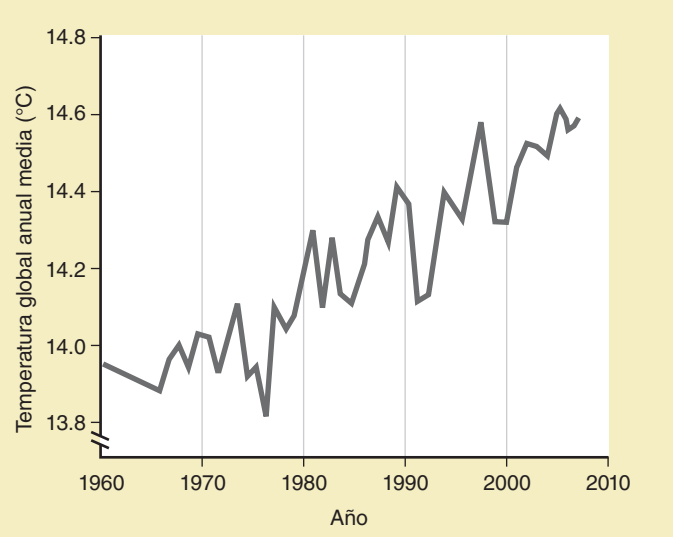


FIGURA 57-15 Temperatura media anual en el mundo, de 1960 a 2007

Los datos se presentan como temperaturas superficiales (°C) para 1960, 1965 y cada año subsecuente. Las mediciones, que fluctúan naturalmente, muestran con claridad la tendencia al calentamiento de las últimas décadas. (Surface Air Temperature Analysis, Goddard Institute for Space Studies, NASA).

y que las actividades humanas serán responsables de la mayor parte de este cambio.

En respuesta al creciente acuerdo científico sobre el cambio climático y su causa humana, los gobiernos del mundo organizaron el Panel Intergubernamental sobre Cambio Climático (IPCC por sus siglas en inglés) de la ONU en 1988. Este Panel revisa toda la literatura publicada sobre el cambio climático global, especialmente artículos publicados durante los cinco años previos, y resume el estado de conocimiento e incertidumbre actual. Los impactos observados y proyectados del cambio climático en cada reporte del IPCC han empeorado de manera progresiva. El Cuarto Informe de Evaluación del IPCC de 2007 concluyó que los contaminantes del aire producidos por los humanos han ocasionado la mayor parte del cambio climático observado durante los pasados 50 años. El reporte del IPCC proyecta un aumento de 0.2 °C en la temperatura promedio mundial en cada una de las dos décadas siguientes.

Para el año 2100, dependiendo de cuánto sea posible controlar la emisión de gases de efecto invernadero, las temperaturas podrían subir de 1.8 a 4.0 °C. Así, la Tierra puede volverse más caliente durante el siglo XXI de lo que ha estado por varios millones de años.

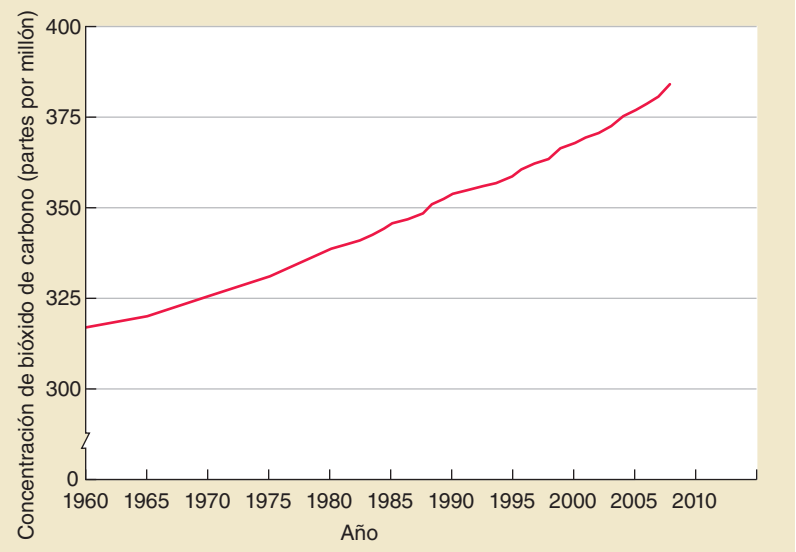


FIGURA 57-16 ***Animada*** **Bióxido de carbono en la atmósfera, de 1960 a 2008**

Observe el incremento constante en la concentración de bióxido de carbono en la atmósfera. Las mediciones se toman en el Observatorio de Mauna Loa, Hawai, lejos de zonas urbanas donde fábricas, plantas generadoras de electricidad y vehículos motorizados emiten bióxido de carbono. (Scripps Institution of Oceanography, Universidad de California, La Jolla, California).

Los gases de efecto invernadero provocan el cambio climático

El bióxido de carbono (CO_2) y otros gases traza, entre ellos metano (CH_4), ozono superficial (O_3), óxido nitroso (N_2O) y clorofluorocarbonos (CFC), están acumulándose en la atmósfera como resultado de las actividades humanas (**TABLA 57-2**). La concentración de CO_2 atmosférico ha aumentado desde aproximadamente 288 partes por millón (ppm) hace alrededor de 250 años (antes de que comenzara la Revolución Industrial) hasta 384 ppm en 2008 (**FIGURA 57-16**). La quema de combustibles fósiles que contienen carbono (carbón, petróleo y gas natural) explica casi tres cuartas partes de las emisiones de bióxido de carbono a la atmósfera hechas por humanos. La conversión del terreno, como cuando los bosques son talados o quemados, también libera bióxido de carbono. (La quema libera bióxido de carbono hacia la atmósfera; además, debido a que los árboles eliminan de manera natural el bióxido de carbono de la atmósfera durante la fotosíntesis, la eliminación de éstos impide este proceso). Los niveles de los otros gases traza asociados con el cambio climático también están subiendo.

TABLA 57-2 Cambios en gases de efecto invernadero seleccionados, desde la época preindustrial hasta el presente

Gas	Concentración preindustrial estimada	Concentración actual
Bióxido de carbono	288 ppm*	384 ppm
Metano	848 ppmm†	1851 ppmm
Óxido nítrico	285 ppmm	321 ppmm
Ozono troposférico	25 ppmm	34 ppmm
CFC-12	0 ppb‡	541 ppb
CFC-11	0 ppb	247 ppb

Nota: el valor preindustrial es para los siglos XVII y XVIII.

Fuente: Carbon Dioxide Information Analysis Center, Environmental Sciences Division, Oak Ridge National Laboratory.

*ppm = partes por millón.

†ppmm = partes por mil millones.

‡ppb = partes por billón.

El cambio climático ocurre porque estos gases absorben radiación infrarroja; es decir, calor, en la atmósfera. Esta absorción aminora el flujo natural de calor hacia el espacio, calentando la atmósfera inferior. Algo del calor de la atmósfera inferior se traspasa al océano y también eleva su temperatura. Esta retención de calor en la atmósfera es un fenómeno natural que ha hecho que la Tierra sea habitable para sus millones de especies. Sin embargo, a medida que las actividades humanas aumentan la concentración atmosférica de estos gases, la atmósfera y el océano siguen calentándose, por lo que la temperatura mundial total sube.

Debido a que el bióxido de carbono y otros gases atrapan la radiación solar de manera semejante a como un vidrio lo hace en un invernadero, la captura natural de calor en la atmósfera se denomina **efecto invernadero**, y los gases que absorben radiación infrarroja se denominan **gases de efecto invernadero**. Este calentamiento natural de la atmósfera evita que la Tierra se convierta en un planeta congelado. Sin embargo, el calentamiento adicional producido cuando los niveles aumentados de gases producidos por actividades humanas absorben radiación infrarroja adicional, lo cual se denomina **efecto invernadero intensificado**, tiene implicaciones potencialmente catastróficas (**FIGURA 57-17**).

Aunque las tasas actuales de quema de combustibles fósiles y deforestación son elevadas, haciendo que el nivel de bióxido de carbono en la atmósfera suba de manera notoria, los científicos consideran que la tendencia al calentamiento es menor de lo que podría indicar el incremento del nivel de bióxido de carbono. La razón es que el agua requiere más calor para subir su temperatura que los gases en la atmósfera. (Recuerde el alto calor específico del agua analizado en el capítulo 2). Como resultado, el océano requiere más tiempo para calentarse que la atmósfera. La mayoría de los científicos del clima piensan que el calentamiento será más pronunciado en la segunda mitad del siglo XXI que en la primera.

PUNTO CLAVE Los gases de efecto invernadero en la atmósfera están ocasionando un efecto invernadero intensificado.

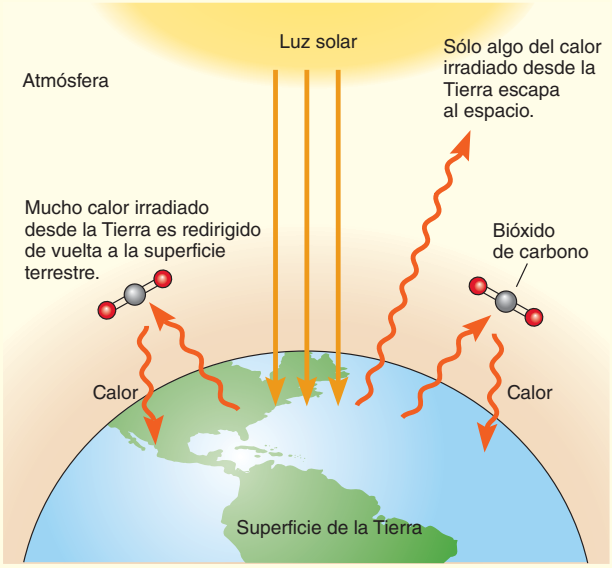


FIGURA 57-17 ***Animada*** **Efecto invernadero intensificado**

La acumulación de bióxido de carbono y otros gases de efecto invernadero en la atmósfera absorbe algo de la radiación infrarroja (calor) y la redirige de vuelta a la superficie de la Tierra. Como resultado, la atmósfera, la tierra y el océano están calentándose.

¿Cuáles son los efectos probables del cambio climático?

A continuación se considerarán algunos de los efectos probables del cambio climático, entre ellos: cambios en el nivel del mar y en el patrón de precipitación; efectos sobre la diversidad biológica, incluyendo a los humanos; y efectos sobre la agricultura. Estos cambios perdurarán por siglos porque muchos gases de efecto invernadero permanecen en la atmósfera por cientos de años. Además, incluso después de que las concentraciones de los gases de efecto invernadero se hayan estabilizado, los científicos consideran que la temperatura media de la superficie del planeta continuará subiendo porque el mar se ajusta al cambio climático con base en una escala temporal retrasada.

Con el cambio climático, el nivel del mar promedio en el mundo está subiendo

A medida que la temperatura global de la Tierra sube en apenas unos cuantos grados, podría haber un deshielo importante de los glaciares y las capas polares. Además del aumento en el nivel del mar ocasionado por el retroceso de los glaciares y el deshielo de la capa polar, dicho nivel subirá debido a la dilatación térmica del mar caliente. El agua, como otras sustancias, se dilata cuando se calienta.

El IPCC estima que el nivel del mar subirá de 18 a 59 cm para 2100 y observa que incluso podría ser mayor. Un aumento así inundaría zonas costeras bajas, como partes de Luisiana y el sur de Florida. Las zonas costeras que no están inundadas tienen mayor probabilidad de sufrir erosión y otros daños a causa de eventos climatológicos más frecuentes e intensos, como huracanes. Algunos de los países en mayor peligro son Bangladesh, Egipto, Vietnam, Mozambique y muchas naciones insulares como las Maldivas.

Con el cambio climático cambiarán los patrones de precipitación

Simulaciones por computadora de cambios climatológicos a medida que ocurra el calentamiento climático indican que los patrones de precipitación serán alterados, provocando que algunas zonas, como las partes continentales interiores, padezcan sequías más a menudo. Al mismo tiempo, tormentas y lluvias de nieve podrían provocar inundaciones más frecuentes en otras zonas. Los cambios en los patrones de precipitación podrían afectar la disponibilidad y calidad del agua dulce en muchos sitios. Zonas áridas o semiáridas, como la región de Sahel, justo al sur del Sahara, podría sufrir la escasez de agua más grave a medida que el clima se caliente. Más cerca de casa, los hidrólogos pronostican escasez de agua en el oeste estadunidense porque temperaturas invernales más cálidas ocasionarán más precipitación de lluvia que de nieve; la nieve que se derrite constituye actualmente 70% de los flujos de corrientes en el oeste estadunidense durante los meses de verano.

La frecuencia e intensidad de las tormentas sobre aguas superficiales cálidas también podría aumentar. Los científicos de la National Oceanic and Atmospheric Administration desarrollaron un modelo por computadora que examina cómo el cambio climático puede afectar a los huracanes. Cuando el modelo fue ejecutado con una temperatura superficial del mar de 2.2 °C más caliente que hoy, resultaron huracanes más intensos. (La cuestión de si los huracanes ocurrirán con *mayor frecuencia* en un clima más cálido permanece sin responder). Se esperan cambios en la frecuencia e intensidad de las tormentas porque a medida que la atmósfera se calienta, más agua se evapora, lo que a su vez libera más energía hacia la atmósfera. (Recuerde el análisis del calor de vaporización del agua en el capítulo 2). Esta energía genera tormentas más intensas.

Con el cambio climático, las zonas de distribución de los organismos están cambiando

Docenas de estudios informan acerca de los efectos del cambio climático sobre los organismos, desde las épocas de floración en los vegetales hasta las épocas de reproducción en aves. Por ejemplo, los investigadores han determinado que las poblaciones de zooplancton en la corriente de California han disminuido 80% desde 1951, aparentemente debido a que la corriente se ha calentado ligeramente. (La corriente de California fluye desde Oregon hacia el sur a lo largo de la costa de California). La disminución del zooplancton ha afectado la red alimentaria de todo el ecosistema, y también han disminuido las poblaciones de aves marinas y peces que se alimentan de plancton.

Las temperaturas más cálidas en la Antártida, durante los pasados 50 años la temperatura media anual en la península Antártica ha subido 2.6 °C, han contribuido al fracaso reproductivo de los pingüinos Adélie. Las aves normalmente desovan en afloramientos rocosos sin nieve, pero las temperaturas más cálidas han provocado más nevadas (recuerde que el aire caliente retiene más humedad), que se funden cuando las aves incuban sus huevos. La nieve derretida forma estanques fríos de aguanieve que matan los embriones de las crías en desarrollo.

Los biólogos suelen estar de acuerdo en que el cambio climático afectará gravemente a los vegetales, que no pueden migrar tan rápido como los animales cuando cambian las condiciones ambientales. (La velocidad de la dispersión de semillas tiene limitaciones definidas). Durante los cambios climáticos pasados, como durante el retroceso glacial que ocurrió hace aproximadamente 12,000 años, el límite superior de dispersión para especies arbóreas era probablemente de 200 km por siglo. Si la Tierra se calienta tanto durante el siglo XXI como indican las

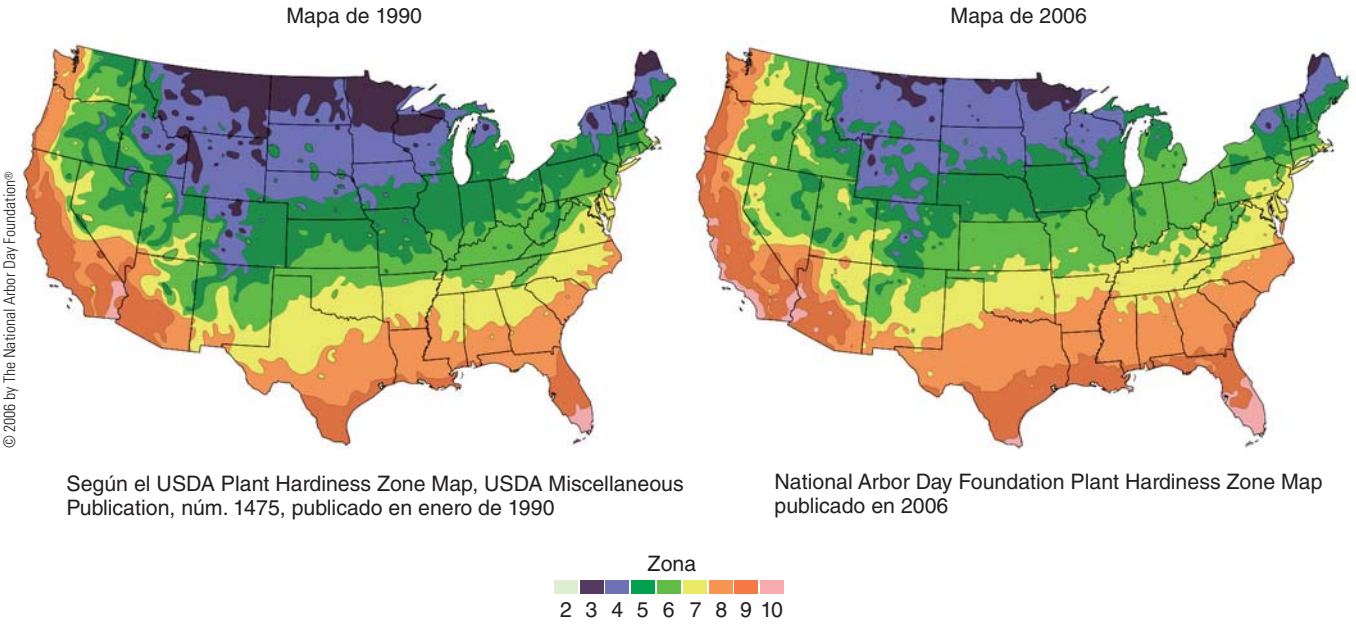


FIGURA 57-18 Zonas de resistencia de las plantas en Estados Unidos, de 1990 a 2006
Las zonas de resistencia de las plantas fueron desarrolladas para granjeros y jardineros a fin de ayudarles a identificar cuáles plantas son más adecuadas para sus lugares de residencia. En 2006 fue necesario volver a definir las zonas como resultado del cambio climático. (Cortesía de la USDA and National Arbor Day Foundation).

proyecciones, las zonas de distribución de algunas especies arbóreas templadas podrían desplazarse hacia el norte hasta 480 km.

El Departamento de Agricultura de Estados Unidos reporta zonas de resistencia con base en las temperaturas bajas promedio en una zona. Las zonas de resistencia, que indican cuáles plantas estarán bien bajo determinados rangos de temperatura en diferentes sitios en el país, se han desplazado considerablemente durante las pasadas dos décadas (**FIGURA 57-18**).

Cada especie reacciona de manera diferente a los cambios de temperatura. En respuesta al cambio climático, es probable que algunas especies se extingan, en particular aquellas con requerimientos de temperatura estrechos, las confinadas a pequeñas reservas o parques y las que viven en ecosistemas frágiles. Otras especies podrían sobrevivir en poblaciones y zonas de distribución bastante reducidas. Los ecosistemas considerados como los más vulnerables a la pérdida de especies a corto plazo son los mares polares, los arrecifes de coral y los atolones, las praderas pantanosas, los humedales costeros, la tundra, los bosques boreales, los bosques tropicales y las montañas, en especial la tundra alpina.

En respuesta al cambio climático, algunas especies podrían dispersarse hacia nuevos ambientes o adaptarse a las condiciones cambiantes en su hábitat actual. El cambio climático podría no afectar a ciertas especies, mientras que otras podrían surgir como ganadoras, en poblaciones y zonas de distribución bastante amplificadas. Las especies consideradas con mayor probabilidad de prosperar incluyen malezas, plagas y organismos portadores de enfermedades, todos los cuales son en general ya comunes en muchos ambientes diferentes.

El cambio climático tendrá un efecto más pronunciado sobre la salud humana en países en desarrollo

Se están acumulando datos que relacionan el cambio climático con problemas en la salud humana. Desde 1950, Estados Unidos ha experimentado un incremento en la frecuencia de eventos de estrés térmico extremo, que son días exageradamente calientes y húmedos durante los meses del verano. Registros médicos muestran que las muertes relacionadas con el calor entre gente mayor y otras personas vulnerables aumentan durante esos eventos.

El cambio climático también ha afectado de manera indirecta la salud humana. Los mosquitos y otros portadores de enfermedades podrían ampliar su zona de distribución hacia áreas recientemente calientes y dispersar malaria, dengue, fiebre amarilla, fiebre del valle del Rift y encefalitis viral. Hasta entre 50 y 80 millones de casos adicionales de malaria podrían ocurrir anualmente en zonas tropicales, subtropicales y templadas.

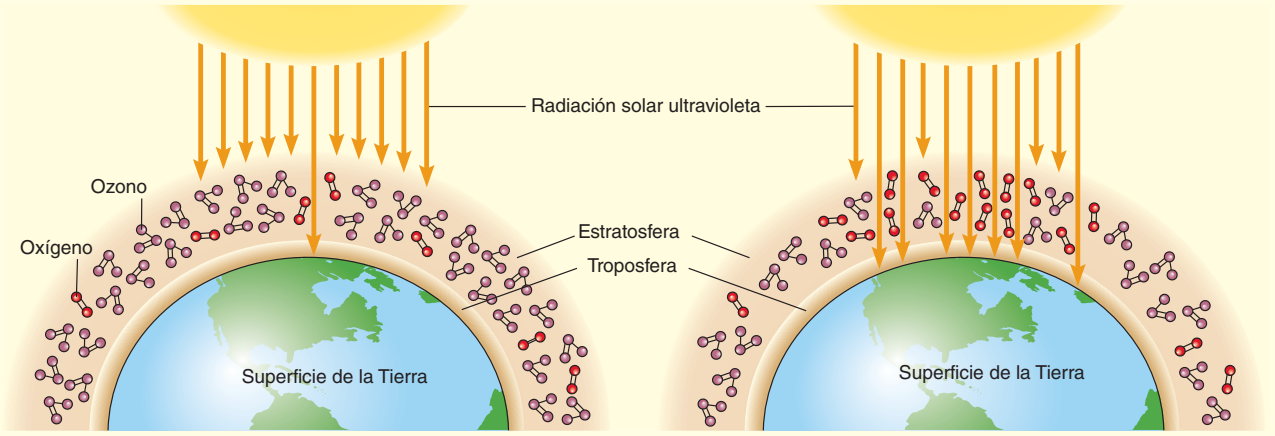
Los países altamente desarrollados son menos vulnerables a los brotes de estas enfermedades porque cuentan con viviendas más idóneas (lo cual mantiene fuera a los mosquitos), mejores cuidados médicos, control de pestes y medidas de salud pública, como plantas para tratamiento de aguas. Por ejemplo, Texas reportó algunos casos de dengue a fines de la década de 1990, mientras que cerca de México hubo miles de casos durante ese período.

El cambio climático puede incrementar los problemas para la agricultura

Varios estudios muestran que al aumento en el nivel del mar inundará deltas de ríos, que son algunas de las mejores tierras agrícolas del mundo. Los ríos Nilo (Egipto), Mississippi (Estados Unidos) y Yang-tze (China) son ejemplos de deltas de ríos que han sido estudiados. Es probable que proliferen ciertas pestes agrícolas y organismos causantes de enfermedades. Como ya se mencionó, el cambio climático también podría aumentar la frecuencia y duración de las sequías y, en algunas zonas, inundaciones que dañarán los cultivos.

A escala regional, los modelos actuales del calentamiento global pronostican que la productividad agrícola aumentará en algunas zonas y disminuirá en otras. Los modelos sugieren que Canadá y Rusia incrementarán su productividad agrícola en un clima más cálido, mientras que las

PUNTO CLAVE El adelgazamiento del ozono estratosférico es acelerado por productos químicos que contienen cloro y bromo producidos por los humanos.



(a) El ozono estratosférico absorbe 99% de la radiación ultravioleta que llega, protegiendo eficazmente la superficie de la Tierra.

(b) Cuando el ozono estratosférico disminuye, más radiación ultravioleta de alta energía penetra la atmósfera hacia la superficie, donde calienta a los organismos.

FIGURA 57-19 ***Animada*** **La radiación ultravioleta y la capa de ozono**

regiones tropicales y subtropicales, donde viven muchos de los pobres del mundo, la disminuirán. América Central y el Sudeste de Asia tienen alguna experiencia de grandes disminuciones en la productividad agrícola.

Repaso

- ¿Qué es el efecto de invernadero intensificado?
- ¿Cómo es que los gases de efecto invernadero producen el efecto de invernadero intensificado?
- ¿Cuáles son algunos de los problemas importantes que podría ocasionar el cambio climático en el siglo XXI?

57.5 DISMINUCIÓN DEL OZONO ESTRATOSFÉRICO

OBJETIVOS DE APRENDIZAJE

10 Distinguir entre ozono superficial y ozono estratosférico.

11 Citar las causas y los efectos potenciales de la destrucción del ozono en la estratosfera.

El **ozono** (O_3) es una forma de oxígeno que es un contaminante producido por los humanos en la atmósfera inferior pero una parte esencial de la estratosfera producida de forma natural (vea la figura 21-7). La **estratosfera**, que rodea el planeta aproximadamente de 10 a 45 km por arriba de la superficie, contiene una capa de ozono que protege a la superficie de buena parte de la radiación ultravioleta proveniente del Sol (**FIGURA 57-19**). Si el ozono desapareciera de la estratosfera, la Tierra no sería un lugar apto para la mayoría de las formas de vida. El ozono en la atmósfera inferior se convierte otra vez en oxígeno en unos cuantos días, de modo que no repone el ozono agotado en la estratosfera.

Un ligero adelgazamiento en la capa de ozono sobre la Antártida se forma de manera natural durante algunos meses cada año. Sin embargo, en 1985 los científicos observaron un adelgazamiento más grande de lo normal. Este incremento en el adelgazamiento, que empieza cada septiembre, suele referirse comúnmente como el "agujero de ozono" (**FIGURA 57-20**). Durante la década de 1990, la zona adelgazada de ozono continuó creciendo y para 2000 había alcanzado el tamaño récord de 28.3 millones de km^2, mayor que Norteamérica.

Además, los niveles mundiales de ozono estratosférico disminuyeron por varias décadas. Según el National Center for Atmospheric Research, desde 1970 los niveles de ozono sobre Europa y Norteamérica han descendido casi 10%.

Ciertos productos químicos destruyen el ozono estratosférico

Las sustancias químicas que contienen cloro y bromo catalizan la destrucción del ozono. Los principales productos químicos responsables de la pérdida de ozono en la estratosfera son un grupo de compuestos de cloro denominados *clorofluorocarbonos* (*CFC*). Los clorofluorocarbonos han sido usados como impelentes en las latas de aerosoles, enfriadores en acondicionadores de aire y refrigeradores, agentes de soplado de espuma para aislantes y empaquetado, y solventes y limpiadores en la industria de la electrónica. Los compuestos adicionales que también atacan la capa de ozono incluyen halones (que se encuentran en muchos extintores de incendios), bromuro de metilo (un pesticida), metilcloroformo (un solvente industrial) y tetracloruro de carbono (usado en muchos procesos industriales, incluida la manufactura de pesticidas y colorantes).

Una vez que son liberados en la troposfera inferior, los CFC y compuestos semejantes lentamente flotan hacia la estratosfera, donde la radiación ultravioleta los descompone, liberando cloro. De manera semejante, la descomposición de los halones y el bromuro de metilo liberan bromo. El adelgazamiento de la capa de ozono sobre la Antártida ocurre anualmente entre septiembre y noviembre (primavera en el hemisferio sur). En estas fechas ocurren dos condiciones im-

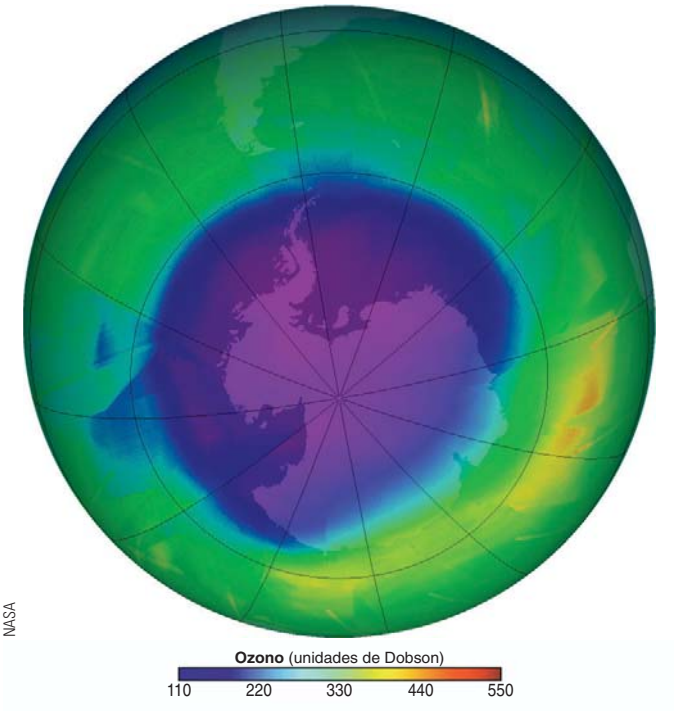


FIGURA 57-20 Adelgazamiento de la capa de ozono
Una imagen generada por computadora de parte del hemisferio sur, tomada el 30 de septiembre de 2009, muestra el adelgazamiento de la capa de ozono (*zonas morada y azul*). La zona adelgazada de la capa de ozono no es estacionaria, sino que es desplazada por corrientes de aire. (Las unidades Dobson miden el ozono estratosférico. Se denominan así en honor del científico británico Gordon Dobson, quien estudió los niveles de ozono sobre la Antártida a finales de la década de 1950).

portantes: la luz del Sol regresa a la región polar y el *vórtice circumpolar*, una masa de aire frío que circula alrededor de la región polar del sur y la aísla del aire más caliente en el resto del planeta, está bien desarrollado.

El aire frío ocasiona la formación de nubes en la estratosfera polar; estas nubes contienen cristales de hielo a los que se adhieren el cloro y el bromo, haciendo posible que destruyan el ozono. La luz del Sol promueve la reacción química en la que el cloro o el bromo descomponen las moléculas de ozono, convirtiéndolas en moléculas de O_2. La reacción química en la que el ozono es destruido no modifica el cloro o el bromo, de modo que un simple átomo de cloro o bromo descompone varios miles de moléculas de ozono. El cloro y el bromo permanecen en la estratosfera durante muchos años. Cuando el vórtice circumpolar se descompone, el aire sin ozono se dispersa hacia el norte, diluyendo los niveles de ozono en la estratosfera sobre Sudamérica, Nueva Zelanda y Australia.

El agotamiento de la capa de ozono daña a los organismos

Con el agotamiento de la capa de ozono, más radiación ultravioleta llega a la superficie. La exposición excesiva a radiación UV está relacionada con problemas en la salud humana, como cataratas, cáncer de piel y un sistema inmunológico debilitado. La lente del ojo humano contiene proteínas transparentes que son reemplazadas a un ritmo muy lento. La exposición a radiación ultravioleta en exceso daña estas proteínas y con el paso del tiempo el daño se acumula; las cataratas se forman a medida que la lente se vuelve opaca. Las cataratas pueden tratarse quirúrgicamente, pero millones de personas en naciones en desarrollo no pueden pagar la operación, por lo que permanecen parcial o totalmente ciegas.

El incremento en los niveles de radiación UV perturba ciertos ecosistemas. Por ejemplo, la productividad del fitoplancton de la Antártida, las microscópicas algas que se mueven a la deriva y son la base de la red alimentaria en la Antártida, ha disminuido a causa del incremento de la exposición a la UVB. (La UVB, uno de los tres tipos de radiación UV, es particularmente dañina para el ADN). La investigación indica que la radiación UV superficial inhibe la fotosíntesis en este fitoplancton. Los biólogos también han documentado daño directo a las poblaciones naturales de peces en la Antártida. Un aumento de mutaciones en el ADN en huevos y larvas de peces (peces jóvenes) se relacionó con un incremento en los niveles de radiación UV; los investigadores están estudiando actualmente si estas mutaciones disminuyen la capacidad del animal para sobrevivir.

También hay una preocupación de que altos niveles de radiación UV puedan dañar cultivos y bosques, pero los efectos de la radiación UVB sobre las plantas son muy complejos y no han sido estudiados de manera adecuada. Los vegetales interactúan con muchas otras especies en ecosistemas naturales y agrícolas, y los efectos de la radiación UV sobre cada uno de estos organismos, a su vez, afecta directamente a las plantas. Por ejemplo, la exposición a niveles mayores de radiación UVB puede incrementar la producción de trigo al inhibir a los hongos que provocan enfermedades en este cereal. Por el contrario, la exposición a niveles superiores de radiación UV podría disminuir la producción de pepinos porque incrementa la incidencia de enfermedades en ellos.

La cooperación internacional está ayudando a reparar la capa de ozono

En 1987, representantes de muchos países se encontraron en Montreal para firmar el **Protocolo de Montreal**, un tratado que originalmente estipulaba una reducción de 50% en la producción de CFC en 1998. Después de que los científicos reportaron que disminuciones en el ozono estratosférico ocurrieron sobre las densamente pobladas latitudes medias del hemisferio norte en todas las estaciones, el Protocolo de Montreal fue modificado a fin de incluir medidas más estrictas para limitar la producción de CFC. Las compañías industriales que manufacturan CFC rápidamente desarrollaron sustitutos.

La producción de CFC, tetracloruro de carbono y metilcloroformo fue eliminada por completo en Estados Unidos y otros países altamente desarrollados en 1996, con excepción de una cantidad relativamente baja exportada a países en desarrollo. Sin embargo, las reservas existentes podrían ser utilizadas al final del plazo. Los países en desarrollo eliminaron el uso de CFC en 2005. Se suponía que el bromuro de metilo sería eliminado en 2005 en países altamente desarrollados, responsables de 80% del uso mundial de este producto químico. Sin embargo, a estos países se les ha otorgado más tiempo para encontrar sustitutos eficaces. Los hidroclorofluorocarbonos (HCFC) serán eliminados en 2030.

Mediciones por satélite tomadas en 1997 proporcionaron la primera evidencia de que los niveles de los productos químicos que agotan la capa de ozono estaban empezando a disminuir en la estratosfera. A principios de la década de 2000 fueron evidentes los primeros signos de recuperación de la capa de ozono; la *tasa* de agotamiento de ozono estratosférico estaba disminuyendo.

Sin embargo, los niveles atmosféricos de dos productos químicos (CFC-12 y halon-1211) producidos todavía por países en desarrollo podrían haber aumentado. Los CFC son extremadamente estables y los que están en uso actualmente tal vez continúen agotando el ozono estratosférico durante por lo menos 50 años. Sin embargo, en el supuesto de

que los países continúen adheridos al Protocolo de Montreal, los científicos esperan que el adelgazamiento de la capa de ozono, exacerbada por los humanos, termine por disminuir en el futuro.

¿Cuál es el mensaje para tener en cuenta de este capítulo? Los humanos comparten mucho en común con el destino de otros organismos en el planeta. No somos inmunes al daño ambiental que hemos producido. Sin embargo, diferimos de otros organismos en nuestra capacidad para reflexionar sobre las consecuencias de nuestras acciones y de modificar nuestra conducta como corresponde. Los humanos, tanto a nivel individual como colectivamente, pueden producir el cambio. La amplia sustitución de cambio destructivo por cambio constructivo es la clave para asegurar la sobrevivencia de la biosfera.

Repaso

- ¿Qué servicios ambientales proporciona la capa de ozono estratosférico?
- ¿Cómo ocurre el agotamiento de la capa de ozono?
- ¿Cuáles son algunas consecuencias del adelgazamiento de la capa de ozono?

RESUMEN: ENFOQUE EN LOS OBJETIVOS DE APRENDIZAJE

57.1 *(página 1243)*

1 Identificar los distintos niveles de biodiversidad: diversidad genética, riqueza de especies y diversidad del ecosistema.

- La **diversidad genética** es la variedad genética dentro de una especie, dentro de una población dada y entre poblaciones separadas geográficamente. La **riqueza de especies** es el número de especies de arqueas, bacterias, protistas, plantas, hongos y animales. La **diversidad de ecosistemas** es la variedad de ecosistemas de la Tierra, como bosques, praderas, desiertos, lagos, estuarios costeros y arrecifes de coral.

2 Distinguir entre especies amenazadas, especies en peligro y especies extintas.

- La **extinción** de una especie ocurre cuando muere el último individuo de la especie. Una especie cuya población gravemente reducida en toda su zona de distribución o en parte importante de ella la coloca en peligro inminente de extinción se clasifica como **especie en peligro de extinción**. Cuando la extinción es menos inminente pero la población es bastante pequeña, una especie se clasifica como **especie amenazada**.

Dodo

3 Analizar por lo menos cuatro causas de la disminución de la diversidad biológica e identificar la más importante.

- Las actividades humanas que reducen la diversidad biológica incluyen la pérdida del hábitat y la **fragmentación del hábitat**, la contaminación, la introducción de **especies invasoras**, las pestes y el control de depredadores, la caza comercial ilegal y la **explotación comercial**. De éstas, las más importantes son la pérdida y la fragmentación del hábitat.

57.2 *(página 1249)*

4 Definir *biología de la conservación* y comparar las medidas de conservación in situ y ex situ.

- La **biología de la conservación** es el estudio de cómo los humanos afectan a los organismos y del desarrollo de formas para proteger la diversidad biológica.
- Esfuerzos para preservar la diversidad biológica en la naturaleza, conocidos como **conservación in situ**, se requieren urgentemente en los **puntos críticos de la biodiversidad**. Cada vez más, los biólogos están centrando sus esfuerzos en la preservación de la diversidad biológica en ecosistemas y **paisajes** completos, que constan de muchos ecosistemas interactuantes.
- La **conservación ex situ** implica la conservación de especies individuales en establecimientos controlados por los humanos. Algunos ejemplos son la cría de especies cautivas en zoológicos y el almacenamiento de semillas de cultivos vegetales genéticamente diversos.

5 Describir los beneficios y las deficiencias de la Ley de Especies en Peligro de Extinción de Estados Unidos y de la Convención sobre Comercio Internacional de Especies de Fauna y Flora Silvestres en Peligro.

- La Ley de Especies Amenazadas (ESA) autoriza al Fish and Wildlife Service (FWS) de Estados Unidos a proteger especies en peligro y amenazadas de extinción, tanto en Estados Unidos como en el extranjero. La ESA no compensa a los poseedores de propiedad privada que sufren pérdidas económicas porque no son capaces de desarrollar sus terrenos en caso de que en ellos habiten especies en peligro de extinción o amenazadas. A los conservacionistas les agradaría reforzar a la ESA para gestionar ecosistemas completos, en lugar de especies en peligro de extinción y entidades individuales.
- A nivel internacional, la Convención sobre Comercio Internacional de Especies de Fauna y Flora Silvestres en Peligro (CITES) protege animales y vegetales considerados valiosos en el altamente lucrativo comercio de la vida silvestre. Su aplicación varía de un país a otro. Donde se aplica, las penalizaciones no son severas, de modo que el comercio ilegal de especies raras continúa.

57.3 *(página 1253)*

6 Analizar los servicios que los bosques prestan a los ecosistemas y describir las consecuencias de la deforestación.

- Los bosques proporcionan muchos **servicios a los ecosistemas**, entre ellos: hábitat para la vida silvestre, protección de cuencas, prevención de erosión del suelo, moderación del clima y protección contra inundaciones.
- La **deforestación** es la tala temporal o permanente de los bosques para agricultura y otros usos. La deforestación aumenta la erosión del suelo y disminuye su fertilidad, contribuye a la pérdida de la diversidad biológica, afecta de manera adversa las cuencas y puede trastornar los cambios climáticos regionales y mundiales.

CENGAGENOW™ **Aprenda más sobre la deforestación al hacer clic en la figura en CengageNOW.**

7 Dar por lo menos tres razones de por qué los bosques (tropicales lluviosos y boreales) están desapareciendo actualmente.

- Los bosques son destruidos para proporcionar tierra agrícola a los agricultores de subsistencia, para la producción de madera, para contar con espacios abiertos para la ganadería y para obtener madera para combustible. La **agricultura de subsistencia**, en la que una familia produce comida suficiente para alimentarse, explica mucho de la deforestación de los bosques tropicales. La tala extensiva de bosques boreales en Alaska, Canadá y Rusia es la fuente más importante de madera y fibra de madera industriales.
- En la **agricultura de roza y quema**, los árboles son talados y quemados a fin de permitir el crecimiento de cultivos en el suelo. La producción de la primera cosecha es alta porque los nutrientes que estaban en los árboles ahora están disponibles en el suelo. Una vez que disminuye la productividad del suelo, el agricultor se desplaza a otro sitio del bosque y repite el proceso.

57.4 *(página 1255)*

8 Mencionar por lo menos tres gases de efecto invernadero y explicar cómo contribuyen al cambio climático.

- Los **gases de efecto invernadero** (bióxido de carbono, metano, ozono superficial, óxido nítrico y los clorofluorocarbonos) provocan el **efecto invernadero**, en el que la atmósfera retiene calor y calienta la superficie de la Tierra. El incremento en la atmósfera de los niveles de CO_2 y otros gases de efecto invernadero producidos por los humanos está motivando preocupaciones sobre el **efecto invernadero intensificado**, que es calentamiento adicional provocado por el aumento de los niveles de gases que absorben radiación infrarroja.

CENGAGENOW™ **Observe el desarrollo del efecto invernadero intensificado al hacer clic en la figura en CengageNOW.**

9 Describir cómo el cambio climático puede afectar el nivel del mar, los patrones de precipitación, los organismos (incluyendo los humanos) y la producción de alimentos.

- Durante el siglo XXI, el **cambio climático** está provocando un aumento en el nivel del mar. Los patrones de precipitación están cambiando, lo cual da por resultado más sequías en algunas zonas e inundaciones más frecuentes en otras.
- Los biólogos consideran que el cambio climático ocasionará que algunas especies se extingan, otras permanezcan sin cambio y otras incrementen sus poblaciones y zonas de distribución. Los datos que relacionan el cambio climático con problemas en la salud humana (en particular en países en desarrollo) se están acumulando. Los problemas para la agricultura incluyen más inundaciones, más sequías y una disminución en la productividad agrícola en zonas tropicales y subtropicales.

57.5 *(página 1259)*

10 Distinguir entre ozono superficial y ozono estratosférico.

- El **ozono (O_3)** es una forma de oxígeno que es un contaminante producido por los humanos en la atmósfera inferior pero una parte esencial producida naturalmente de la estratosfera. La **estratosfera**, que rodea a la Tierra aproximadamente a 45 km de la superficie, contiene una capa de ozono que protege la superficie de buena parte de la dañina radiación ultravioleta proveniente del Sol.

11 Citar las causas y los efectos potenciales de la destrucción del ozono en la estratosfera.

- Grandes regiones de adelgazamiento de la capa de ozono se desarrollan sobre la Antártida cada año. Los clorofluorocarbonos y compuestos semejantes que contienen cloro y bromo atacan la capa de ozono.
- La exposición excesiva a la radiación UV se relaciona con problemas de salud en los humanos, entre ellos: cataratas, cáncer de piel y un sistema inmunológico debilitado. El incremento de los niveles de radiación UV puede perturbar a los ecosistemas, como la red alimentaria de la Antártida. Altos niveles de radiación UV pueden dañar cultivos y bosques.

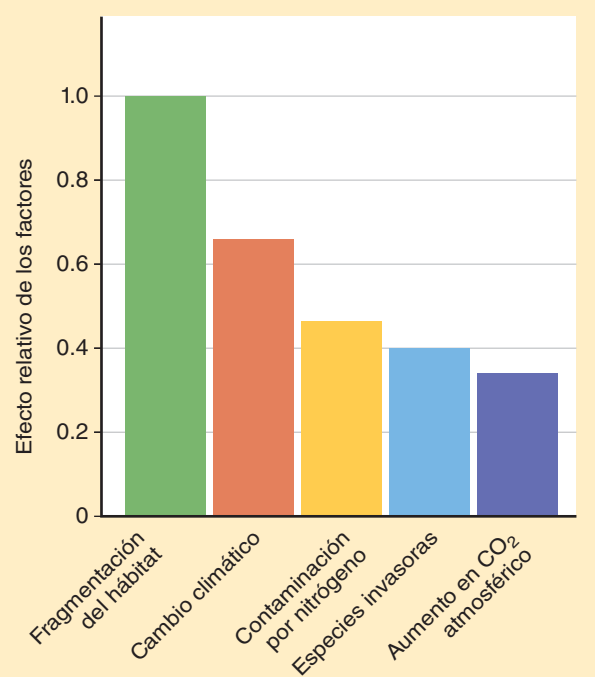
CENGAGENOW™ **Aprenda más sobre la radiación ultravioleta al hacer clic en la figura en CengageNOW.**

EVALÚE SU COMPRENSIÓN

1. ¿Cuál de las siguientes afirmaciones acerca de la extinción *no* es correcta? (a) la extinción es la pérdida permanente de una especie (b) la extinción es un proceso biológico natural (c) una vez que una especie se ha extinguido, jamás vuelve a existir (d) las actividades humanas tiene poco impacto sobre las extinciones (e) miles de especies vegetales y animales están actualmente en peligro de extinción
2. Una especie en peligro de extinción (a) está gravemente reducida en cantidad (b) está en peligro inminente de extinguirse en toda su zona de distribución o en una parte importante de ésta (c) por lo general no tiene variabilidad genética reducida (d) no está en peligro de extinción en el futuro inmediato (e) a y b
3. La razón más importante de la disminución de la diversidad biológica es (a) la contaminación del aire (b) la introducción de especies extrañas (invasoras) (c) la destrucción y fragmentación del hábitat (d) la caza comercial ilegal (e) la explotación comercial
4. Los corredores del hábitat (a) rodean un hábitat dado (b) cortan un hábitat, produciendo un efecto de borde (c) varían en ancho dependiendo de las especies designadas para su protección (d) son una estrategia importante de la conservación ex situ (e) han sido ampliamente adoptados por los ecologistas de la restauración
5. La conservación in situ (a) incluye la crianza de especies cautivas en zoológicos (b) incluye el almacenamiento de semillas de cultivos genéticamente diversos (c) se centra en la preservación de la diversidad biológica en la naturaleza (d) se enfoca en animales grandes y carismáticos (e) a y b
6. La ecología de la restauración (a) es el estudio de cómo los humanos impactan a los organismos (b) regresa un ambiente degradado a su estado anterior tanto como es posible (c) es un ejemplo de conservación ex situ (d) ha sido usada con éxito para revertir la disminución de poblaciones de anfibios (e) es una disposición importante de la Ley de Especies en Peligro de Extinción
7. ¿Cuál de los siguientes hechos está relacionado con la disminución de poblaciones de anfibios? (a) productos químicos agrícolas (b) aumento en la radiación UV (c) enfermedades infecciosas (d) cambio climático mundial (e) todos los anteriores
8. Aproximadamente 60% de la deforestación de los bosques tropicales húmedos es resultado de (a) la tala comercial (b) la ganadería (c) las presas hidroeléctricas (d) la minería (e) la agricultura de subsistencia
9. ¿Cuál de los siguientes gases contribuye tanto al cambio climático como al adelgazamiento de la capa de ozono? (a) CO_2 (b) CH_4 (c) O_3 superficial (d) CFC (e) N_2O
10. El cambio climático ocurre porque (a) el bióxido de carbono y otros gases de efecto invernadero reaccionan químicamente para producir calor en exceso (b) la Tierra tiene muchos invernaderos y otras construcciones de vidrio (c) las erupciones volcánicas producen grandes cantidades de azufre y otros gases de efecto invernadero (d) el bióxido de carbono y otros gases de efecto invernadero atrapan la radiación infrarroja en la atmósfera (e) el bióxido de carbono y otros gases de efecto invernadero permiten que el calor en exceso salga de la atmósfera
11. ¿Cuál de los siguientes gases es un contaminante producido por los humanos en la atmósfera inferior (superficie) pero un gas natural y benéfico en la estratosfera? (a) CO_2 (b) CH_4 (c) O_3 (d) CFC (e) N_2O
12. ¿Dónde es más pronunciado el agotamiento de la capa de ozono? (a) sobre la Antártida (b) sobre el ecuador (c) sobre Sudamérica (d) sobre Norteamérica y Europa (e) sobre Alaska y Siberia

PENSAMIENTO CRÍTICO

1. ¿Por qué podrían fracasar los programas de cría en cautiverio para reinsertar especies en ambientes naturales?
2. Los biólogos de la conservación suelen decir que su disciplina tiene menos que ver con la biología y más con la economía y la toma de decisiones. ¿Qué cree que signifique esto?
3. Un nombre más descriptivo para el *Homo sapiens* es *Homo peligroso*. Explique este epíteto específico dado lo que ha aprendido en este capítulo.
4. **VÍNCULO CON LA EVOLUCIÓN.** Debido a que nuevas especies terminarán por evolucionar para sustituir a las que los humanos están llevando a la extinción, ¿por qué la disminución de la diversidad biológica es una amenaza?
5. **VÍNCULO CON LA EVOLUCIÓN.** Los biólogos se han preguntado cómo las especies introducidas que probablemente tienen una variación genética limitada (debido al efecto fundador) sobreviven y se adaptan con tanto éxito que se vuelven invasoras. Parte de la respuesta podría ser que las especies invasoras son resultado de introducciones múltiples en lugar de una sola introducción. Explique cómo las introducciones múltiples de una zona nativa de una especie a una zona introducida podrían aumentar el éxito de esa invasión de especies.
6. **VÍNCULO CON LA EVOLUCIÓN.** Los biólogos de la conservación han alterado la evolución de las poblaciones de salmón en programas de cría en cautiverio. La hembra silvestre del salmón tiende a producir pocos huevos grandes porque éstos contienen más nutrientes para la descendencia, proporcionando a cada individuo mayor posibilidad de sobrevivir. Sin embargo, al cabo de unas cuantas generaciones, las hembras criadas en cautiverio desovan una mayor cantidad de huevos pequeños. Sugiera una posible ventaja adaptativa para muchos huevos pequeños en el ambiente de cría en cautiverio. ¿Qué pronosticaría el lector respecto al éxito reproductivo de hembras criadas en cautiverio dejadas en libertad en la naturaleza?
7. **ANÁLISIS DE DATOS.** Estudie la gráfica, que muestra los efectos combinados de varios factores sobre la diversidad biológica en 12 ecosistemas terrestres y acuáticos diferentes. ¿Cuál es el factor más importante en general? ¿Por qué cree usted que el cambio climático y el aumento de CO_2 atmosférico están representados como factores separados? ¿Qué es la contaminación por nitrógeno? (Adaptado de Sala, O. E. *et al.*, *Science*, vol. 287, 2000).



8. **CIENCIA, TECNOLOGÍA Y SOCIEDAD.** Si usted tuviera la tarea de desarrollar una política para que Estados Unidos enfrente el cambio climático mundial durante los próximos 50 años, ¿qué propondría? Explique su respuesta.

CENGAGENOW™ **Preguntas adicionales están disponibles en CengageNOW en www.cengage.com/login.**

Apéndice A

Tabla periódica de los elementos

Número atómico
Símbolo
Masa atómica

Estado: S Sólido; L Líquido; G Gaseoso; X Ausente en la naturaleza

- Metales del grupo principal
- Metales de transición, serie de los lantánidos, serie de los actínidos
- Metaloides
- No metales, gases nobles

1A	2A	3B	4B	5B	6B	7B	8B			1B	2B	3A	4A	5A	6A	7A	8A
1 H Hidrógeno 1.0079 (G)																	2 He Helio 4.0026 (G)
3 Li Litio 6.941 (S)	4 Be Berilio 9.0122 (S)											5 B Boro 10.811 (S)	6 C Carbono 12.011 (S)	7 N Nitrógeno 14.0067 (G)	8 O Oxígeno 15.9994 (G)	9 F Flúor 18.9984 (G)	10 Ne Neón 20.1797 (G)
11 Na Sodio 22.9898 (S)	12 Mg Magnesio 24.3050 (S)											13 Al Aluminio 26.9815 (S)	14 Si Silicio 28.0855 (S)	15 P Fósforo 30.9738 (S)	16 S Azufre 32.066 (S)	17 Cl Cloro 35.4527 (G)	18 Ar Argón 39.948 (G)
19 K Potasio 39.0983 (S)	20 Ca Calcio 40.078 (S)	21 Sc Escandio 44.9559 (S)	22 Ti Titanio 47.88 (S)	23 V Vanadio 50.9415 (S)	24 Cr Cromo 51.9961 (S)	25 Mn Manganeso 54.9380 (S)	26 Fe Hierro 55.847 (S)	27 Co Cobalto 58.9332 (S)	28 Ni Níquel 58.693 (S)	29 Cu Cobre 63.546 (S)	30 Zn Zinc 65.39 (S)	31 Ga Galio 69.723 (S)	32 Ge Germanio 72.61 (S)	33 As Arsénico 74.9216 (S)	34 Se Selenio 78.96 (S)	35 Br Bromo 79.904 (L)	36 Kr Kriptón 83.80 (G)
37 Rb Rubidio 85.4678 (S)	38 Sr Estroncio 87.62 (S)	39 Y Itrio 88.9059 (S)	40 Zr Circonio 91.224 (S)	41 Nb Niobio 92.9064 (S)	42 Mo Molibdeno 95.94 (S)	43 Tc Tecnecio (98) (X)	44 Ru Rutenio 101.07 (S)	45 Rh Rodio 102.9055 (S)	46 Pd Paladio 106.42 (S)	47 Ag Plata 107.8682 (S)	48 Cd Cadmio 112.411 (S)	49 In Indio 114.82 (S)	50 Sn Estaño 118.710 (S)	51 Sb Antimonio 121.757 (S)	52 Te Telurio 127.60 (S)	53 I Yodo 126.9045 (S)	54 Xe Xenón 131.29 (G)
55 Cs Cesio 132.9054 (S)	56 Ba Bario 137.327 (S)	57 La Lantano 138.9055 (S)	72 Hf Hafnio 178.49 (S)	73 Ta Tántalo 180.9479 (S)	74 W Volframio 183.85 (S)	75 Re Renio 186.207 (S)	76 Os Osmio 190.2 (S)	77 Ir Iridio 192.22 (S)	78 Pt Platino 195.08 (S)	79 Au Oro 196.9665 (S)	80 Hg Mercurio 200.59 (L)	81 Tl Talio 204.3833 (S)	82 Pb Plomo 207.2 (S)	83 Bi Bismuto 208.9804 (S)	84 Po Polonio (209) (S)	85 At Ástato (210) (S)	86 Rn Radón (222) (G)
87 Fr Francio (223) (S)	88 Ra Radio 227.0254 (S)	89 Ac Actinio 227.0278 (S)	104 Rf Rutherfordio (261) (X)	105 Db Dubnio (262) (X)	106 Sg Seaborgio (263) (X)	107 Bh Bohrio (262) (X)	108 Hs Hassio (265) (X)	109 Mt Meitnerio (266) (X)	110 — — (269) (X)	111 — — (272) (X)	112 — — (277) (X)						

58 Ce Cerio 140.115 (S)	59 Pr Praseodimio 140.9076 (S)	60 Nd Neodimio 144.24 (S)	61 Pm Promecio (145) (X)	62 Sm Samario 150.36 (S)	63 Eu Europio 151.965 (S)	64 Gd Gadolinio 157.25 (S)	65 Tb Terbio 158.9253 (S)	66 Dy Disprosio 162.50 (S)	67 Ho Holmio 164.9303 (S)	68 Er Erbio 167.26 (S)	69 Tm Tulio 168.9342 (S)	70 Yb Iterbio 173.04 (S)	71 Lu Lutecio 174.967 (S)
90 Th Torio 232.0381 (S)	91 Pa Protactinio 231.0359 (S)	92 U Uranio 238.0289 (S)	93 Np Neptunio 237.0482 (X)	94 Pu Plutonio (244) (S)	95 Am Americio (243) (X)	96 Cm Curio (247) (X)	97 Bk Berkelio (247) (X)	98 Cf Californio (251) (X)	99 Es Einstenio (252) (X)	100 Fm Fermio (257) (X)	101 Md Mendelevio (258) (X)	102 No Nobelio (259) (X)	103 Lr Laurencio (260) (X)

Apéndice B

Clasificación de los organismos

El sistema de clasificación de los organismos que se utiliza en este libro se describe en el Capítulo 1 y en los Capítulos del 23 al 32. En esta novena edición de *Biología* se utiliza la clasificación de tres dominios. Los tres dominios son Bacteria, Archaea y Eukarya (eucariotas). También se estudian los cinco "supergrupos" de eucariotas basados en datos moleculares. Se describen los reinos Bacteria (que corresponden al dominio Bacteria); Archaea (que corresponde al dominio Archaea); y Plantae, Fungi y Animalia (reinos asignados al dominio Eukarya). Los protistas ya no se consideran reino; se asignan a varios supergrupos.

En esta vista general de clasificación, se han incluido grupos selectos. (También se han omitido muchos grupos, especialmente los extintos). En esta exposición se han omitido los virus puesto que no se consideran organismos vivos y no se asignan a ninguno de los tres dominios).

PROCARIOTAS

Los dominios Bacteria y Archaea están compuestos por organismos procariotas, que se distinguen de los eucariotas por el menor tamaño de sus ribosomas y la ausencia de orgánulos membranosos, incluyendo la ausencia de un núcleo discreto rodeado por una envoltura nuclear. Los procariotas se reproducen principalmente de forma asexual por fisión binaria. Cuando están presentes, los flagelos son simples y sólidos; no tienen la estructura de los microbútulos 9 + 2 típica de los eucariotas.

DOMINIO BACTERIA, REINO BACTERIA

Grupo muy grande y diverso de organismos procariotas. Típicamente unicelulares, pero algunos forman colonias o filamentos. Son principalmente heterótrofos, si bien algunos grupos son fotosintéticos o quimiosintéticos. Las bacterias son inmóviles o se mueven por medio de flagelos giratorios. Por lo general tienen péptido glucano en sus paredes celulares. Se calcula que existen de 100,000 a 200,000 especies. La nomenclatura y los criterios taxonómicos para las bacterias son polémicos y cambiantes. Vea la tabla 25-4.

Proteobacterias Grupo muy grande y diverso de bacterias gramnegativas. Formado por cinco subgrupos denominados alfa, beta, gamma, delta y épsilon. El grupo de proteobacterias alfa incluye *Rhizobium* y riquettsias; las proteobacterias beta incluyen la bacteria que causa la gonorrea; las protobacterias gamma incluyen las enterobacterias, grupo al cual pertenece la bacteria intestinal *Escherichia coli*, y las bacterias de azufre púrpura. El grupo de protobacterias delta incluye las mixobacterias y las bacterias épsilon incluyen la *Helicobacter*, que puede causar úlceras pépticas.

Cianobacterias Gramnegativas, fotosintéticas.

Bacterias grampositivas Grupo diverso que comprende actinomicetos, bacterias lactoacidófilas, micobacterias, estreptococos y clostridios. Pared celular gruesa de péptido glucano; muchas de ellas producen esporas.

Micoplasmas Carecen de paredes celulares. Bacterias extremadamente pequeñas rodeadas por membrana plasmática.

Clamidias Carecen de péptido glucano en su pared celular. Parásitos de energía que dependen de sus hospedadores para obtener ATP.

Espiroquetas Bacterias en espiral y con paredes celulares flexibles.

DOMINIO ARCHAEA, REINO ARCHAEA

Procariotas que poseen una estructura única en su membrana celular y paredes celulares desprovistas de peptidoglucano. También se distinguen por su ARN ribosómico, su estructura lipídica y enzimas específicas. Las arqueobacterias se encuentran en ambientes extremos: géiseres, chimeneas hidrotermales, costas secas y con elevada salinidad, lodos hirvientes y en las cercanías de volcanes que expulsan ceniza. Se han citado menos de 225 especies. Con base en datos moleculares, hay dos clados principales: **Crenarchaeota** y **Euryarchaeota** Vea la tabla 25-3. Los tres tipos principales de arqueas basados en su metabolismo y ecología son *metanógenas*, *halófilas extremas* y *termófilas extremas*.

Metanógenas Anaerobios que producen gas metano a partir de compuestos carbonados simples.

Halófilas extremas Viven en soluciones salinas saturadas.

Termófilas extremas Crecen a 70°C o más; algunas viven arriba del punto de ebullición.

DOMINIO EUKARYA, PROTISTAS

Principalmente organismos eucarióticos unicelulares o pluricarióticos simples que no forman tejidos y que exhiben una división del trabajo relativamente escasa. En este reino se observan la mayoría de los modos de nutrición. Los ciclos vitales pueden ser tanto fases de reproducción sexual como asexual y ser sumamente complejos, en especial en las formas parásitas. La locomoción se realiza por cilios, flagelos, movimiento ameboideo u otros medios; los flagelos y cilios tienen una estructura de 9 + 2. Muchos biólogos reconocen cinco supergrupos: Excavados, Cromalvelados, Rizarios, Archaeplástidos y Unicontes.

Excavados Zooflagelados anaerobios que tienen un surco oral profundo o excavado. Tienen mitocondrias atípicas o carecen de ellas. La mayoría son endosimbiontes. Hoy en día incluyen diplomonádidos, parabasílidos, euglenoides y tripanosomas.

Diplomonádidos Excavados con uno o dos núcleos, sin mitocondrias funcionales ni aparato de Golgi y hasta con ocho flagelos.

Parabasílidos Excavados anaerobios, flagelados, que con frecuencia viven en animales. Incluyen a triconinfas y tricomonados.

Euglenoides y tripanosomas Flagelados unicelulares con varilla cristalina en flagelos; algunos de vida libre y otros patógenos. Muchos son heterótrofos, pero algunos (alrededor de un tercio) tienen plastidios y son fotosintéticos. Al menos 900 especies.

Cromalveolados Diversos protistas que pueden haberse originado como resultado de endosimbiosis secundaria en la que una célula an-

cestral englobó a un alga. Incluye alveolados (dinoflagelados, ciliados y apicomplejos) y estramenópilos (mohos acuáticos, diatomeas, algas doradas y algas pardas).

Alveolados Cromalveolados con alvéolos, vesículas aplanadas localizadas dentro de la membrana plasmática.

Dinoflagelados Unicelulares (algunos viven en colonias), fotosintéticos, biflagelados. Paredes celulares compuestas por placas celulares superpuestas; contienen celulosa. Contienen clorofilas *a* y *c* y carotenoides, incluyendo fucoxantina. Alrededor de 2000 a 4000 especies.

Ciliados Protistas unicelulares que se desplazan por medio de cilios. La reproducción es asexual por fisión binaria o sexual por conjugación. Unas 7200 especies.

Apicomplejos Protistas unicelulares parásitos que carecen de estructuras específicas para locomoción. En alguna etapa de su ciclo vital, desarrollan esporas (pequeños agentes infecciosos). Algunos son patógenos. Unas 3900 especies.

Estramenópilos Grupo diverso; la mayor parte tienen células móviles con dos flagelos, uno de ellos con diminutas proyecciones semejantes a cilios fuera de eje; algunas no tienen flagelos. Incluyen mohos acuáticos, diatomeas, algas doradas y algas pardas.

Mohos acuáticos Compuestos por micelios cenocíticos ramificados. Celulosa o quitina, o ambas, en las paredes celulares. Producen esporas asexuales biflageladas. La etapa sexual implica la producción de oosporas. Algunos son parásitos. Unas 700 especies.

Diatomeas Unicelulares (algunas forman colonias), fotosintéticas. La mayoría no tienen motilidad, pero algunas se desplazan mediante "planeo". Las paredes celulares están compuestas por sílice en lugar de celulosa. Contienen clorofilas *a* y *c* y carotenoides, incluyendo la fucoxantina. Se calcula que existen al menos 100,000 especies.

Algas doradas Unicelulares (algunas forman colonias), fotosintéticas. Biflageladas (algunas carecen de flagelos). Las células están cubiertas por escamas pequeñísimas de sílice o de carbonato de calcio. Contienen clorofilas *a* y *c* y carotenoides incluyendo fucoxantina. Unas 1000 especies.

Algas pardas Multicelulares, bastante grandes a menudo (quelpos). Fotosintéticas; contienen clorofilas *a* y *c* y carotenoides incluyendo fucoxantina. Unas 1500 especies.

Rizarias Células ameboideas que con frecuencia tienen testas (conchas). Incluyen foramen y actinópodos.

Foraminíferas (forams) Protistas unicelulares que producen testas (conchas) calcáreas con poros a través de los cuales se extienden prolongaciones citoplasmáticas, formando una red viscosa para capturar a las presas.

Actinópodos Protistas unicelulares que producen axopodios (largas prolongaciones citoplasmáticas filamentosas), los cuales sobresalen de poros en sus conchas silíceas.

Arcaeplástidos Organismos fotosintéticos con cloroplastos limitados por membranas exteriores e interiores. Este grupo monofilético incluye Plantae (plantas de tierra) y protistas (algas rojas y algas verdes).

Algas rojas La mayor parte pluricelulares (algunas unicelulares), principalmente marinas. Algunas (algas coralinas) tienen el cuerpo impregnado de carbonato de calcio. Carecen de células móviles. Fotosintéticas; contienen clorofilas *a*, carotenoides, ficocianina y ficoeritrina. Unas 5000 especies.

Algas verdes Formas unicelulares, sifonáceas y multicelulares que viven en colonias. Algunas móviles y flageladas. Fotosintéticas; contienen clorofilas *a* y *b* y carotenoides. Unas 17,000 especies.

Unicontes Células que tienen un solo flagelo o son amebas sin flagelos. Tienen una fusión de triple gen que no existe en otros eucariotas. Incluye organismos actualmente clasificados en dos reinos: Animalia y Fungi; y ciertas protistas (amebazoos y opistocontos).

Amebazoos Protistas ameboides que carecen de testas y se desplazan por medio de pseudópodos. Incluye amebas, mohos deslizantes plasmodiales y mohos deslizantes celulares.

Amebas Protistas unicelulares, algunos de vida libre y otros parásitos, cuyo movimiento y captura de alimento están asociados a la formación de pseudópodos.

Mohos deslizantes plasmodiales Pasan parte de su ciclo vital en forma de un delgado plasmodio multinucleado ondulante que se desliza sobre hojas o madera en descomposición. Células reproductivas flageladas o ameboides; forman esporas en esporangios. Unas 700 especies.

Mohos deslizantes celulares La forma vegetativa (no reproductiva) es unicelular; se desplazan por medio de pseudópodos. Las células ameboides se unen para formar un pseudoplasmodio pluricelular que, con el tiempo, se transforma en un cuerpo fructífero cargado de esporas. Alrededor de 50 especies.

Opistocontos Los opistocontos (del griego opistho, "posterior", y kontos, "polo") tienen un solo flagelo posterior en células flageladas. Incluye animales, hongos y coanoflagelados.

Coanoflagelados Zooflagelados con un flagelo único rodeado en la base por un collar de microvellosidades. Pueden estar relacionados con el ancestro común de los animales.

DOMINIO EUKARYA, REINO PLANTAE

Organismos eucarióticos pluricelulares con tejidos y órganos diferenciados. Las paredes celulares contienen celulosa. Con frecuencia las células contienen grandes vacuolas; en los plástidos aparecen pigmentos fotosintéticos que son clorofilas a y b y carotenoides. Inmóviles. Se reproducen tanto de forma sexual como asexual, con alternancia de generaciones gametofítica (n) y esporofítica ($2n$). Algunos biólogos clasifican las plantas como Arcaeplástidos (junto con algas rojas y algas verdes).

Filo Briophyta *Musgos* Plantas no vasculares que carecen de xilema y floema. Marcada alternancia de generaciones, con una generación gametofítica dominante. Espermatozoides móviles. Los gametofitos suelen formar una densa estera verde compuesta por plantas individuales. Al menos 9900 especies.

Filo Hepatophyta *Hepáticas* Plantas no vasculares que carecen de xilema y floema. Marcada alternancia de generaciones, con una generación gametofítica dominante. Espermatozoides móviles. Los gametofitos de ciertas especies tienen un talo plano en forma de hígado; otras especies tienen un aspecto más parecido a los musgos. Unas 6000 especies.

Filo Anthocerophyta *Antocerópsidas* Plantas no vasculares que carecen de xilema y floema. Marcada alternancia de generaciones, con una generación gametofítica dominante. Espermatozoides móviles. El gametofito es un talo verde, plano y pequeño, con bordes festonados. Las esporas se producen en un pedúnculo erecto parecido a un cuerno. Unas 100 especies.

Filo Pteridophyta Plantas vasculares con una generación esporofita dominante. Se reproducen por esporas. Espermatozoides móviles.

Helechos Por lo general homospóricos. El gametofito es de vida libre y fotosintético. Alrededor de 11,000 especies.

Helechos en cepillo Homospóricos. El tallo del esporofito se ramifica en forma dicotómica; carece de raíces y hojas verdaderas. El gametofito es subterráneo, no fotosintético y establece una relación micorrítica con un hongo. Unas 12 especies.

Colas de caballo o equisetos Homospóricos. El esporofito tiene tallos huecos y nudosos y hojas reducidas parecidas a escamas. El gametofito es una diminuta planta fotosintética. Unas 15 especies.

Filo Lycopodiophyta *Licopodios* Las plantas esporofitas son vasculares, con rizomas ramificados y tallos erectos que producen micrófilos. Aunque los representantes actuales son pequeños, algunas especies extintas eran arbóreas. Algunos son homospóricos y otros heterospóricos. Espermatozoides móviles. Alrededor de 1200 especies.

Filo Coniferophyta *Coníferas* Plantas vasculares heterospóricas con tejidos leñosos (árboles y arbustos) y hojas aciculares o escamosas. La mayor parte son de hoja perenne. Las semillas suelen encontrarse desnudas en la superficie de las escamas (brácteas) de los estróbilos (conos o piñas). El tejido nutritivo en la semilla es tejido gametofítico femenino haploide. Espermatozoides inmóviles. Unas 630 especies.

Filo Cycadophyta *Cicadáceas* Plantas dioicas vasculares heterospóricas, que pueden ser pequeñas y arbustivas o grandes y con aspecto de palmeras. Producen semillas desnudas en estróbilos conspicuos. Espermatozoides flagelados. Aproximadamente 140 especies.

Filo Ginkgophyta *Ginkgo* Árboles caducifolios de hoja ancha que producen semillas desnudas directamente en las ramas. Dioicos. Contienen tejidos vasculares. Espermatozoides flagelados. El ginkgo es el único representante actual. Una especie.

Filo Gnetophyta *Gnetofitas* Arbustos leñosos, enredaderas o pequeños árboles que producen semillas desnudas en estróbilos. Contienen tejidos vasculares. Presentan muchas características similares a las plantas con flores. Unas 70 especies.

Filo Anthophyta *Plantas con flores o angiospermas* El grupo de plantas más grande y exitoso. Heterospóricas; esporofitos dominantes con gametofitos muy reducidos. Contienen tejidos vasculares. Presentan flores, frutos y semillas (encerradas en el fruto; las semillas contienen endospermo como tejido nutritivo). Doble fecundación. Más de 300,000 especies.

DOMINIO EUKARYA, REINO FUNGI

Organismos eucarióticos, la mayor parte pluricelulares, con paredes celulares de quitina. Son heterótrofos que secretan enzimas digestivas sobre la fuente de alimento y después lo absorben predigerido. La mayoría son descomponedores, aunque algunos son parásitos. Se reproducen por medio de esporas, que pueden producirse de forma sexual o asexual. No tienen etapas flageladas excepto en los quítridos. Se clasifican como opistocontos (junto con coanoflagelados y animales) porque las células flageladas, cuando están presentes, tienen un flagelo único posterior (del griego *opistho*, "posterior", y *kontos*, "polo").

Filo Chytridiomycota *Quitridiomicetos o quítridos* Parásitos y descomponedores que se hallan principalmente en agua dulce. Las células móviles (gametos y zoosporas) contienen un único flagelo posterior. Se reproducen tanto sexual como asexualmente. Alrededor de 1000 especies.

Filo Zygomycota *Cigomicetos (mohos)* Importantes descomponedores; algunos son parásitos de insectos. Producen esporas latentes sexuales llamadas *cigosporas*, y esporas asexuales, haploides e inmóviles en un esporangio. Las hifas son cenocíticas. Muchos son heterotálicos (dos tipos de individuos para el apareamiento). Unas 1100 especies.

Filo Glomeromycota *Glomeromicetos* Simbiontes que forman asociaciones micorrícicas intracelulares dentro de las raíces de muchos árboles y plantas herbáceas. Se reproducen asexualmente por medio de grandes esporas plurinucleadas llamadas *blastosporas*. Alrededor de 200 especies.

Filo Ascomycota *Ascomicetos u hongos de saco (levaduras, mohos pulverulentos, mohos, colmenillas, trufas)* Importantes simbiontes; 98% de los hongos que forman los líquenes son ascomicetos; algunos forman micorrizas. En la reproducción sexual se forman ascosporas en sacos denominados ascos; en la asexual se producen esporas llamadas *conidios* que se desprenden de los conidióforos. Las hifas suelen tener tabiques perforados. Presentan fase dicariótica. Aproximadamente 32,000 especies.

Filo Basidiomycota *Basidiomicetos (champiñones, hongos en repisa, hongos bola)* Muchos forman micorrizas con raíces de árboles. En la reproducción sexual forman basidiosporas en un basidio; la asexual es rara. Las hifas suelen tener tabiques perforados. Presentan fase dicariótica. Más de 30,000 especies.

DOMINIO EUKARYA, REINO ANIMALIA

Heterótrofos eucarióticos pluricelulares con células diferenciadas. En la mayor parte de los animales, las células se organizan en tejidos, éstos en órganos; estos dos últimos forman sistemas de órganos especializados que realizan funciones específicas. Casi todos los animales tienen un sistema nervioso bien desarrollado y responden a cambios en su ambiente según sea necesario. La mayor parte es capaz de desplazarse al menos durante parte de su ciclo vital. En su mayoría son diploides y se reproducen sexualmente; los espermatozoides haploides flagelados se unen con óvulos inmóviles grandes, formando cigotos diploides que experimentan escisión. Se clasifican como opistocontos (junto con coanoflagelados y hongos) porque las células flageladas, cuando están presentes, tienen un flagelo único posterior (del griego *opistho*, "posterior", y *kontos*, "polo").

Filo Porífera *Esponjas* Principalmente marinos; viven solitarios o en colonias. El cuerpo presenta muchos poros a través de los cuales circula el agua. El alimento es extraído del agua por filtración mediante células de collar (coanocitos). Reproducción asexual por gemación; reproducción sexual externa en la que los espermatozoides son liberados y nadan hacia el óvulo interno. La larva tiene motilidad. Unas 15,000 especies.

Filo Cnidaria *Hydras, medusas, anémonas de mar, corales* Marinos, con unas pocas especies de agua dulce; solitarios o en colonias; formas de pólipo y medusa. Simetría radial. La boca está rodeada por tentáculos. Presentan células urticantes (cnidocitos) con estructuras urticantes llamadas *nematocistos*. Larva plánula. Alrededor de 10,000 especies.

Filo Ctenophora *Medusas peine* Marinos; nadadores de vida libre. Simetría birradial. Presentan dos tentáculos y ocho filas longitudinales de cilios parecidas a peines; el animal se desplaza por medio de estas bandas de cilios. Unas 150 especies.

Protóstomos: Lophotrochozoa

Celomados (se caracterizan por poseer un celoma verdadero; es decir, una cavidad corporal cubierta en su totalidad con mesodermo). Segmentación determinada en espiral; la boca suele desarrollarse a partir del blastoporo. Dos ramas de protóstomos: Lophotrochozoa y Ecdysozoa. Los Lophotrochozoa incluyen a platelmintos, nemertinos (gusanos cinta), moluscos,

anélidos, los filos de lofoforados y los rotíferos. El nombre *Lophotrochozoa* proviene de dos características de algunos animales de este clado: la lofofora, un collar (anillo) ciliado de tentáculos alrededor de la boca en tres pequeños grupos de animales, y la larva trochofora que caracteriza sus dos grupos principales: moluscos y anélidos.

Filo Platyhelminthes *Gusanos planos* Acelomados (sin cavidad corporal); la región entre la pared corporal y los órganos internos está llena de tejido. Las planarias son de vida libre; las duelas (trematodos) y las tenias son parásitas. Cuerpo dorsoventralmente aplanado; presentan cefalización y tres capas de tejido. Sistema nervioso simple con ganglios en la región cefálica. Los órganos excretores son protonefridios con células flamígeras. Unas 20,000 especies.

Filo Nemertea *Gusanos con probóscide (también llamados gusanos cinta)* Cuerpo largo, aplanado dorsoventralmente, con una probóscide compleja, utilizada para la defensa y la captura de presas. Funcionalmente acelomados, pero tienen un pequeño celoma verdadero en la probóscide. Sistemas de órganos definidos. Tracto digestivo completo. Sistema circulatorio con sangre. Unas 1200 especies.

Filo Mollusca *Caracoles, almejas, calamares, pulpos* Animales de cuerpo blando no segmentado, por lo general cubierto por una concha dorsal. Tienen un pie muscular ventral. La mayor parte de los órganos se localiza por encima del pie en la masa visceral. Un manto que secreta la concha cubre la masa visceral y forma la cavidad del manto, que contiene branquias. Larva trocófora y/o velígera. Más de 80,000 especies.

Filo Annelida *Gusanos segmentados: poliquetos, lombrices de tierra, sanguijuelas* Tanto la pared corporal como los órganos internos están segmentados. Los segmentos corporales están separados por tabiques. Algunos tienen apéndices no articulados. Para la locomoción utilizan sedas. Sistema circulatorio cerrado; metanefridios; tubo digestivo con regiones especializadas. Larva trocófora. Unas 15,000 especies.

Filo Brachiopoda *Lámparas de mar* Uno de los filos de lofoforados. Marinos; cuerpo encerrado entre dos valvas. Unos 325 especies.

Filo Phoronida Uno de los filos de lofoforados. Gusanos marinos tubícolas. Unas 20 especies.

Filo Bryozoa Uno de los filos de lofoforados. Principalmente marinos; colonias sésiles formadas por gemación asexual. Alrededor de 4500 especies.

Filo Rotifera *Animales "que poseen ruedas"* Animales microscópicos acuáticos. El extremo anterior tiene una corona de cilios que parece una rueda cuando los cilios se mueven. El extremo posterior es cónico (aguzado) y forma un pie. Se caracterizan por poseer pseudoceloma (cavidad corporal no completamente recubierta de mesodermo). Número constante de células en el adulto. Unas 2000 especies.

Protóstomos: Ecdysozoa

Los animales de este grupo se caracterizan por presentar ecdisis (muda).

Filo Nematoda *Gusanos redondos: áscaris, uncinarias, lombriz intestinal* Gusanos cilíndricos, delgados y largos, cubiertos por una cutícula. Se caracterizan por presentar pseudoceloma (cavidad corporal no completamente cubierta de mesodermo). Formas de vida libre y parásitas. Unas 80,000 especies.

Filo Arthropoda *Arácnidos (arañas, ácaros, garrapatas), crustáceos (langostas, cangrejos, camarones), insectos, ciempiés, milpiés* Animales segmentados con apéndices articulados pares y exoesqueleto duro de quitina. Sistema circulatorio abierto con un corazón dorsal. El hemocele ocupa la mayor parte de la cavidad corporal y el celoma es de tamaño reducido. Más de un millón de especies.

Deuteróstomos

Celomados con segmentación radial indeterminada. El blastoporo se convierte en el ano y la boca se forma a partir de una segunda abertura.

Filo Echinodermata *Estrellas de mar, erizos de mar, dólares de arena (galletas de mar), pepinos de mar* Animales marinos. Simetría pentarradial cuando son adultos; bilateral cuando son larvas. Endoesqueleto formado por pequeñas placas calcáreas. Sistema vascular acuífero (hidrovascular); pies ambulacrales para la locomoción. Alrededor de 7000 especies.

Filo Hemichordata *Gusanos bellota* Animales marinos con un collar de cilios alrededor de la boca. La probóscide muscular anterior está conectada por una región de collar a un largo cuerpo vermiforme. La forma larvaria es parecida a la de los equinodermos. Alrededor de 100 especies.

Filo Chordata *Subfilo Urochordata (tunicados), subfilo Cephalochordata (anfioxos o lancetas), subfilo Vertebrata (peces, anfibios, reptiles, aves, mamíferos)* Notocorda; hendiduras faríngeas; cordón nervioso tubular dorsal; cola posanal presente en algunas fases del ciclo vital. Unas 60,000 especies.

Apéndice C

Comprensión de términos biológicos

La tarea del lector de dominar nuevos términos biológicos se simplificará en gran medida si aprende a diseccionar cada nueva palabra. Muchos términos pueden dividirse en un prefijo (la parte de la palabra que precede a la raíz principal), la palabra raíz misma y a menudo un sufijo (una terminación que puede ampliar o modificar el significado de la raíz). A medida que avance en el estudio de la biología, el lector aprenderá a reconocer los prefijos, las raíces y los sufijos más comunes. Este reconocimiento le ayudará a analizar nuevos términos, de modo que podrá determinar con mayor facilidad su significado y le ayudará a recordarlos.

Prefijos

a-, ab- desde, lejos de, aparte (*abducción*, movimiento que se aleja de la línea media del cuerpo)
a-, an-, un- carencia o ausencia de, negación (*asimétrico*, no simétrico)
ad- (también **af-**, **ag-**, **an-**, **ap-**) a, hacia (*aducción*, movimiento hacia la línea media del cuerpo)
alo- diferente (*crecimiento alométrico*, diferentes ritmos de crecimiento para distintas partes del cuerpo durante el desarrollo)
ambi- ambos lados (*ambidiestro*, capaz de utilizar ambas manos)
andro- masculino (*androceo*, la parte masculina de una flor)
anis- desigual (*anisogamia*, reproducción sexual en la que los gametos tienen distinto tamaño)
ante- hacia delante, antes (*anteflexión*, flexión hacia adelante)
anti- contra (*anticuerpo*, proteína que tiene la capacidad de reaccionar contra sustancias ajenas al organismo)
auto- uno mismo (*autótrofo*, organismo que produce su propio alimento)
bi- dos (*bianual*, planta que necesita dos años para completar su ciclo de vida)
bio- vida (*biología*, el estudio de la vida)
circun, circ- alrededor (*circuncisión*, corte alrededor de un órgano)
co-, con- con, junto a (*congénito*, que existe desde el nacimiento o antes de él)
contra- contra, opuesto (*contracepción*, opuesto a la concepción)
cito- célula (citología, el estudio de las células)
di- dos (*disacárido*, compuesto formado por dos moléculas de azúcar en combinación química)
dis- separado, separar (*diseccionar*, dividir en dos o más partes cortando)
ecto- fuera, externo (*ectodermo*, capa externa de células)
end-, endo- dentro, interno (*retículo endoplásmico*, red de membranas presente dentro del citoplasma)
epi- sobre, alrededor (*epidermis*, sobre la dermis)
exo-, ex, e-, ef- fuera de (*extensión*, alargamiento respecto a las dimensiones previas)
extra- fuera, más allá de (*membrana extraembrionaria*, membrana que rodea y protege al embrión)
gravi- pesado (*gravitropismo*, crecimiento de una planta en respuesta a la gravedad)
hemi- medio (*hemisferio cerebral*, mitad lateral del cerebro)
hetero- otro, distinto (*heterocigoto*, que tiene miembros distintos de un par génico)
homeo- estable, uniforme (*homeostasis*, conservación de un estado estable)
homo-, hom- mismo (*homólogo*, que se corresponde en estructura; homocigoto, que tiene miembros idénticos en un par génico)
hiper- excesivo, más allá de lo normal (*hipersecreción*, secreción excesiva
hipo- insuficiente, debajo de, deficiente en (*hipotónico*, una solución cuya presión osmótica es menor que la de una solución con la que se compara)
im-, in- ausencia, negación (*flor incompleta*, una flor que carece de una o más de sus cuatro estructuras principales)
inter- entre (*intersticial*, situado entre partes)
intra- dentro (*intracelular*, dentro de la célula)
iso- igual, parecido (*isotónico*, misma presión osmótica)
macro- grande (*macronúcleo*, un núcleo grande y poliploide que se encuentra en los ciliados)
mal- malo, anormal (*malnutrición*, nutrición inadecuada)
mega- grande (*megacariocito*, célula gigante de la médula ósea)
meso- medio (*mesodermo*, capa intermedia de tejido del embrión animal)
meta- después de, más allá de (*metafase*, etapa de la mitosis postprofase)
micro- pequeño (*microscopio*, instrumento para ver objetos pequeños
mono- uno (*monocotiledóneas*, grupo de plantas con flores que tienen un solo cotiledón u hoja de la semilla)
oligo- pequeño, poco, escaso (*lago oligotrófico*, el deficiente en nutrientes y organismos)
oo-, ovo- huevo (*oocito*, célula que se convierte en un óvulo maduro)
paido- niño (*paidomorfosis*, conservación de características juveniles en el adulto)
para- cerca, junto, más allá de (*paracentral*, cerca del centro)
peri- alrededor de (*membrana pericárdica*, la que rodea al corazón)
poli- muchos, mucho, múltiples, complejo (*polisacárido*, hidrato de carbono formado por muchos azúcares simples)
pos-, post- detrás, posterior (*postnatal*, posterior al nacimiento)
pre- antes (*prenatal*, anterior al nacimiento)
pseudo- falso (*pseudópodo*, prolongación citoplasmática transitoria emitida por una célula, es decir, "falso pie")
retro- posterior, hacia atrás (*retroperitoneal*, localizado detrás del peritoneo)
semi- mitad, medio (*semilunar*, en forma de media luna)
sub- bajo, inferior (*tejido subcutáneo*, localizado inmediatamente debajo de la piel)
super-, supra- arriba, encima de (*suprarrenal*, encima del riñón)
sim- con, junto a (*especiación simpátrida*, la evolución de una nueva especie dentro de la misma región geográfica que la especie progenitora)
sin- con, junto (*síndrome*, grupo de síntomas que se producen juntos y que caracterizan a una enfermedad)
trans- a través, más allá de (*transporte*, traslado de algo de un lugar a otro)

Sufijos

able, ible capaz de (*viable,* capaz de vivir)

-ad se usa en anatomía para formar adverbios de dirección (cefálico, relativo al cerebro)

-asia, -asis, -esis condición o estado de (*eutanasia,* estado de "buena muerte")

-cida que mata o destruye (*biocida,* sustancia que mata organismos)

-emia condición de la sangre (*anemia,* condición de la sangre en la que existe una deficiencia de eritrocitos)

-geno algo producido o generado, o bien, que produce o genera (*patógeno,* un organismo que ocasiona enfermedad)

-grafía, -grama registro, trazo, impresión (*electrocardiograma,* registro de la actividad eléctrica del corazón)

-grafo que registra o traza (*electrocardiógrafo,* instrumento para registrar la actividad eléctrica del corazón)

-ico sufijo formador de adjetivos que significa *de* o *relativo a* (*oftálmico,* relativo al ojo)

-itis inflamación de (*apendicitis,* inflamación del apéndice)

-logía estudio o ciencia de (*citología,* estudio de las células)

-oide parecido a, con forma de (*tiroides,* con forma de escudo, en referencia a la forma de la glándula tiroidea)

-oma tumor (*carcinoma,* tumor maligno)

-osis indica enfermedad (*psicosis,* trastorno mental)

-patía enfermedad (*dermopatía,* enfermedad de la piel)

-filo hoja (*mesófilo*, el tejido medio de la hoja)

-scopio instrumento para ver u observar (*microscopio,* instrumento para ver objetos pequeños)

Algunas raíces comunes

abscis cortar (*abscisión,* caída de las hojas u otras partes de las plantas)

angi, angio vaso (*angiosperma,* una planta que produce semillas encerradas en un fruto o "vaso")

apic punta, vértice (*meristemo apical,* zona de división celular ubicada en las puntas de tallos y raíces vegetales)

artr articulación (*artrópodos,* animales invertebrados con patas articuladas y cuerpo segmentado)

aux crecer, aumentar (*auxina,* una hormona vegetal que participa en el crecimiento y el desarrollo)

blasto célula formadora, capa germinal (*osteoblasto,* célula que da lugar a las células óseas)

braqui brazo (*arteria braquial,* vaso que irriga el brazo)

bri crecer, hincharse (*embrión,* organismo en las primeras fases del desarrollo)

cardi corazón (*cardiaco,* relativo al corazón)

carot zanahoria (*caroteno,* pigmento vegetal amarillo, naranja o rojo)

cefal cabeza (*cefálico,* relativo a la cabeza)

cerebr cerebro (*cerebral,* concerniente al cerebro)

cervic cuello (*cervical,* relativo al cuello)

clor verde (*clorofila,* pigmento verde presente en las plantas

condr cartílago (*condrocito*, célula del cartílago)

crom color (*cromosoma,* estructura que se tiñe intensamente, presente en el núcleo)

cili pelo pequeño (*cilio,* pelo citoplasmático fino y corto que se extiende desde la superficie de una célula)

coleo una vaina (*coleóptilo,* vaina protectora que rodea al tallo en las plántulas de los pastos)

conjug unión (*conjugación,* fenómeno sexual que aparece en determinados protistas)

cran cráneo (*craneal*, perteneciente al cráneo)

decid que cae (*deciduas* o *caducifolias,* plantas que pierden las hojas al final de la temporada de crecimiento)

dehis abrir (*fruto dehiscente,* el que se abre en la madurez)

derm piel (*dermatología,* estudio de la piel)

ecol casa, morada (*ecología,* el estudio de los organismos en su ambiente; es decir, "su casa")

enter intestino (*enterobacteria,* grupo de bacterias que incluye especies que habitan en el intestino del ser humano y otros animales)

evol desarrollarse (*evolución,* producción de descendencia modificación, cambio direccional gradual)

fil hilo (*filamento,* el delgado pedúnculo del estambre en las flores)

gamet esposa o esposo (*gametangio,* la parte de una planta, protista u hongo que produce células reproductivas)

gastr estómago (*aparato gastrointestinal,* el aparato digestivo)

gluc, gluco dulce, azúcar (*glucógeno,* forma de almacenamiento de glucosa)

gon semilla (*gónada*, órgano que produce gametos)

gut gota (*gutación*, pérdida de agua líquida por "goteo" en las plantas)

gimn desnudo (*gimnosperma,* planta que produce semillas que no están encerradas en un fruto; es decir, "desnudas")

hem sangre (*hemoglobina*, pigmento de los glóbulos rojos)

hepat hígado (*hepático*, del hígado o relativo al mismo)

hist tejido (*histología*, estudio de los tejidos)

hidr agua (*hidrólisis*, reacción de rotura o degradación en la que participa agua)

leuc blanco (*leucocito*, glóbulo blanco)

menin membrana (*meninges,* las tres membranas que rodean al cerebro y la médula espinal)

morf forma (*morfogénesis*, desarrollo de la forma corporal)

mi, mio músculo (*miocardio*, capa muscular del corazón)

mic hongo (*micelio*, cuerpo vegetativo de un hongo)

nefr riñón (*nefrona*, unidad microscópica del riñón)

neur, nerv nervio (*neuromuscular*, relativo a nervio y músculo)

occip parte posterior de la cabeza (*occipital*, región de la nuca)

ost hueso (*osteología*, estudio de los huesos)

pat enfermedad (*patólogo*, que estudia las enfermedades)

ped, pod pie (*bípedo*, que camina en dos pies)

fag comer (*fagocitosis*, proceso por el cual determinadas células ingieren partículas y materia extraña)

fil amor, afinidad, atracción (*hidrofílica*, sustancia que atrae al agua)

floe corteza de un árbol (*floema*, tejido conductor de alimento en las plantas, que corresponde a la corteza en las plantas leñosas)

fit planta (*xerofita*, planta adaptada a condiciones xéricas o secas)

planct herrante (*plancton*, protistas acuáticos microscópicos que flotan o son arrastrados pasivamente)

riz raíz (*rizoma*, tallo subterráneo horizontal parecido superficialmente a una raíz)

escler duro (*esclerénquima*, células que proporcionan resistencia y sostén al cuerpo vegetal)

sifo tubo (*sifonáceo*, tipo de forma corporal tubular de determinadas algas)

som cuerpo (*cromosoma,* estructura que se tiñe intensamente, presente en el núcleo)

sor pila, montón (*soro*, racimo o "montón" de esporangios en un helecho)

espor semilla (*espora*, célula reproductiva que da origen a organismos individuales en plantas, protistas y hongos)

estom boca (*estoma*, poro pequeño, "boca", en la epidermis de las plantas)

tigm contacto (*tigmotropismo*, crecimiento vegetal en respuesta al contacto)

tromb coágulo (*trombo*, coágulo en un vaso sanguíneo)

trof nutrición (*heterótrofo*, organismo que depende de otros para alimentarse)

tropi vuelta (*tigmotropismo*, crecimiento de una planta en respuesta al contacto con un objeto sólido, como cuando un zarcillo "gira" en torno al alambre de una cerca para enredarse

visc relativo a un órgano interno o cavidad corporal (*vísceras*, órganos internos)

xant amarillo (*xantofila*, pigmento amarillo presente en plantas)

xil madera (*xilema*, tejido conductor de agua en las plantas, la "madera" de las plantas leñosas)

zoo animal (*zoología*, la ciencia de los animales)

Apéndice D

Abreviaturas

En las ciencias biológicas se utiliza una gran cantidad de abreviaturas, por una buena razón. Muchos términos técnicos de biología y bioquímica son largos y difíciles de pronunciar. Con todo, puede resultar difícil para los principiantes comprender el significado de expresiones como NADPH o EPSP. A continuación, y como fuente de consulta rápida para el lector, se enumeran algunas de las abreviaturas más comunes empleadas en biología.

A adenina
ABA ácido abscísico
ABC, transportadores transportadores con casete de unión ATP
ACV accidente cardiovascular
ADA adenosina desaminasa
ADN ácido desoxirribonucleico
ADNc ácido desoxirribonucleico complementario
ADNmt ADN mitocondrial
ADP difosfato de adenosina
AIA ácido indoleacético (auxina natural)
ALH antígeno leucocítico humano
AMP monofosfato de adenosina
AMPc monofosfato de adenosina cíclico
ARN ácido ribonucleico
ARNi ARN de interferencia
ARNm ARN mensajero
ARNmi ácido microrribonucleico
ARNr ARN ribosómico
ARNsi ARN pequeño de interferencia (ARN de silenciamiento)
ARNsn ARN nuclear pequeño
ARNsno ácido ribonucleico nucleolar pequeño
ARNt ARN de transferencia
ATP trifosfato de adenosina
AV, nódulo o válvula nódulo o válvula auriculoventricular (del corazón)
B, linfocito o célula linfocito responsable de la inmunidad mediada por anticuerpos
BR brasinosteroides
C citosina
C_3 ruta de tres carbonos para la fijación de carbono (Ciclo de Calvin)
C_4 ruta de cuatro carbonos para la fijación de carbono
caja TATA secuencia de bases en el promotor de los eucariotas
CBA cromosoma bacteriano artificial
CBS glóbulos blancos (leucocitos)
CD4, célula T célula T ayudadora (T_A); tiene un marcador de superficie denominado CD4
CD8, célula T célula T con un marcador de superficie denominado CD8; incluye a las células T citotóxicas
Cdc proteína quinasa dependiente de ciclina
célula NK célula "asesina" natural
células ME células madre embrionarias
CFC clorofluorocarbono
CFTR regulador de la conductancia transmembrana en la fibrosis quística
CHM complejo de histocompatibilidad mayor
ciclo ATC ciclo de los ácidos tricarboxílicos (sinónimo del ciclo del ácido cítrico)
CITES Convención sobre el Comercio Internacional de Especies Amenazadas Fauna y Flora Silvestres
CMPi células madre pluripotentes inducidas
CNS sistema nervioso central
CNV variaciones del número de copia
CoA Coenzima A
COD carbono orgánico disuelto
COMT centro organizador de microtúbulos
CP creatina fosfato
CPA complejo promotor de la anafase *o* célula presentadora de antígeno
CREB proteína de unión al elemento de respuesta al AMP cíclico
CRS glóbulos rojos (eritrocito)
DAG diacilglicerol
DGP diagnóstico genético de preimplantación
DIU dispositivo intrauterino
E_A energía de activación (de una enzima)
EA enfermedad de Alzheimer
ECG electrocardiograma
EEG electroencefalograma
EH enfermedad de Huntington
EIP enfermedad inflamatoria pélvica
EKG electrocardiograma
ENSO oscilación meridional de El Niño
EPOC enfermedad pulmonar obstructiva crónica
EQR quinasas extracelulares reguladas por señal
ESE etiqueta de secuencias expresadas
estructura 9 + 2 la de los cilios o flagelos (de eucariotas)
estructura 9 × 3 la del centriodo o cuerpo basal (de eucariotas)
ETS enfermedad transmitida sexualmente
F_1 primera generación filial
F_2 segunda generación filial
Factor VIII factor de coagulación sanguínea (ausente en hemofílicos)
FAD/$FADH_2$ dinucleótido de flavina y adenina (formas oxidada y reducida, respectivamente)
fase G_1 primera fase del ciclo celular
fase G_2 segunda fase del ciclo celular
fase S fase de síntesis de ADN (del ciclo celular)
FCE fluido cerebroespiral
FCSI o IGF factor de crecimiento semejante a insulina
FNT factor de necrosis tumoral
FPM factor promotor de la mitosis
FPSM fetoproteína α del suero materno
G guanina
G3P gliceraldehído-3-fosfato
GA giberelina

GAA genoma ancho de asociación
GAA Global Amphibian Assessment (Evaluación Global de Anfibios por la World Conservation Union)
GABA ácido gamma-aminobutírico
GC gasto cardiaco
GCh gonadotropina coriónica humana
generación P generación parental
GH hormona del crecimiento (somatotropina)
GINA Genetic Information Nondiscrimination Act (Ley de No Discriminación de Información Genética)
GTP trifosfato de guanosina
HACT hormona adrenocorticotrópica
HAD hormona antidiurética
Hb hemoglobina
HBEF bosque experimental de Hubbard Brook
HBO_2 oxihemoglobina
HC hormona cerebral (de insectos)
HCFC hidroclofluorocarbonos
HCh hormona del crecimiento humano
HEM hormona estimulante de melanocitos
HFC hidrofluorocarbonos
HFIS hibridación fluorescente *in situ*
HJ hormona juvenil (de insectos)
HL hormona luteinizante
HLGn hormona liberadora de gonadotropina
HPT hormona paratiroidea
HSF hormona folículo estimulante
HUGO Organización del Genoma Humano
IDCS inmunodeficiencia combinada severa
Ig inmunoglobulina, como IgA, IgC, etc.
IM infarto al miocardio
IP_3 inusitol trifosfato
IPCC Panel Intergubernamental de las Naciones Unidas sobre Cambio Climático
IRM imagen de resonancia magnética
IUCN Unión Mundial para la Conservación de la Naturaleza
kb kilobase
LAD lipoproteína de alta densidad
LBD lipoproteína de baja densidad
LDH lactato deshidrogenasa
linfocito T o célula T linfocito responsable de la inmunidad celular
linfocito T_C célula T citotóxica (célula T CD8)
linfocito T_H célula T ayudadora (célula T CD4)
LSD dietilamida del ácido lisérgico
luz UV luz ultravioleta
MAC metabolismo ácido de las crasuláceas
MAO monoaminooxidasa
MAP microtúbulos asociados a proteínas
ME microscopio electrónico o micrógrafo
MEC matriz extracelular
MEE microscopio electrónico de escaneo o micrógrafo
ML microscopio de luz o micrógrafo
MVC muestreo de vellosidades coriónicas
n*, 2*n el número de cromosomas de un gameto y de un cigoto
$NADP^+$/NADPH dinucleótido de nicotinamida y adenina fosfato (formas oxidada y reducida, respectivamente)
NAD^+/NADH dinucleótido de nicotinamida y adenina (formas oxidada y reducida, respectivamente)
NAG *N*-acetil glucosamina
NMDA *N*-metil-D aspartato (un ligando artificial)
NO óxido nítrico
nodo SA nódulo sinoauricular (del corazón)
NSF Fundación Nacional de la Ciencia
P53 un gen supresor de tumores
P680 centro de reacción del fotosistema II
P700 centro de reacción del fotosistema I
PABA ácido paraaminobenzoico
PAC proteína activadora por catabolitos
PAF patrón de acción fijo
PAM proteína activada por mitógeno
PEP fosfoenolpiruvato
PEPS potencial excitatorio postsináptico (de una neurona)
Pfr fitocromo (forma que absorbe luz del rojo lejano)
PGA fosfoflicerato
PIF3 factor-3 de interacción con el fitocromo
PKU fenilcetonuria
PLFR polimorfismo de longitud de los fragmentos de restricción
PLP potenciación a largo plazo
PMAP patrones moleculares asociados a patógeno
PMV población mínima viable
PNA péptido natriurético atrial
porción Fab la parte de un anticuerpo que se une a un antígeno
porción Fc la parte de un anticuerpo que interactúa con células del sistema inmunitario
PPSI potencial inhibitorio postsináptico (de una neurona)
Pr fitocromo (forma que absorbe la luz roja)
pre-ARNm precursor del ARN mensajero (en eucariotas)
proteína G molécula de señalización que requiere GTP
proteína UCS proteína de unión a cadena simple
PRS ARN partícula de ARN en el reconocimiento de señales
PSN polimorfismos de un solo nucleótido
RAO origen africano reciente
RAT receptor de antígeno de la célula T
RCA reanimación cardiopulmonar
RCP reacción en cadena de la polimerasa
RCT repeticiones cortas en tándem
RE retículo endoplásmico
$r_{máx}$ tasa intrínseca de aumento (de una población)
RNPnp complejo ribonucleoproteínico nuclear pequeño
rubisco ribulosa bisfosfato carboxilasa/oxigenasa
RuBP ribulosa bisfosfato
SA síndrome de Angelman
SAR sistema activador reticular
SCV sistema cardiovascular
SIDA síndrome de inmunodeficiencia adquirida
SNP sistema nervioso periférico
SPW síndrome de Prader-Willi
ssp subespecies
sueño REM sueño con movimiento rápido de ojos
T timina
TEM microscopio electrónico de transmisión o micrógrafo
Tm transporte tubular máximo
TMB tasa metabólica basal
U uracilo
uma unidad de masa atómica (Dalton)
VIH virus de inmunodeficiencia humana
VPH virus del papiloma humano

Apéndice E

Respuestas a Evalúe su comprensión

Capítulo 1: 1. a 2. c 3. a 4. d 5. b 6. e 7. c 8. d 9. b 10. c 11. e 12. e

Capítulo 2: 1. c 2. e 3. a 4. b 5. c 6. d 7. a 8. a 9. d 10. e 11. e 12. e

Capítulo 3: 1. d 2. b 3. e 4. c 5. c 6. a 7. a 8. b 9. e 10. c 11. e 12. b

Capítulo 4: 1. b 2. a 3. d 4. d 5. a 6. e 7. d 8. a 9. b 10. e 11. a

Capítulo 5: 1. c 2. c 3. e 4. a 5. b 6. e 7. d 8. e 9. b 10. b 11. c 12. e

Capítulo 6: 1. a 2. e 3. e 4. d 5. c 6. a 7. d 8. b 9. a 10. c 11. d 12. c

Capítulo 7: 1. e 2. d 3. b 4. c 5. b 6. c 7. e 8. e 9. b 10. b 11. b 12. a

Capítulo 8: 1. d 2. c 3. a 4. a 5. b 6. c 7. d 8. d 9. d 10. e 11. b

Capítulo 9: 1. a 2. d 3. c 4. a 5. a 6. e 7. a 8. c 9. a 10. c 11. b

Capítulo 10: 1. d 2. c 3. a 4. d 5. e 6. d 7. c 8. a 9. c 10. b 11. b 12. (1) −c, (2) −e, (3) −b, (4) −d, (5) −a

Capítulo 11: 1. d 2. c 3. c 4. e 5. c 6. b

7. La condición de ala corta es recesiva. Ambos padres son heterocigóticos.

8. Se espera que los descendientes F_1 sean negros y de cabello corto. Hay 1/16 de probabilidad de descendientes morenos, bronceados y de cabello largo en la generación F_2.

9. Sí.

10. El gallo es *PpRr*; la gallina A es *PpRR*; la gallina B es *Pprr*; y la gallina C es *PPRR*.

11. Este es un cruzamiento de prueba de dos puntos que involucra dos loci ligados. Las clases parentales de descendientes son *Aabb* y *aaBb*; las clases recombinantes son *AaBb* y *aabb*. Hay un 4.6% de recombinación, que corresponde a 4.6 unidades de mapa entre los loci.

12. Si los genes B y C están a 10 unidades de mapa entre sí, el gen A está en el punto medio. Si los genes B y C están a dos unidades de mapa entre sí, el gen C está en el punto medio.

Capítulo 12: 1. c 2. d 3. d 4. e 5. b 6. d 7. b 8. e 9. d 10. b 11. a 12. b

Capítulo 13: 1. e 2. a 3. b 4. d 5. b 6. a 7. e 8. c 9. a 10. d 11. b 12. e

Capítulo 14: 1. a 2. c 3. a 4. c 5. c 6. c 7. b 8. c 9. e 10. a 11. c

Capítulo 15: 1. a 2. b 3. e 4. e 5. a 6. b 7. a 8. c 9. a 10. c 11. b 12. a

Capítulo 16: 1. e 2. a 3. c 4. e 5. a 6. d 7. c 8. e 9. d 10. e 11. a

Capítulo 17: 1. c 2. d 3. b 4. a 5. c 6. d 7. b 8. e 9. c 10. b 11. d 12. c

Capítulo 18: 1. d 2. b 3. c 4. c 5. b 6. b 7. d 8. e 9. b 10. b 11. c

Capítulo 19: 1. b 2. b 3. b 4. d 5. b 6. b 7. c 8. a 9. e 10. b 11. c 12. d

Capítulo 20: 1. a 2. a 3. c 4. d 5. b 6. c 7. b 8. e 9. c 10. d

Capítulo 21: 1. a 2. b 3. d 4. c 5. e 6. c 7. a 8. a 9. b 10. b 11. c 12. c

Capítulo 22: 1. c 2. a 3. a 4. b 5. e 6. a 7. b 8. b 9. d 10. c 11. c 12. e

Capítulo 23: 1. b 2. a 3. e 4. c 5. a 6. a 7. e 8. c 9. b 10. e 11. d 12. a

Capítulo 24: 1. e 2. a 3. b 4. c 5. a 6. c 7. e 8. a 9. c 10. d 11. b

Capítulo 25: 1. d 2. b 3. b 4. a 5. a 6. c 7. e 8. d 9. e 10. a 11. a

Capítulo 26: 1. c 2. a 3. c 4. b 5. d 6. d 7. b 8. a 9. d 10. e 11. c

Capítulo 27: 1. d 2. b 3. d 4. d 5. a 6. b 7. c 8. a 9. c 10. d 11. c 12. c

Capítulo 28: 1. e 2. b 3. d 4. a 5. e 6. d 7. b 8. d 9. a 10. c 11. a 12. c

Capítulo 29: 1. a 2. b 3. e 4. d 5. d 6. a 7. e 8. c 9. c 10. c 11. b 12. e

Capítulo 30: 1. d 2. e 3. b 4. a 5. b 6. d 7. c 8. a 9. b 10. d 11. c

Capítulo 31: 1. a 2. c 3. b 4. d 5. a 6. e 7. b 8. d 9. b 10. e 11. d

Capítulo 32: 1. b 2. b 3. a 4. b 5. d 6. e 7. e 8. c 9. a 10. c 11. e

Capítulo 33: 1. a 2. c 3. d 4. b 5. c 6. c 7. a 8. b 9. b 10. e 11. a

Capítulo 34: 1. c 2. d 3. d 4. e 5. d 6. a 7. e 8. c 9. a 10. c 11. a

Capítulo 35: 1. d 2. e 3. b 4. b 5. a 6. b 7. e 8. c 9. b 10. a 11. b

Capítulo 36: 1. c 2. b 3. b 4. a 5. c 6. c 7. d 8. a 9. d 10. e 11. a

Capítulo 37: 1. c 2. d 3. c 4. a 5. c 6. b 7. b 8. d 9. c 10. d 11. a

Capítulo 38: 1. c 2. a 3. b 4. c 5. e 6. e 7. d 8. d 9. b 10. e 11. e 12. b

Capítulo 39: 1. b 2. b 3. a 4. a 5. e 6. e 7. c 8. a 9. d 10. a 11. c 12. d

Capítulo 40: 1. a 2. c 3. c 4. a 5. d 6. b 7. e 8. e 9. b 10. c 11. d

Capítulo 41: 1. c 2. b 3. d 4. e 5. a 6. c 7. c 8. c 9. c 10. b 11. e

Capítulo 42: 1. b 2. d 3. c 4. a 5. b 6. a 7. e 8. e 9. b 10. b 11. a

Capítulo 43: 1. e 2. c 3. a 4. d 5. a 6. b 7. e 8. d 9. b 10. b 11. c

Capítulo 44: 1. b 2. d 3. a 4. b 5. a 6. c 7. e 8. d 9. e 10. e 11. d

Capítulo 45: 1. b 2. c 3. e 4. c 5. a 6. b 7. e 8. d 9. c 10. b 11. a

Capítulo 46: 1. a 2. a 3. c 4. b 5. c 6. d 7. e 8. c 9. e 10. c 11. d

Capítulo 47: 1. c 2. d 3. d 4. e 5. a 6. b 7. d 8. a 9. b 10. c 11. c

Capítulo 48: 1. c 2. d 3. e 4. b 5. e 6. d 7. a 8. a 9. c 10. d 11. e

Capítulo 49: 1. b 2. c 3. d 4. a 5. c 6. e 7. a 8. d 9. a 10. b 11. e

Capítulo 50: 1. c 2. c 3. a 4. e 5. b 6. c 7. e 8. a 9. d 10. a 11. e

Capítulo 51: 1. b 2. d 3. a 4. a 5. d 6. b 7. e 8. b 9. b 10. c 11. b 12. c

Capítulo 52: 1. a 2. b 3. c 4. a 5. b 6. a 7. d 8. e 9. b 10. e 11. a 12. c

Capítulo 53: 1. b 2. b 3. b 4. c 5. b 6. a 7. d 8. e 9. a 10. b 11. e 12. c

Capítulo 54: 1. d 2. d 3. e 4. c 5. c 6. d 7. a 8. d 9. e 10. d 11. e 12. d

Capítulo 55: 1. d 2. e 3. a 4. d 5. e 6. e 7. a 8. b 9. c 10. d 11. d 12. b

Capítulo 56: 1. c 2. a 3. d 4. e 5. c 6. b 7. d 8. b 9. a 10. c 11. e 12. e

Capítulo 57: 1. d 2. e 3. c 4. c 5. c 6. b 7. e 8. e 9. d 10. d 11. c 12. a

Glosario

abscisión Caída normal de hojas (en general estacionaria) o de otras partes de plantas, por ejemplo frutos o flores.

absorción (1) Movimiento de nutrientes y de otras sustancias a través de la pared del tracto digestivo hacia la sangre o linfa. (2) Proceso por el cual la clorofila toma la luz para la fotosíntesis.

acción capilar Capacidad del agua para moverse en tubos de diámetro pequeño como consecuencia de sus propiedades cohesivas y adhesivas.

acelomado Animal que carece de cavidad corporal (celoma). Compárese con *celomado*.

acervo genético Todos los alelos de todos los genes presentes en una población con entrecruzamiento libre.

acetil coenzima A (acetil CoA) Compuesto intermediario clave en el metabolismo; consta de un grupo acetilo de dos carbonos unidos covalentemente a la coenzima A.

acetilcolina Neurotransmisor común liberado por las neuronas colinérgicas, como las neuronas motoras.

ácido Sustancia que es un donador de iones de hidrógeno (protones); los ácidos reaccionan con las bases para formar sales. Compárese con *bases*.

ácido abscísico Hormona de una planta que participa en inactividad y respuestas al estrés.

ácido desoxirribonucleico (ADN) Ácido nucleico de cadena doble; contiene información genética codificada en secuencias específicas de los nucleótidos que lo constituyen.

ácido gamma-aminobutírico (GABA) Neurotransmisor con efecto inhibidor.

ácido graso Lípido que es un ácido orgánico compuesto por una cadena de hidrocarburo larga, sin enlaces dobles (ácido graso saturado), un enlace doble (ácido graso monoinsaturado) o dos o más enlaces dobles (ácido graso poliinsaturado); son componentes de triglicéridos y fosfolípidos, así como monoglicéridos y diglicéridos.

ácido graso insaturado Véase ácido graso.

ácido graso monoinsaturado Véase ácido graso.

ácido graso poliinsaturado Véase ácido graso.

ácido graso saturado Véase ácido graso.

ácido indoleacético Véase *auxina*.

ácido ribonucleico (ARN) Familia de ácidos nucleicos monocatenarios que participan principalmente en la síntesis de proteínas.

ácido salicílico Molécula de señalización que ayuda a las plantas a defenderse frente a plagas de insectos y a patógenos como los virus, ayudando a activar la resistencia sistémica adquirida.

ácido úrico Principal producto nitrogenado de excreción de insectos, aves y reptiles; producto final relativamente insoluble del metabolismo de proteínas; también es un producto final del metabolismo de purinas en mamíferos.

aclimatación Ajuste a cambios estacionales.

acromegalia Enfermedad caracterizada por el crecimiento excesivo de ciertas partes del esqueleto, dedos de las manos y pies, mandíbulas y nariz. Puede ser causada por la secreción excesiva de la hormona del crecimiento, por parte del lóbulo anterior de la glándula pituitaria, luego de haberse completado la osificación del sistema esquelético.

actina Proteína de la que están formados los microfilamentos. La actina, junto con la miosina, es causante de la contracción muscular.

actinópodos Protozoos que se caracterizan por los axópodos que proyectan a través de los poros de su cubierta. Véase *radiolarios*.

acto reflejo Respuesta automática involuntaria a un determinado estímulo que generalmente pretende recuperar la homeostasis.

acuaporina Miembro de una familia de proteínas transportadoras, localizadas en la membrana plasmática, que facilitan el movimiento rápido de las moléculas de agua hacia dentro o fuera de las células.

adaptación (1) Modificación evolutiva que mejora las oportunidades de supervivencia y de éxito reproductivo de un organismo. (2) Disminución en la respuesta de un receptor sometido a una estimulación repetida o prolongada.

adenina Base púrica nitrogenada que es un componente de los ácidos nucleicos y ATP.

adenosina, trifosfato de (ATP) Compuesto orgánico que contiene adenina, ribosa y tres grupos fosfato; de importancia fundamental para la transferencia de energía en las células.

adhesión Propiedad de "pegarse" a alguna otra sustancia. Compárese con *cohesión*.

adicción Dependencia física a una droga, basada generalmente en cambios fisiológicos que se producen en respuesta a la droga. Cuando ésta se retira, el adicto puede sufrir síntomas de adicción característicos.

ADN complementario (ADNc) ADN sintetizado por las transcriptasa inversa utilizando ARN como molde.

ADN mitocondrial (ADNmt) ADN presente en mitocondrias que se transmite por vía materna, de las madres a su descendencia. El ADN mitocondrial muta más rápidamente que el ADN nuclear.

ADN recombinante Cualquier molécula de ADN formada por combinación de genes de diferentes organismos.

ADN Véase *ácido desoxirribonucleico*.

adventicio Aquellos órganos vegetales, como raíces o yemas, que se originan en una posición inusual de una planta.

aeróbico Crecimiento o metabolismo que se produce sólo en presencia de oxígeno molecular. Compárese con *anaeróbico*.

aerobio Organismo que crece o realiza su metabolismo sólo en presencia de oxígeno molecular. Compárese con *anaerobio*.

aferente Que se dirige hacia algún punto de referencia. Compárese con *eferente*.

afloramiento Movimiento ascendente de agua que lleva nutrientes de las profundidades oceánicas a la superficie. En donde ocurre un afloramiento, el océano es muy productivo.

agnatos Peces sin mandíbulas; clase histórica de vertebrados, como lampreas, mixinos y muchas formas ya extintas.

agricultura de roza y quema Tipo de agricultura en el que se tala la selva tropical, se deja secar y se quema. Las cosechas que se plantan inmediatamente después son abundantes, ya que las cenizas aportan

nutrientes; sin embargo, en pocos años, el suelo se agota y la tierra debe ser abandonada.

agujero occipital Orificio del cráneo de vertebrados a través del cual pasa la médula espinal. También denominado *foramen magnum*.

aislamiento conductual Mecanismo de aislamiento reproductivo precigótico, en el cual se impide el apareamiento entre especies similares porque cada grupo tiene su propio comportamiento de cortejo característico; también llamado *aislamiento sexual.*

aislamiento del hábitat Mecanismo de aislamiento reproductivo precigótico, en el que se impide la reproducción entre especies similares porque viven y se reproducen en hábitats diferentes.

aislamiento gamético Mecanismo de aislamiento reproductivo precigótico en el que no es posible la reproducción sexual entre dos especies estrechamente relacionadas debido a diferencias químicas en los gametos.

aislamiento mecánico Mecanismo de aislamiento reproductivo precigótico en el cual la fusión de los gametos de dos especies está impedida por diferencias morfológicas o anatómicas.

aislamiento sexual Véase *aislamiento conductual*.

aislamiento temporal Mecanismo de aislamiento reproductivo precigótico en el que se impide el intercambio genético entre especies similares, porque se reproducen en diferentes momentos del día, estación o año.

ajuste inducido Cambio simétrico en el sitio activo de una enzima, que tiene lugar cuando se une al sustrato.

alantoides Membrana extraembriónica de reptiles, aves y mamíferos en la que se almacenan los restos nitrogenados del embrión; la mayoría de las alantoides se desprenden en el momento de la eclosión o del nacimiento.

albinismo Incapacidad hereditaria para formar el pigmento melanina que tiene como resultado una coloración clara.

albúmina Clase de proteína presente en la mayoría de los tejidos animales; fracción de las proteínas plasmáticas.

alcohol etílico Alcohol de dos carbonos.

aldehído Molécula orgánica que contiene un grupo de carbonilo unido a por lo menos un átomo de hidrógeno. Compárese con *cetona*.

aldosterona Hormona esteroide producida por la corteza suprarrenal de vertebrados; estimula la reabsorción de sodio. Véase *mineralocorticoides*.

alelo dominante Alelo que se expresa siempre si está presente, independientemente de si es homocigoto o heterocigoto. Compárese con *alelo recesivo*.

alelo recesivo Alelo que no se expresa en el estado de heterocigoto. Compárese con *alelo dominante*.

alelopatía Adaptación en la que sustancias tóxicas secretadas por las raíces o las hojas caídas inhiben el establecimiento de plantas competidoras en las proximidades.

alelos Genes que rigen la variación de una característica y que ocupan posiciones (*loci*) correspondientes en cromosomas homólogos; formas alternativas de un gen.

alelos múltiples Tres o más alelos de un mismo locus (en una población), como los alelos que rigen la serie ABO de los grupos sanguíneos.

alérgeno Sustancia que estimula una reacción alérgica.

alergia Hipersensibilidad a alguna sustancia del ambiente que se manifiesta como rinitis alérgica, erupción cutánea, asma, etcétera.

algas Grupo informal de protistas fotosintéticos unicelulares o multicelulares simples, que son productores importantes en ecosistemas acuáticos.

algas pardas División de algas predominantemente marinas que son multicelulares y que contienen los pigmentos clorofila *a* y *c*, y carotenoides, como fucoxantina.

algas rojas Miembros de un filo de algas diversas que contienen los pigmentos clorofila *a*, carotenoides, ficocianina y ficoeritrina.

algas verdes División diversa de algas que contiene los mismos pigmentos que las plantas (clorofilas *a* y *b* y carotenoides).

almidón Polisacárido compuesto de subunidades de alfa-glucosa; sintetizado por las plantas para almacenar energía.

alopoliploide Poliploide cuyos cromosomas derivan de dos especies. Compárese con *autopoliploide*.

alternancia de generaciones Tipo de ciclo vital característico de plantas y algunas algas y hongos, en el cual pasan parte de su vida en una fase gametofítica n (haploide) multicelular y parte en una fase esporofítica $2n$ (diploide) multicelular.

alveolados Protistas que tienen alvéolos, vesículas aplanadas localizadas justo dentro de la membrana plasmática; incluye los dinoflagelados, apicomplejos y ciliados. Véase *cromalveolados*.

alveolo (1) Saco de aire del pulmón a través del cual tiene lugar el intercambio gaseoso con la sangre. (2) Unidad en forma de saco de algunas glándulas, p. ej., glándulas mamarias. (3) Una de las varias vesículas aplanadas localizadas justo dentro de la membrana plasmática en ciertos protistas.

ameba Protozoo unicelular que se mueve por medio de pseudópodos.

amilasa Enzima que digiere almidón, p. ej., amilasa salival o amilasa pancreática humana.

amiloplastos Véase *leucoplastos*.

aminas biogénicas Clase de neurotransmisores que incluyen noradrenalina, serotonina y dopamina.

aminoácido Compuesto orgánico que contiene un grupo amino ($-NH_2$) y un grupo carboxilo ($-COOH$); se pueden unir mediante puentes de péptidos para formar una cadena de polipéptidos.

aminoacil-ARNt sintetasa Miembro de una familia de enzimas, cada una de las cuales se encarga de unir covalentemente un aminoácido a su ARN de transferencia específico.

aminoacil-ARNt Molécula que consiste en un aminoácido unido covalentemente a un ARN de transferencia.

amniocentesis Toma de una muestra del líquido amniótico que rodea al feto para obtener información acerca de su desarrollo y constitución genética. Compárese con *muestreo de vellosidades coriónicas.*

amnios En vertebrados terrestres, membrana extraembrionaria que forma un saco lleno de líquido para la protección del embrión en desarrollo.

amniotas Vertebrados terrestres: reptiles, aves y mamíferos; animales cuyos embriones están encerrados en un amnios.

amonificación Conversión de compuestos orgánicos nitrogenados en amoniaco (NH_3) por determinadas bacterias del suelo (bacterias amonificantes); parte del ciclo del nitrógeno.

amortiguador Sustancia en una solución que tiende a disminuir el cambio en la concentración de iones hidrógeno (pH) que de otro modo se produciría por la adición de un ácido o una base.

AMP cíclico (AMPc) Forma de monofosfato de adenosina en la cual el fosfato es parte de una estructura en forma de anillo; actúa como molécula reguladora y segundo mensajero en organismos que abarcan desde bacterias hasta seres humanos.

amplificación biológica Aumento de la concentración de sustancias químicas tóxicas, como BPC, metales pesados y ciertos pesticidas, en los tejidos de organismos en los niveles tróficos más altos en las redes alimentarias.

amplificación de señal Proceso por el cual unas pocas moléculas de señalización pueden llevar a cabo respuestas mayores en las células; la potencia de cada molécula de señalización se magnifica.

amplificación génica Proceso en el cual determinadas células producen múltiples copias de un gen mediante replicación selectiva, permitiendo de este modo aumentar la síntesis del producto

génico. Compárese con *equivalencia nuclear* y *reordenamiento genómico*.

ámpula Cualquier prolongación en forma de saco, p. ej., la estructura presente al final del canal semicircular del oído.

anabolismo Aspecto del metabolismo en el que se combinan sustancias simples para formar otras más complejas, de lo que resulta el almacenamiento de energía, la producción de materiales celulares nuevos y el crecimiento. Compárese con *catabolismo*.

anaeróbico Crecimiento o metabolismo que se produce sólo en ausencia de oxígeno molecular. Compárese con *aeróbico*.

anaerobio Organismo que crece o realiza su metabolismo sólo en ausencia de oxígeno molecular. Véase *anaerobio facultativo* y *anaerobio obligado*. Compárese con *aerobio.*

anaerobio facultativo Organismo capaz de realizar la respiración aerobia, pero cambia a fermentación cuando no hay oxígeno disponible, p. ej., levaduras. Compárese con *anaerobio obligado*.

anaerobio obligado Un organismo que crece sólo en ausencia de oxígeno. Compárese con *anaerobio facultativo.*

anafase Fase de la mitosis en la que los cromosomas se mueven a polos opuestos de la célula; la anafase tiene lugar después de la metafase y antes de la telofase.

anafilaxis Reacción alérgica aguda que sigue a la sensibilización a una sustancia extraña o a otra sustancia.

anafilaxis sistémica Reacción alérgica rápida generalizada que puede causar la muerte.

análisis del reloj molecular Comparación de las secuencias de nucleótidos de ADN de organismos relacionados para estimar cuándo divergieron a partir de otro, durante el curso de la evolución.

andrógeno Cualquier sustancia con propiedades masculinizantes, p. ej., una hormona sexual. Véase *testosterona*.

anélido Miembro del filo Annelida; gusano segmentado como la lombriz de tierra.

anemia Deficiencia de hemoglobina o de eritrocitos.

anemia de células falciformes Forma hereditaria de anemia, en la cual se presenta una anomalía en las cadenas beta de la hemoglobina; el patrón de herencia es autosómico recesivo.

aneuploidía Cualquier aberración cromosómica en la que existan copias extra o se pierdan copias de ciertos cromosomas.

anfibios Miembros de la clase Vertebrata entre los que se incluyen salamandras, ranas y cecilias.

angiospermas Nombre tradicional de las plantas con flores, una división muy grande (más de 300,000 especies) y diversa de plantas que forman flores para la reproducción sexual, que producen semillas encerradas en frutos; incluye monocotiledóneas y eudicotiledóneas.

angiospermas basales Tres clados de angiospermas que se cree que son ancestros de todas las demás plantas con flores. Compárese con *angiospermas nucleares.*

angiospermas nucleares Clado al cual pertenecen la mayoría de las especies de angiospermas. Las angiospermas nucleares se dividen en tres subclados: magnolias, monocotiledóneas y eudicotiledóneas. Compárese con *angiospermas basales*.

angiotensina I Polipéptido producido por la acción de la renina sobre una proteína plasmática (angiotensinógeno).

angiotensina II Hormona peptídica formada por la acción de la enzima de conversión de angiotensina sobre la angiotensina I, estimula la secreción de aldosterona por la corteza suprarrenal.

anión Partícula con una o más unidades de carga negativa, p. ej., un ion cloruro (Cl^-) y un ion hidróxido (OH^-). Compárese con *catión*.

anisogamia Reproducción sexual en la que participan gametos móviles de forma similar pero de tamaño distinto. Compárese con *isogamia* y *oogamia*.

ano Extremo distal y salida del tubo digestivo.

antenas Estructura sensitiva característica de algunos grupos de artrópodos.

antera Parte del estambre de la flor que produce microsporas y, finalmente, granos de polen.

anteridio En plantas, el gametangio (órgano sexual) masculino multicelular que produce anterozoides o gametos masculinos. Compárese con *arquegonio*.

anterior Hacia el extremo cefálico de un animal con simetría bilateral. Compárese con *posterior*.

anticodón Secuencia de tres nucleótidos en el ARN de transferencia que es complementario y se combina con el codón de tres nucleótidos.

anticuerpo Proteína específica (inmunoglobulina) que reconoce y se une a antígenos específicos; producido por las células plasmáticas.

anticuerpos monoclonales Moléculas de anticuerpo idénticas producidas por células clonadas a partir de una única célula.

antígeno Cualquier molécula, generalmente una proteína o un hidrato de carbono grande, que es reconocido específicamente como extraño por las células del sistema inmunitario.

antígeno leucocítico humano (HLA) Véase *complejo mayor de histocompatibilidad*.

antioncogén Véase *gen supresor tumoral*.

antioxidantes Ciertas enzimas (p. ej., catalasa y peroxidasa), vitaminas y otras sustancias que destruyen radicales libres y otras moléculas reactivas. Compárese con *oxidantes*.

antiparalelo Ácido nucleico bicatenario en el que la dirección 5' a 3' del esqueleto azúcar-fosfato de una cadena es inversa a la de la otra cadena.

antocerotas Filo de plantas tallosas, no vasculares y que producen esporas, con un ciclo vital semejante al de los musgos.

antropoide Miembro de un suborden de primates que incluye monos, simios y seres humanos.

antropología molecular Rama de la ciencia que compara el material genético de individuos de poblaciones regionales humanas para ayudar a desentrañar el origen y las migraciones de los humanos modernos.

aorta Arteria sistémica principal y más grande del organismo de vertebrados, que se origina en el ventrículo izquierdo y se ramifica para distribuir la sangre a todas partes del organismo, excepto los pulmones.

aparato vestibular Colectivamente, sáculo, utrículo y canales semicirculares del oído interno.

aparato yuxtaglomerular Estructura del riñón que secreta renina en respuesta a una disminución de la presión arterial.

apareamiento controlado Apareamiento en el que se conocen los genotipos de los progenitores.

apareamiento selectivo Reproducción sexual en el que los individuos se aparean de forma no aleatoria, es decir, seleccionan la pareja en función del fenotipo.

apéndices birrámeos Apéndices con dos ramas articuladas en sus extremos; característico de crustáceos.

apicomplejos Grupo de protistas parásitos que carecen de estructuras para locomoción y que producen esporozoítos como agentes ineficaces; el paludismo es causado por un apicomplejo.

apoenzima Porción proteínica de una enzima; requiere la presencia de una coenzima específica para formar una enzima funcional completa.

apomixis Tipo de reproducción en la que los frutos y las semillas se forman asexualmente.

apoplasto Estructura continua formada por las paredes de las células vegetales interconectadas, a lo largo de la cual el agua se mueve libremente. Compárese con *simplasto*.

apoptosis Muerte celular programada; la apoptosis es una parte normal del desarrollo y mantenimiento de un organismo. Compárese con *necrosis*.

aprendizaje Cambio en el comportamiento de un animal como resultado de la experiencia.

aprendizaje espontáneo Complejo proceso de aprendizaje en el que un animal adapta experiencias pasadas para resolver un nuevo problema que puede suponer estímulos diferentes.

aprovisionamiento óptimo Es el proceso de obtener alimento de modo que se maximizan beneficios y/o minimizan costos.

aquenio Fruto seco simple con una semilla en la que el pericarpio está separado de la semilla, por ejemplo las semillas de girasol.

arácnidos Artrópodos con ocho patas, como arañas, escorpiones, garrapatas y ácaros.

aracnoides Capa media de las tres capas meninges que cubren y protegen el encéfalo y la médula espinal; véase *piamadre* y *duramadre*.

árbol filogenético Diagrama ramificado que muestra las líneas de descendencia entre un grupo de especies relacionadas.

arena Pequeño territorio en donde los machos compiten por las hembras.

archaeplástidos Supergrupo monofilético de eucariontes con cloroplastos limitados por membranas exteriores e interiores; incluye algas rojas, algas verdes y plantas terrestres.

área de campeo (o de acción) Área geográfica que un animal nunca abandona o lo hace en raras ocasiones.

área nuclear Región de una célula procariótica que contiene el ADN; no rodeado por una membrana. También denominado *nucleoide*.

áreas de asociación Zona del encéfalo que relacionan áreas sensoriales y motoras; responsables del pensamiento, aprendizaje, memoria, habilidad del lenguaje, juicio y personalidad.

ARN cebador o primordio Secuencia de aproximadamente cinco nucleótidos de ARN que se sintetiza durante la duplicación del ADN, para formar un extremo 3' al que la ADN polimerasa añade nucleótidos. El ARN cebador se degrada posteriormente y se sustituye por ADN.

ARN de interferencia (ARNi) Fenómeno en el que algunas pequeñas moléculas de ARN interfieren con la expresión de un gen o con sus transcripciones de ARN; el ARN de interferencia implica interferencia de ARN pequeños, micro ARN y unos pocos tipos de moléculas cortas de ARN.

ARN de transferencia (ARNt) Moléculas de ARN que se unen a aminoácidos específicos y sirven como moléculas adaptadoras en la síntesis de proteínas. Los anticodones de ARNt se unen a los codones complementarios del ARNm.

ARN mensajero (ARNm) ARN que especifica la secuencia de aminoácidos de una proteína; se transcribe a partir del ADN.

ARN pequeño de interferencia (ARNsi) Molécula de ARN bicatenario de aproximadamente 23 nucleótidos de longitud, que silencia genes al nivel postranscripcional mediante la escisión selectiva de moléculas de ARNm, con secuencias de bases complementarias con el ARNsi.

ARN polimerasa Enzima que cataliza la síntesis de ARN a partir de un molde de ADN.

ARN ribosómico (ARNr) Véase *ribosomas*.

arqueas Organismos procariontes con características como la ausencia de peptidoglucanos en sus paredes celulares, que los sitúan fuera de las bacterias. Archaea es el nombre de uno de los dos dominios procarióticos. Compárese con *bacteria*.

arquegonio En plantas, el gametangio (órgano sexual) femenino multicelular que contiene una oosfera o gameto femenino. Compárese con *anteridio*.

arquenterón Cavidad central de la fase de gástrula del desarrollo del embrión revestida con endodermo; sistema digestivo primitivo.

arteria Vaso sanguíneo de pared gruesa que lleva la sangre desde el corazón hacia los demás órganos. Compárese con *vena*.

arteriola Arteria muy pequeña. La vasoconstricción y la vasodilatación de las arteriolas ayudan a regular la presión arterial.

articulación Unión entre dos o más huesos del esqueleto.

artrópodo Invertebrado que pertenece al filo Arthropoda, caracterizado por un exoesqueleto duro y apéndice articulados pares.

asa de Henle Asa en forma de U del túbulo renal de los mamíferos, que se extiende hasta el interior de la médula renal.

asca Receptáculo de esporas en forma de saco de ascomicetos y que contiene las esporas sexuales denominadas *ascosporas*.

ascocarpo Cuerpo fructífero de un ascomiceto.

ascomiceto Miembro de una división de hongos caracterizados por la producción de conidios asexuales inmóviles y ascosporas sexuales.

ascospora Espora de un conjunto de esporas sexuales, normalmente ocho, contenido en un receptáculo especial de esporas (asca) de un ascomiceto.

asimilación (de nitrógeno) Conversión del nitrógeno inorgánico (nitrato, NO_3^- en amoniaco NH_3) en moléculas orgánicas en organismos vivos; parte del ciclo del nitrógeno.

ásteres Grupo de microtúbulos que parten desde los polos de las células en división que tienen centriolos.

astrocito Tipo de célula glial; algunas tienen capacidad fagocítica; otras regulan la composición del líquido extracelular en el sistema nervioso central.

aterosclerosis Enfermedad progresiva en la que se acumulan depósitos de lípidos en el revestimiento interno de las arterias, lo que con el tiempo provoca el deterioro de la circulación y cardiopatías.

átomo Partícula más pequeña de un elemento que retiene las propiedades químicas del mismo.

ATP sintetasa Complejo enzimático grande que cataliza la formación del ATP a partir de ADP y fosfato inorgánico mediante quimiósmosis; se localiza en la membrana mitocondrial interna, en la membrana tilacoidal de los cloroplastos y en la membrana plasmática de bacterias.

aurícula (del corazón) Cámara del corazón que recibe sangre proveniente de las venas.

australopitecinos Homínidos primitivos que vivieron aproximadamente de hace 4 a 1 millón de años, según las evidencias fósiles. Incluyen varias especies de dos géneros, *Ardipithecus* y *Australopithecus*.

autoincompatibilidad Condición genética en la cual el polen no puede fertilizar la misma flor o flores de la misma planta.

autopoliploide Poliploide cuyos cromosomas proceden de una única especie. Compárese con *alopoliploide.*

autorradiografía Método para detectar la desintegración radiactiva; la radiación causa la aparición de granos oscuros de plata en una película especial de rayos X.

autosoma Cromosoma que no es un cromosoma sexual (X y Y).

autótrofo Organismo que sintetiza compuestos orgánicos complejos a partir de materia primera inorgánica simple; también llamado *productor* o *productor primario*. Compárese con *heterótrofo*. Véase *quimioautótrofo* y *fotoautótrofo*.

auxina Hormona vegetal implicada en diversos aspectos del crecimiento y del desarrollo, como el alargamiento del tallo, dominancia apical y formación de raíces en esquejes, p. ej., ácido indoleacético (AIA).

avirulencia Propiedades que convierten a un agente infeccioso en no mortal, es decir, incapaz de causar una enfermedad en el hospedador. Compárese con *virulencia*.

axón Extensión larga de la neurona que transmite impulsos nerviosos desde el cuerpo de la célula. Compárese con *dendrita*.

axópodos Proyecciones citoplasmáticas largas y filamentosas características de actinópodos.

bacilo Bacteria con forma de bastón. Compárese con *coco, espirilo, vibrión* y *espiroqueta*.

bacterias Organismos procariontes que tienen péptido glucano en su pared celular; la mayoría son descomponedoras, pero algunas son

parásitas y otras autótrofas. Bacterias es el nombre de uno de los dos dominios de procariontes. Compárese con *arqueas*.

bacteriófago Virus que infecta a una bacteria (literalmente, "comedor de bacterias"). También llamado *fago*.

banda de preprofase En células de plantas, es una densa distribución de microtúbulos justo dentro de la membrana del plasma, que aparece precisamente antes de la mitosis y determina el plano en el que se dividirá la célula.

barorreceptores Receptores presentes dentro de ciertos vasos sanguíneos que se estimulan con los cambios en la presión arterial.

barrera poscigótica Uno de los diversos mecanismos de aislamiento reproductivo que impide el flujo de genes entre especies después que haya tenido lugar la fecundación, p. ej., inviabilidad híbrida, esterilidad híbrida y colapso híbrido. Compárese con *barrera precigótica*.

barrera precigótica Uno de los diversos mecanismos que interfieren en la fecundación entre gametos masculinos y femeninos de especies diferentes, p. ej., aislamiento temporal, aislamiento de hábitat, aislamiento de comportamiento, aislamiento mecánico y aislamiento gamético. Compárese con *barrera poscigótica*.

base (1) Sustancia aceptadora de iones hidrógeno (protones); las bases reaccionan con los ácidos para formar sales. Compárese con *ácido*. (2) Base nitrogenada en un nucleótido o en un ácido nucleico. Véase *purinas* y *pirimidinas*.

basidio Órgano productor de esporas con forma de mazo de los basidiomicetos que contienen las esporas sexuales llamadas *basidiosporas.*

basidiocarpo Cuerpo fructífero de los basidiomicetos, p. ej., el champiñón o seta.

basidiomiceto Miembro de una división de hongos caracterizado por la producción de basidiosporas sexuales.

basidiospora Espora de un conjunto de esporas sexuales, normalmente cuatro, contenidas en un basidio de un basidiomiceto.

bastoncillo Una de las células fotosensibles con forma de varilla de la retina que son especialmente sensibles a la luz tenue y participan en la visión en blanco y negro. Compárese con *cono*.

baya Fruto simple, carnoso, en el que el pericarpio es blando en su totalidad, p. ej., el tomate, plátano, uva.

bazo Órgano abdominal localizado justo debajo del diafragma, que elimina las células sanguíneas desgastadas y bacterias de la sangre y está implicado en la inmunidad.

bentos Organismos que habitan en el fondo marino y que se fijan en un punto, excavan en el sedimento o simplemente deambulan por el suelo marino.

biblioteca de ADNc Colección de plásmidos recombinantes que contiene copias de ADN complementario (ADNc) de moldes de ARNm. El ADNc, que carece de intrones, es sintetizado por la transcriptasa.

biblioteca de ADN genómico Colección de plásmidos recombinantes en la que está representado el ADN del genoma. Compárese con *biblioteca de ADNc*.

bicontos Uno de dos clados principales de todos los eucariontes que tenían un ancestro común con dos flagelos. Compare con *unicontos.*

bifosfato de ribulosa (RuBP) Compuesto fosforilado de cinco carbonos con un potencial de alta energía que reacciona con dióxido de carbono en la etapa inicial del ciclo de Calvin.

bilis Fluido secretado por el hígado; emulsiona las grasas.

bioacumulación Acumulación de una sustancia tóxica persistente, como ciertos pesticidas, en un órgano.

biodiversidad Véase *diversidad biológica*.

biogeografía Estudio de las distribuciones geográficas pasadas y presentes de los organismos.

bioinformática Almacenamiento, recuperación y comparación de información biológica, especialmente secuencias de ADN o de proteínas dentro de una especie determinada y entre especies diferentes.

biología de conservación Ciencia multidisciplinaria que se centra en el estudio del impacto de los seres humanos, sobre los otros organismos, y del desarrollo de las vías para proteger la diversidad biológica.

biología de sistemas Campo de la biología que sintetiza el conocimiento de muchas partes pequeñas para entender el todo. También denominada *biología integrativa* o *biología integrativa de sistemas*.

bioma Región terrestre grande relativamente bien delimitada caracterizada por clima, suelo, vegetación y fauna similares, sin importar su localización en el planeta.

biomasa Estimación cuantitativa de la masa total o cantidad de materia viva en un ecosistema en particular.

biopelícula Capa irregular de microorganismos contenidos en la mucosidad que ellos mismos secretan y concentrada en una superficie sólida o líquida.

biorrecuperación Método para limpiar depósitos de desechos peligrosos que emplea microorganismos para descomponer contaminantes tóxicos o plantas para toxinas acumuladas selectivamente.

biosfera Todos los organismos vivos del planeta.

bípedo Que camina en dos pies.

blastocele Cavidad llena de líquido de una blástula.

blastocisto Blástula de mamíferos. Véase *blástula*.

blastodisco Disco pequeño de citoplasma en el polo animal de un huevo de reptil o de ave; la escisión está restringida al blastodisco (escisión meroblástica).

blastómero Célula de un embrión al comienzo del desarrollo.

blastoporo Abertura primitiva en la cavidad corporal de un embrión en las primeras fases de desarrollo que puede convertirse en la boca (en protóstomos) o en el ano (en deuteróstomos) del organismo adulto.

blástula En el desarrollo de un animal, esfera hueca de células producidas por la escisión de un óvulo fecundado. En el desarrollo de mamíferos se conoce como *blastocisto*.

bloqueo de la polispermia Véase *reacción cortical*.

bocio Hipertrofia del tiroides.

bomba de sodio-potasio Sistema de transporte activo que extrae iones de sodio de las células e introduce iones de potasio.

borde supraorbitario Borde óseo prominente situado arriba de la cuenca de los ojos; los cráneos de monos tienen bordes supraorbitarios prominentes.

bosque boreal Bioma de bosque de coníferas septentrional que se halla principalmente en Canadá, norte de Europa y Siberia; también denominado *taiga*.

bosque caducifolio templado Bioma forestal que se da en zonas templadas en donde las precipitaciones anuales oscilan de aproximadamente 75 a 125 centímetros.

bosque lluvioso templado Bioma de coníferas caracterizado por un clima frío, densas nieblas y altas precipitaciones, p. ej., la costa norte del Pacífico de Norteamérica.

bosque lluvioso tropical Bioma forestal exuberante, rico en especies de regiones tropicales, donde el clima es muy húmedo todo el año. También se caracteriza por suelos viejos no fértiles.

bosque seco tropical Bosque tropical en el que caen las precipitaciones suficientes para mantener los árboles, pero no la exuberante vegetación de los bosques lluviosos tropicales; a menudo se encuentra en regiones con estaciones lluviosa y seca bien definidas.

branquial Relativo a las branquias o a la región donde se hallan.

braquiópodos Filo de invertebrados marinos solitarios con un par de valvas e, internamente, un par de brazos enrollados con tentáculos ciliados; uno de los filos de lofoforados.

brasinosteroide (BR) Grupo de esteroides que funciona como hormonas vegetales y que están implicadas en varios aspectos del crecimiento y del desarrollo.

briofitas Plantas avasculares como musgos, hepáticas y antoceros.

briozoos Animales pertenecientes al filo Bryozoa, uno de los tres filos de lofoforados; forman colonias sésiles mediante gemación asexual.

bronquio Una de las ramas de la tráquea y sus ramificaciones inmediatas en el pulmón.

bronquíolo Conducto aéreo en el pulmón que se ramifica a partir de un bronquio; se divide para formar sacos aéreos (alvéolos).

bulbo raquídeo Parte del encéfalo de vertebrados que incluye el bulbo raquídeo, protuberancia anular y mesencéfalo.

bulbo Yema carnosa globular subterránea que consiste en un tallo corto con hojas carnosas, como la cebolla.

cadena alimentaria Serie de organismos a través de los cuales fluye la energía en un ecosistema. Cada organismo en la serie se come o descompone al organismo anterior de la cadena.

cadena directora Cadena de ADN que se sintetiza de forma continua. También denominada *hebra adelantada*. Compárese con *cadena retrasada* o *discontinua*.

cadena retrasada Cadena de ADN que se sintetiza como una serie de fragmentos cortos, llamados *fragmentos de Okazaki*, que se unen a continuación covalentemente mediante la ligasa de ADN. También denominada *hebra retrasada*. Compárese con la cadena *directora* o *adelantada*.

caducifolio Término que describe una planta a la que se le caen las hojas u otras estructuras a intervalos regulares, p. ej., durante el otoño. Compárese con *perennifolio*.

caja TATA Componente de la región del promotor eucariótico; consiste en una secuencia de bases localizada aproximadamente a 30 bases antes del sitio de inicio de la transcripción.

calcitonina Hormona secretada por la glándula tiroides que reduce rápidamente el contenido de calcio en sangre.

caliptra Cubiertas de células sobre la punta de la raíz que protege el delicado tejido meristemático que está directamente detrás.

cáliz Término colectivo para designar a los sépalos de una flor.

callo Tejido indiferenciado formado en un explante (tejido u órgano eliminado por incisión) en cultivo histico vegetal.

calmodulina Proteína que une calcio; cuando se une, modifica la actividad de determinadas enzimas o proteínas de transporte.

calor Cantidad total de energía cinética de una muestra de sustancia.

calor de evaporación Cantidad de energía térmica que se debe suministrar para cambiar un gramo de una sustancia de la fase líquida a la fase gaseosa.

calor específico Cantidad de energía calórica que se debe suministrar para elevar en 1°C la temperatura de 1 g de sustancia.

caloría Cantidad de energía calorífica necesaria para elevar 1°C la temperatura de 1 g de agua; equivale a 4.184 joules. Compárese con *kilocaloría*.

cámbium Véase *meristemos laterales*.

cámbium del corcho Meristemo lateral que produce las células y parénquima del corcho; el cámbium del corcho y los tejidos que produce constituyen la corteza externa de una planta leñosa. Compárese con *cámbium vascular*.

cámbium vascular Meristemo lateral que produce xilema secundario (madera) y floema secundario (corteza interna). Compárese con *cámbium del corcho*.

AMPc Véase *AMP cíclico*.

canal iónico pasivo Canal en la membrana plasmática que permite el paso de iones específicos como Na^+, K^+ o Cl^-.

canales iónicos Canales para el paso de iones a través de una membrana; formados por proteínas específicas de membrana.

canales iónicos activados por voltaje Canales iónicos en la membrana plasmática de las neuronas, que están regulados por cambios en el voltaje. También denominados *canales abiertos por voltaje*.

canales semicirculares Pasajes en el oído interno de vertebrados, que contienen estructuras que controlan el sentido del equilibrio.

capa coroide Capa de células llenas de pigmento negro que absorbe luz e impide que la luz reflejada haga borrosa la imagen que incide en la retina; capa del ojo fuera de la retina.

capa de abscisión Área en la base del peciolo donde la hoja brotará del tallo. También se conoce como *zona de abscisión*.

capa electrónica Grupo de orbitales de electrones con energía similar.

capa gelatinosa Una de las cubiertas de los huevos de ciertos animales, por ejemplo equinodermos.

capacidad de carga (*K*) Población máxima que un determinado hábitat puede soportar y mantener durante un período indefinido, suponiendo que no hay cambios en el ambiente.

capacidad para transportar oxígeno Cantidad máxima de transporte de oxígeno mediante hemoglobina.

capacidad vital Volumen de aire máximo que una persona puede espirar después de llenar los pulmones al máximo.

capas germinales En animales, las tres capas de tejido embrionario: endodermo, mesodermo y ectodermo.

capilares Vasos sanguíneos microscópicos de los tejidos que permiten el intercambio de sustancias entre las células y la sangre.

cápside Cubierta proteínica que rodea al ácido nucleico de un virus.

cápsula (1) Porción proteínica que rodea al ácido nucleico de un virus. (2) Fruto dehiscente seco simple que se desarrolla a partir de dos o más carpelos y se abre a lo largo de múltiples suturas, o poros, para liberar las semillas. (3) Cubierta gelatinosa que rodea a algunas bacterias.

cápsula de Bowman Saco de células de doble pared que rodea el glomérulo de cada nefrona.

caracteres ancestrales compartidos Rasgos presentes en una especie ancestral que se han conservado prácticamente sin cambios; sugieren un ancestro común. También denominados *caracteres plesiomórficos.*

caracteres ancestrales Véase *caracteres ancestrales compartidos*.

caracteres homólogos Véase *homología*.

caracteres plesiomórficos Véase *caracteres ancestrales compartidos.*

característica cuantitativa Característica que muestra una variación continua en una población (p. ej., la estatura en humanos) y que generalmente tiene un patrón hereditario poligénico.

carbohidrato Compuesto que contiene carbono, hidrógeno y oxígeno, en la proporción aproximada de C:2H:O, p. ej., azúcares, almidón y celulosa.

carboxilasa/oxigenasa de bifosfato de ribulosa Véase *rubisco*.

carcinógeno Agente que provoca cáncer o acelera su desarrollo.

cariogamia Fusión de dos núcleos haploides; sigue a la fusión (plasmogamia) de dos tipos de células de apareamiento sexualmente compatibles.

cariopsis Véase *grano*.

cariotipo Composición cromosómica de un individuo.

cariotipo XYY Constitución cromosómica que hace que muchos de los individuos afectados (varones fértiles) sean inusualmente altos, presenten acné grave y tendencia a retardo mental leve.

carnívoro Animal que se alimenta de otros animales; que come carne; también denominado *consumidor secundario* o *terciario*. Los consumidores secundarios se alimentan de los consumidores primarios (herbívoros), mientras que los consumidores terciarios se alimentan de los consumidores secundarios.

carotenoides Grupo de pigmentos vegetales de color amarillo a naranja que se sintetizan a partir de unidades de isopreno; incluyen carotenos y xantofilas.

carpelo Unidad reproductora femenina de una flor; los carpelos portan los óvulos. Compárese con *pistilo*.

cartílago Tejido esquelético flexible de los vertebrados; un tipo de tejido conjuntivo.

caspasa Cualquiera de los miembros de un grupo de enzimas proteolíticas que se activan en fases iniciales de la apoptosis.

catabolismo Aspecto del metabolismo en el cual se degradan sustancias complejas para formar otras más simples; las reacciones catabólicas son especialmente importantes para la liberación de energía química almacenada por la célula. Compárese con *anabolismo*.

catalizador Sustancia que aumenta la rapidez con la que ocurre una reacción química sin consumirse en la reacción. Las enzimas son catalizadores biológicos.

catecolamina Clase de compuestos que incluye dopamina, adrenalina y noradrenalina; estos compuestos sirven como neurotransmisores y hormonas.

catión Partícula con una o más unidades de carga positiva, como un ion hidrógeno (H^+) o un ion calcio (Ca^{2+}). Compárese con *anión*.

causas próximas (del comportamiento) Causas inmediatas del comportamiento, como procesos genéticos, del desarrollo y fisiológicos que permiten al animal desarrollar un comportamiento específico. Compárese con *causas últimas (del comportamiento)*.

causas últimas (del comportamiento) Explicaciones evolutivas de por qué se da un determinado comportamiento. Compárese con *causas próximas (del comportamiento)*.

cavidad gastrovascular Cavidad digestiva central con una única abertura que funciona como boca y como ano; característico de cnidarios y platelmintos.

cebador Véase ARN *cebador* o *primordio*.

cefalización Formación de la cabeza en el transcurso de la evolución; concentración de tejido nervioso y órganos sensoriales en el extremo frontal de los animales.

celacantos Género de peces de aletas lobuladas que han sobrevivido hasta nuestros días.

celoma Principal cavidad corporal de la mayoría de los animales; un celoma verdadero está revestido de mesodermo. Compárese con *pseudoceloma*.

celomado Animal con un celoma verdadero. Compárese con *acelomado*.

célula Unidad estructural y funcional básica de la vida, que consta de materia viva rodeada por una membrana.

célula acompañante Célula del floema de las plantas con flores que dirige la carga y descarga de azúcar en el elemento del tubo criboso para su transporte.

célula asesina natural (célula NK) Linfocito granular grande que participa tanto en la respuesta inmunitaria no específica como en la específica; liberan citocinas y enzimas proteolíticas dirigidas contra células tumorales y células infectadas con virus y otros patógenos.

célula B (linfocito B) Tipo de leucocito responsable de la inmunidad mediada por anticuerpos. Cuando se estimulan, las células B se diferencian para convertirse en células plasmáticas que producen anticuerpos.

célula bipolar Tipo de neurona de la retina del ojo; recibe el estímulo de los fotorreceptores (bastones y conos) y hace sinapsis en las células del ganglio.

célula ciliada Mecanorreceptor de vertebrados presente en la línea lateral de peces, sistema vestibular, canales semicirculares y cóclea.

célula de ganglio Tipo de neurona de la retina del ojo; recibe entrada de células bipolares.

célula de la línea germinal, célula germinal En animales, célula que forma parte de la línea de células que al final sufrirán meiosis para formar gametos. Compárese con *célula somática*.

célula de memoria Célula B o T (linfocito) que permite una movilización rápida de la respuesta inmunitaria en la segunda o en siguientes exposiciones a un antígeno en particular. Las células B de memoria siguen produciendo anticuerpos después de que el sistema inmunitario supera la infección.

célula del corcho Célula de la corteza producida hacia fuera por el cámbium del corcho; las células del corcho mueren en la madurez y su función es la protección y reducción de la pérdida de agua.

célula diferenciada Célula especializada; realiza actividades exclusivas, expresa un conjunto específico de proteínas y normalmente tiene una apariencia reconocible.

célula fundadora Célula a partir de la cual deriva un linaje celular específico.

célula guardiana Célula epidérmica presente por pares y que ajusta su forma para constituir un estoma para el intercambio gaseoso.

célula madre Célula relativamente indiferenciada, capaz de dividirse repetidas veces. En cada división, normalmente al menos una de las células hijas sigue manteniendo las propiedades de la célula madre, mientras que la otra se puede diferenciar en un tipo de célula específica.

célula o tejido blanco (diana) Célula o tejido con receptores a los que se une una hormona.

célula plasmática Célula que secreta anticuerpos; linfocito B diferenciado (células B).

célula presentadora de antígeno (CPA) Célula que muestra antígenos extraños, así como sus propias proteínas de superficie. Las células dendríticas, los macrófagos y las células B son CPA.

célula somática En animales, célula del organismo que no participa en la formación de gametos. Compárese con *célula de la línea germinal*.

célula subsidiaria En plantas, célula epidérmica estructuralmente distinta asociada con una célula guardiana.

célula T (linfocito T) Tipo de leucocito responsable de una gran variedad de funciones, especialmente la inmunidad mediada por células. Las células T se procesan en el timo. Compárese con *célula B*.

célula T asesina Véase *célula T citotóxica*.

célula T ayudadora (T_A) Linfocito T que activa las células B (linfocitos B) y estimula la producción de células T citotóxicas. También conocida como *célula T CD4*.

célula T CD4 Véase *célula T ayudadora*.

célula T CD8 Véase *célula T citotóxica*.

célula T citotóxica (T_C) Linfocito que destruye células cancerosas y otras células patogénicas con las que entra en contacto. También conocida como *célula T CD8* y *célula T asesina*.

célula T supresora Linfocito que suprime la respuesta inmunitaria.

células caliciformes Glándulas unicelulares que secretan moco.

células cancerosas Véase *células malignas*.

células de la teca Capa de células de tejido conjuntivo que rodea a las células granulosas en un folículo ovárico; son estimuladas por la hormona luteinizante (HL) para producir andrógenos que se convierten en estrógenos en las células granulosas.

células de la vaina del haz Células firmemente empaquetadas que forman una vaina alrededor de las venas de las hojas.

células de Schwann Células de soporte presentes en el tejido nervioso fuera del sistema nervioso central; producen la vaina de mielina alrededor de las neuronas periféricas.

células de Sertoli Células de apoyo de los túbulos de los testículos.

células dendríticas Conjunto de células presentes en muchos tejidos que capturan antígenos y los presentan a las células T.

células flamígeras Células colectoras ciliadas; parte del sistema osmorregulador de platelmintos.

células gliales En el tejido nervioso, células que dan sostén y nutrición a las neuronas; también se comunican con las neuronas y tienen algunas otras funciones. Véanse también *astrocito, microglia* y *oligodendrocito*.

células granulosas En mamíferos, células que rodean el oocito en desarrollo y son parte del folículo; producen estrógenos e inhibina.

células intersticiales (de los testículos) Células entre los túbulos seminíferos que secretan testosterona.

células malignas Células cancerosas; células tumorales que son capaces de invadir un tejido y formar metástasis.

células neoendocrinas Neuronas que producen neurohormonas.

células retinulares Véase *omatidio*.

celulosa Polisacárido estructural formado por unidades de glucosa beta; constituyente principal de la pared celular primaria de las plantas.

cenocito Organismo que consiste en una célula multinucleada; es decir, los núcleos no están separados entre sí por tabiques.

centrífuga Aparato utilizado para separar células o sus componentes sometiéndolas a una fuerza centrífuga.

centrifugación diferencial Separación de partículas celulares según su masa, tamaño o densidad. En la centrifugación diferencial, el sobrenadante se centrifuga cada vez a más velocidad.

centrifugación en gradiente de densidad Procedimiento en el que se colocan los componentes de la célula en una capa sobre un gradiente de densidad, generalmente una solución de sacarosa y agua. Las estructuras celulares migran durante la centrifugación formando una banda en la posición del gradiente donde su propia densidad iguala a la de la solución de sacarosa.

centriolo Uno de los dos orgánulos cilíndricos pequeños, perpendiculares entre sí y cerca del núcleo en el citoplasma de células animales y de determinados protistas y células vegetales; cada centriolo tiene la forma de un cilindro compuesto de nueve tripletes de microtúbulos (estructura 9×3).

centro de origen Zona geográfica donde se originó una determinada especie.

centro de reacción Porción de un fotosistema que incluye moléculas de clorofila *a* capaces de transferir electrones a un aceptador primario, que es el primero de los diversos aceptadores de electrones de una serie. Véase *complejo antena* y *fotosistema*.

centro organizador de microtúbulos (COM) Región de la célula a la que se unen los microtúbulos y posiblemente a partir de donde se ensamblan. Los COM de muchos organismos (incluyendo animales, pero no plantas con flores ni la mayor parte de las gimnospermas) contienen un par de centriolos.

centrómero Región especializada constreñida de una cromátida; contiene el cinetocoro. En las células en profase y metafase, las cromátidas hermanas se unen en las proximidades de sus centrómeros.

centros respiratorios Centros en el bulbo raquídeo y en la protuberancia que regulan la respiración.

centrosoma Orgánulo de las células animales que es el principal centro de organización de microtúbulos; normalmente contiene un par de centriolos y es importante en la división celular.

cepa genéticamente pura Cepa genética de un organismo en la cual todos los individuos son homocigóticos para el locus considerado.

cerebelo Subdivisión contorneada del encéfalo de vertebrados especializada en la coordinación de movimientos musculares, tono muscular y equilibrio.

cerebro Gran subdivisión contorneada del encéfalo de vertebrados; en el ser humano, constituye el centro del aprendizaje, movimiento voluntario e interpretación de sensaciones. Una concentración de tejido nervioso que controla la función nerviosa; en vertebrados, la parte anterior, alargada, del sistema nervioso central.

cetona Molécula orgánica caracterizada por la presencia de un grupo carbonilo ligado a dos átomos de carbono. Compárese con *aldehído*.

chaparral Bioma con clima mediterráneo (inviernos benignos y lluviosos y veranos cálidos y secos). Su vegetación se caracteriza por arbustos y árboles pequeños perennes, resistentes a las sequías y de hoja pequeña.

chaperones Véase *chaperones moleculares*.

chaperones moleculares Proteínas que ayudan a otras proteínas a incorporarse correctamente. Aun cuando no dictan el patrón de incorporación, los chaperones hacen que el proceso sea más eficiente.

choque insulínico Afección en la que la concentración de glucosa en sangre es tan baja que el individuo puede parecer intoxicado y quedar inconsciente o incluso morir; es causado por la inyección de demasiada insulina o por ciertas disfunciones metabólicas.

chupón Brote que se desarrolla en lugar distinto de lo habitual en una raíz; tipo de reproducción asexual.

cianobacterias Microorganismos procariontes fotosintéticos que poseen clorofila y producen oxígeno durante la fotosíntesis. Anteriormente conocidas como algas verdeazuladas.

cicadáceas División de gimnospermas que viven principalmente en las regiones tropicales y septentrionales y que tienen troncos robustos (de hasta 20 m de altura) y hojas parecidas a las de los helechos.

cicatriz de escama germinal Cicatriz en una ramita que queda cuando una escama germinal sufre abscisión durante la abscisión foliar.

cicatriz del haz Marcas en una cicatriz foliar que quedan cuando los haces vasculares del pecíolo se rompen durante la abscisión de la hoja.

ciclinas Proteínas reguladoras cuya concentración oscila durante el ciclo celular; activan las quinasas dependientes de ciclina.

ciclo biogeoquímico Proceso por el cual la materia circula del mundo vivo al entorno físico inanimado y de vuelta, p. ej., el ciclo del carbono, el ciclo del nitrógeno y el ciclo del fósforo.

ciclo cardíaco Un latido cardíaco completo.

ciclo celular Serie cíclica de sucesos en la vida de una célula eucarionte en división; consta de mitosis, citocinesis y las etapas de la interfase.

ciclo de Calvin Serie de reacciones cíclicas que se producen en el estroma de cloroplastos durante la fotosíntesis; fija dióxido de carbono y produce hidratos de carbono. Véase *planta* C_3.

ciclo de Krebs Véase *ciclo del ácido cítrico*.

ciclo de los ácidos tricarboxílicos (CAT) Véase *ciclo del ácido cítrico*.

ciclo del ácido cítrico Serie de reacciones químicas de la respiración aerobia, en la que la acetil coenzima A se degrada completamente a dióxido de carbono y agua, con la liberación de energía metabólica que se emplea para producir ATP; también conocido como *ciclo de Krebs* y *ciclo de los ácidos tricarboxílicos (CAT)*.

ciclo del carbono Circulación mundial del carbono desde el ambiente abiótico a los organismos vivos y de vuelta al ambiente abiótico.

ciclo del fósforo Circulación global del fósforo desde el ambiente abiótico hacia los seres vivos y de vuelta al medio ambiente abiótico.

ciclo del nitrógeno Circulación global del nitrógeno desde el ambiente abiótico hacia los organismos y de regreso al ambiente abiótico.

ciclo hidrológico El ciclo del agua, que incluye evaporación, precipitación y flujo hacia el océano; suministra de forma continua agua dulce a los organismos terrestres.

ciclo menstrual En la mujer, la secuencia mensual de acontecimientos que preparan el organismo para el embarazo.

cigomicetos Hongos caracterizados por la producción de esporas sexuales inmóviles y cigosporas sexuales.

cigospora Espora sexual de pared gruesa producida por un cigomiceto.

cigosporangio Esporangio de pared gruesa que contiene una cigospora.

cigoto Célula $2n$ (diploide) que resulta de la unión de gametos n (*haploides*) en la reproducción sexual. Las especies no poliploides tienen gametos haploides y cigotos diploides.

ciliado Protozoo unicelular cubierto por muchos cilios cortos.

cilio Estructura corta en forma de pelo que se proyecta desde la superficie de algunas células eucariontes y se utilizan para la locomoción o el movimiento de materiales a través de la superficie celular.

cinetocoro Porción del centrómero del cromosoma a la que se unen las fibras del huso mitótico.

cinetoplástido Mitocondria con un depósito organizado de ADN; característico de tripanosomas.

circuito convergente Vía natural en que la neurona postsináptica se controla mediante señales que proceden de dos o más neuronas presinápticas. Compárese con *circuito divergente*.

circuito divergente Vía neural en la que una neurona presináptica estimula muchas neuronas postsinápticas. Compárese con *circuito convergente*.

circulación cardiopulmonar Parte del sistema circulatorio que lleva sangre hacia y desde los tejidos pulmonares, para eliminar el exceso de dióxido de carbono y obtener oxígeno. Compárese con *circulación sistémica*.

circulación sistémica Parte del sistema circulatorio que lleva sangre hacia y desde los tejidos y órganos del cuerpo. Compárese con *circulación cardiopulmonar*.

cisternas Sacos membranosos aplanados y apilados que constituyen el complejo de Golgi.

citocinas Proteínas de señalización que regulan las interacciones entre las células del sistema inmunitario. Grupos importantes son interferones, interleucinas, factores de necrosis tumoral y quimiocinas.

citocinesis Etapa de la división celular en la que el citoplasma se divide para formar dos células hijas.

citocinina Hormona vegetal implicada en diversos aspectos del crecimiento y desarrollo de las plantas, como división celular y retraso de la senescencia.

citocromos Hemoproteínas que contienen hierro, de un sistema de transporte de electrones.

citoesqueleto Red dinámica interna de fibras proteínicas que incluyen microfilamentos, filamentos intermedios y microtúbulos.

citoplasma La membrana plasmática y el contenido celular a excepción del núcleo.

citosina Base pirimidínica nitrogenada componente de los ácidos nucleicos.

citosol Componente líquido del citoplasma en el que están suspendidos los orgánulos.

citrato (ácido cítrico) Ácido orgánico de seis carbonos.

cladística Método de clasificación que se basa en la antigüedad de la relación entre los organismos y el ancestro común, más que en el grado de semejanza estructural. También llamada *sistemática filogenética*. Compárese con *fenética*.

clado Grupo de organismos que tienen un ancestro común y todos sus descendientes; grupo monofilético.

cladograma Diagrama ramificado que ilustra las relaciones taxonómicas en función de los principios de la cladística.

clase Categoría taxonómica constituida por órdenes afines.

clina Cambio gradual en las frecuencias fenotípica y genotípica entre poblaciones contiguas como resultado de un gradiente ambiental.

clítoris Pequeña estructura eréctil situada en la parte anterior de la vulva en las mujeres, homóloga del pene masculino.

cloaca Cavidad de salida en algunos animales que recibe desechos de la digestión y la orina; también puede funcionar como salida de gametos.

clon (1) Población de células procedentes de la división mitótica a partir de una única célula ancestral. (2) Población de organismos genéticamente idénticos propagados de forma asexual a partir de un único individuo. Véase también *clonación de ADN*.

clonación Proceso de formación de clones.

clonación de ADN Proceso de amplificación selectiva de secuencias de ADN para estudiar su estructura y función.

clorofila Grupo de pigmentos verdes captadores de luz presente en la mayoría de organismos fotosintéticos.

cloroplastos Orgánulos membranosos donde tiene lugar la fotosín-tesis en eucariontes; se producen en algunas células de plantas y algas.

cnidarios Filo de animales con células urticantes denominadas *cnidocitos*, dos capas de tejido y simetría radial; incluye hidras y medusas.

cnidocitos Células urticantes características de cnidarios.

cóclea Estructura del oído interno de mamíferos que contiene los receptores auditivos (órgano de Corti). También llamado *caracol*.

coco Bacteria con forma esférica. Compárese con *bacilo*, *espirilo*, *vibrio* y *espiroqueta*.

código de tripletes Secuencias de tres nucleótidos que componen los codones, unidades de información genética del ARNm que especifican el orden de los aminoácidos en una cadena polipetídica.

código genético Véase *codón*.

codominancia Condición en la que dos alelos de un locus se expresan en el heterocigoto.

codón Triplete de nucleótidos de ARNm. El conjunto de los 64 posibles codones constituyen un código genético universal en el que cada codón especifica un aminoácido en un polipéptido, o una señal para iniciar o terminar la síntesis del polipéptido.

codón de inicio Codón AUG que proporciona la señal para que comience la transcripción del ARN mensajero. Compárese con codón de terminación.

codón de terminación Cualquiera de los tres codones del ARNm que no codifican ningún aminoácido (UAA, UAG o UGA), pero que proporcionan la señal para terminar la transcripción. Compárese con *codón de inicio*.

coenzima A (CoA) Cofactor orgánico responsable de la transferencia de grupos derivados de ácidos orgánicos.

coenzima Cofactor orgánico de una enzima; generalmente participa en la reacción transfiriendo algún componente, como electrones o parte de alguna molécula sustrato.

coevolución Adaptación recíproca de dos o más especies que ocurre como resultado de su estrecha relación durante un período largo.

cofactor Sustancia no proteínica necesaria para la actividad normal de una enzima, algunos cofactores son inorgánicos (normalmente iones metálicos) y otros son orgánicos (coenzimas).

cohesión Propiedad de mantener unidas dos o más cosas. Compárese con *adhesión*.

cohorte Grupo de individuos de la misma edad.

cola poli A Véase *poliadenilación*.

colágenos Proteínas presentes en las fibras colágenas de tejidos conjuntivos.

colapso del híbrido Mecanismo de aislamiento reproductivo postcigótico en el que, aun cuando un híbrido interespecífico es fértil y produce una segunda generación (F_2), el F_2 tiene defectos que le impiden reproducirse con éxito.

colapso poblacional Descenso abrupto en el tamaño de una población.

colchicina Fármaco que bloquea la división de células eucariontes uniéndose a las subunidades de tubulina que constituyen los microtúbulos, el componente principal del huso mitótico.

colénquima Células vivas con pared celular engrosada moderadamente, pero de forma irregular; las células del colénquima ayudan al sostén del cuerpo de las herbáceas.

coleóptilo Vaina protectora que encierra el tallo en formación en determinadas monocotiledóneas.

colonia Asociación de células o de individuos de la misma especie libremente conectados.

coloración aposemática Coloración llamativa de un organismo venenoso o desagradable que permite a los posibles depredadores verlo y reconocerlo fácilmente. También denominada *coloración de advertencia*. Compárese con *coloración críptica*.

coloración críptica Colores o marcas que ayudan a algunos organismos a ocultarse de los depredadores, confundiéndose con el entorno físico. Compárese con *coloración aposemática*.

coloración de advertencia Véase *coloración aposemática.*

combustible fósil Depósitos de combustible en la corteza terrestre compuestos de restos de organismos prehistóricos que existieron hace millones de años, p. ej., petróleo, gas natural y carbón.

comensalismo Tipo de simbiosis en el que un organismo se beneficia y el otro no recibe perjuicio ni provecho. Compárese con *mutualismo* y *parasitismo*.

compensación de dosis Mecanismo genético para el cual la expresión de genes ligados al cromosoma X de mamíferos se hace equivalente en hembras (XX) y machos (XY), haciendo a todos los cromosomas X inactivos menos uno.

competencia Interacción entre dos o más individuos que intentan utilizar el mismo recurso esencial, como alimento, agua, luz solar o espacio vital. Véanse *competencia interespecífica* e *intraespecífica*, y *competencia de interferencia* y *de explotación*.

competencia de interferencia Competencia intraespecífica en la que ciertos individuos dominantes obtienen un suplemento adecuado de los recursos limitados a expensas de otros individuos de la población. También denominada *competencia por enfrentamiento.* Compárese con *competencia de explotación.*

competencia equitativa Véase *competencia de explotación*.

competencia interespecífica Interacción entre los miembros de diferentes especies que compiten por el mismo recurso en un ecosistema (p. ej., alimento o espacio vital). Compárese con *competencia intraespecífica.*

competencia intraespecífica Interacción entre los miembros de la misma especie que compiten por el mismo recurso en un ecosistema (p. ej., alimento o espacio vital). Compárese con *competencia interespecífica.*

competencia de explotación Competencia intraespecífica en la que todos los individuos de una población "comparten" los recursos limitados por igual, de modo que a densidades altas de población ninguno de ellos obtiene una cantidad adecuada. También denominada *competencia equitativa*. Compárese con *competencia de interferencia.*

competencia tipo concurso Véase *competencia de interferencia*.

complejo antena Disposición de la clorofila, pigmentos accesorios y proteínas asociadas a pigmentos dentro de las unidades captadoras de luz de las membranas tilacoidales de los eucariontes fotoautótrofos. Véase *centro de reacción* y *fotosistema.*

complejo antígeno-anticuerpo Combinación de las moléculas de antígeno y anticuerpo.

complejo de Golgi Orgánulo compuesto de sacos membranosos aplanados apilados (cisternas). Responsable, principalmente, de modificar, empaquetar y clasificar proteínas que serán secretadas o dirigidas a otros orgánulos del sistema de membranas internas o a la membrana plasmática; también denominado *cuerpo de Golgi* o *aparato de Golgi*.

complejo enzima-sustrato Asociación temporal entre enzima y sustrato que se forma durante el curso de una reacción catalizada; denominada también *complejo ES*.

complejo ES Véase *complejo enzima-sustrato*.

complejo de histocompatibilidad mayor (CHM) Grupo de proteínas de membrana, presentes en la superficie de la mayoría de las células, que difieren ligeramente de un individuo a otro. En humanos, el CHM se denomina grupo *ALH (antígeno leucocitario humano).*

complejo sinaptonémico Estructura visible al microscopio electrónico, que se produce cuando los cromosomas homólogos sufren sinapsis.

complejos ribonucleoproteínicos nucleares pequeños (RNPnp) Agregaciones de ARN y proteínas responsables de la unión al pre-ARNm en eucariontes; catalizan la escisión de intrones y la unión de exones.

complemento Grupo de proteínas de la sangre y de otros fluidos corporales que se activan por un complejo antígeno-anticuerpo y luego destruyen patógenos.

comportamiento altruista Comportamiento en el cual un individuo ayuda a otro, aparentemente con riesgo o detrimento propio.

comportamiento innato Comportamiento que se hereda, típico de la especie; también denominado *instinto*.

comportamiento social Interacción de dos o más animales, normalmente de la misma especie.

compuesto covalente Compuesto en el que los átomos se mantienen unidos mediante enlaces covalentes; los compuestos covalentes están formados por moléculas. Compárese con *compuesto iónico*.

compuesto inorgánico Sustancia simple que no contiene esqueleto de carbono. Compárese con *compuesto orgánico*.

compuesto iónico Sustancia compuesta por cationes y aniones, que se atraen por sus cargas opuestas; los compuestos iónicos no forman moléculas. Compárese con *compuesto covalente*.

compuesto orgánico Compuesto con un esqueleto de átomos de carbono. Compárese con *compuesto inorgánico*.

compuesto químico Combinación de dos o más elementos en una proporción fija.

"comunicación dura" Se refiere a la forma en que las neuronas se envían señales entre sí, cómo se conectan y cómo realizan funciones básicas, como es regular la frecuencia cardiaca, la presión sanguínea y los ciclos de despierto-dormido.

comunidad Asociación de poblaciones de diferentes especies que viven juntas en un hábitat definido con un cierto grado de interdependencia. Compárese con *ecosistema*.

concepto biológico de especie Véase *especie.*

concepto evolutivo de especies Véase *concepto filogenético de especie.*

concepto filogenético de especie Alternativa al concepto biológico de especie en la que, para que una población sea declarada una especie independiente, debe haber sufrido una evolución suficientemente larga para que aparezcan diferencias estadísticamente significativas. Compárese con *especie.*

condicionamiento clásico Tipo de aprendizaje en el que se establece una asociación entre cierta respuesta normal a un estímulo y un estímulo nuevo, tras lo cual, el nuevo estímulo evoca la respuesta.

condicionamiento operante Tipo de aprendizaje en el que un animal es recompensado o castigado por realizar una conducta que descubre por azar.

condrictios Clase de peces cartilaginosos que incluye tiburones, rayas y mantas.

condrocitos Células del cartílago.

conducción saltatoria Conducción de un impulso neural a lo largo de una neurona mielinizada; la actividad iónica en un nodo despolariza el siguiente nodo del axón.

conducto deferente Uno de los conductos espermáticos pares que comunican el epidídimo de los testículos con el conducto eyaculatorio.

conductos de Havers Conductos que se extienden a través de la matriz del hueso; contienen vasos sanguíneos y nervios.

configuración electrónica Ordenamiento de los electrones alrededor del átomo. En un modelo de Bohr, la configuración electrónica se representa como una serie de círculos concéntricos.

conidio Espora asexual que se forma normalmente en la punta de una hifa especializada denominada *conidióforo*.

conidióforo Hifa especializada que contiene conidios.

conífera Cualquiera de los miembros de la gran división de gimnospermas que comprende árboles y arbustos leñosos con hojas aciculares, casi siempre perennes y con las semillas contenidas en estróbilos.

conjugación (1) Proceso sexual en protistas ciliados que implica intercambio o fusión de una célula con otra. (2) Mecanismo de intercambio de ADN en bacterias que implica el contacto entre células.

cono (1) En botánica, estructura reproductiva en muchas gimnospermas que produce ya sea microsporas o megasporas. (2) En zoología, una de las dos células fotorreceptoras cónicas de la retina particularmente sensible a la luz intensa y que, al distinguir la luz de diversas longitudes de onda, media la visión del color.

consejería genética Información médica y genética que se proporciona a las parejas afectadas por el riesgo de anomalías en su descendencia.

conservación *ex situ* Esfuerzos de conservación que implica conservar especies individuales en entornos controlados por el hombre, como zoológicos. Compárese con *conservación* in situ.

conservación *in situ* Esfuerzos de conservación que se concentran en conservar la diversidad biológica de fauna y flora. Compare con *conservación* ex situ.

consumidor Véase *heterótrofo*.

consumidor de detritos Véase *detritívoros*.

consumidor primario Véase *herbívoro*.

consumidor secundario Véase *carnívoro*.

consumidor terciario Véase *carnívoro*.

control de natalidad Cualquier método empleado para impedir intencionalmente un embarazo.

conversión lisogénica Cambio en las propiedades de las bacterias debido a la presencia de un profago.

cordados Animales deuteróstomos que, en algún momento de su vida, tienen una estructura esquelética cartilaginosa dorsal llamada *notocordio*; cordón nervioso tubular dorsal; surcos branquiales faríngeos y cola posanal.

cordón umbilical En los mamíferos placentarios, órgano que conecta al embrión con la placenta.

corion Membrana extraembrionaria de reptiles, aves y mamíferos que forma una cubierta externa alrededor del embrión y, en mamíferos, contribuye a la formación de la placenta.

cormo Tallo subterráneo corto y grueso especializado en el almacenamiento de alimento y en la reproducción asexual, p. ej., azafrán y gladiolo.

córnea Cubierta transparente del ojo.

corola Conjunto de los pétalos de una flor.

corpúsculo de Pacini Receptor localizado en la dermis que reacciona a la presión.

correpresor Sustancia que se une a una proteína represora, convirtiéndola en su forma activa, la cual es capaz de impedir la transcripción.

cortex Tejido entre la epidermis y el tejido vascular en los tallos y raíces de muchas plantas herbáceas.

corteza Cubierta más externa de tallos y raíces leñosos; formada por todos los tejidos de la planta localizados en la parte externa del cámbium vascular.

corteza cerebral Corteza externa del cerebro compuesta de materia gris y constituida principalmente de los cuerpos de las células nerviosas.

corteza suprarrenal Región exterior de cada glándula suprarrenal; secreta hormonas esteroides, incluyendo mineralocorticoides y glucocorticoides.

cortisol Hormona esteroide secretada por la corteza suprarrenal que ayuda al organismo a ajustar el estrés prolongado; estimula la conversión de otros nutrientes en glucosa en el hígado, dando lugar a un aumento de la concentración de glucosa en sangre.

cotiledón Hoja de semilla de un embrión vegetal que contiene el alimento almacenado para la germinación.

cotilosaurios Los primeros reptiles; también conocidos como *reptiles tronco*.

cotransporte Transporte activo de una sustancia, desde una región de baja concentración a una región de alta concentración, por acoplamiento al transporte de una sustancia a favor de su gradiente de concentración.

cráneo Estructura ósea que protege el encéfalo de los vertebrados.

crecimiento alométrico Variación en las tasas de crecimiento de las diferentes partes del organismo durante el desarrollo.

crecimiento determinado Crecimiento de duración limitada, como p. ej., el de las flores y hojas. Compárese con *crecimiento indeterminado*.

crecimiento exponencial de la población Aceleración de la tasa de crecimiento de la población que se produce cuando las condiciones óptimas permiten una tasa de crecimiento constante *per cápita*. Compárese con *crecimiento poblacional logístico*.

crecimiento indeterminado Crecimiento no restringido, como por ejemplo, en tallos y raíces. Compárese con *crecimiento determinado*.

crecimiento poblacional cero Punto en el que la tasa de natalidad es igual a la de mortalidad. En este caso, el tamaño de la población no aumenta ni disminuye.

crecimiento poblacional logístico Crecimiento poblacional que inicialmente se da a velocidad constante, es decir exponencial, pero a continuación se nivela al acercarse a la capacidad de carga del ambiente. Compárese con el *crecimiento exponencial de la población*.

crecimiento primario Aumento de la longitud de una planta que tiene lugar en el extremo de los brotes y de las raíces debido a la actividad de los meristemos apicales. Compárese con *crecimiento secundario*.

crecimiento secundario Aumento en el diámetro de una planta debido a la actividad del cámbium vascular y del cambio del corcho; da lugar a la producción de tejidos secundarios, como madera y corteza. Compárese con *crecimiento primario*.

cresta neural Grupo de células situadas a lo largo del tubo neural que migran y forman diversas partes del embrión, incluyendo partes del sistema nervioso periférico.

crestas Proyecciones internas a modo de tabiques o dedos de la membrana interna de la mitocondria.

cretinismo Afección crónica causada por la falta de secreción tiroidea durante el desarrollo fetal y los primeros meses de vida; origina un retraso del desarrollo físico y mental si no se trata.

criptocromo Pigmento proteínico que absorbe fuertemente la luz azul; implicado en el reajuste del reloj biológico de plantas, moscas de la fruta y ratones.

Cro-Magnon Seres humanos (*Homo sapiens*) prehistóricos con rasgos modernos (altos, erectos y sin arco superciliar) que vivieron en Europa hace unos 300,000 años.

cromalveolados Supergrupo compuesto de diversos protistas con pocos caracteres compartidos; la mayor parte son fotosintéticos, y los cromalveolados heterotróficos, p. ej., moho acuático y ciliados, probablemente descienden de ancestros autotróficos. Se dividen en dos grupos principales, alveolados y estramenópilos.

cromátidas Cada una de las mitades idénticas de un cromosoma duplicado, las dos cromátidas que constituyen un cromosoma se denominan *cromátidas hermanas*.

cromátidas hermanas Véase *cromátidas*.

cromatina Complejo de ADN y proteína que constituyen los cromosomas eucarióticos.

cromoplastos Plástidos que contienen pigmento; normalmente presentes en flores y frutos.

cromosoma artificial bacteriano (CAB) Segmentos de ADN cromosómico obtenidos mediante ingeniería genética con capacidad para llevar segmentos grandes de ADN extraño.

cromosoma sexual Cromosoma importante para la determinación del sexo.

cromosomas Estructuras presentes en el núcleo celular que consisten de cromatina y que contienen los genes. Los cromosomas se hacen

visibles al microscopio como estructuras bien definidas durante la división celular.

cromosomas homólogos Cromosomas que son similares en homología y en constitución genética. En los humanos, hay 23 pares de cromosomas homólogos; un miembro de cada pareja se hereda de la madre y el otro del padre.

cruzamiento de prueba Cruzamiento genético en el que un individuo F_1, o un individuo de genotipo desconocido, se aparea con un individuo homocigótico recesivo.

cruzamiento dihíbrido Cruzamiento genético que tiene en cuenta el comportamiento de los dos alelos de dos loci. Compárese con *cruzamiento monohíbrido*.

cruzamiento exogámico Véase *exogamia*.

cruzamiento monohíbrido Cruzamiento genético que considera el comportamiento de los alelos de un único locus. Compárese con *cruzamiento dihíbrido*.

ctenóforos Filo de animales marinos (medusas de peine) cuyos cuerpos constan de dos capas de células que envuelven una masa gelatinosa. La superficie externa está recubierta con filas de cilios que se asemejan a un peine con los que el animal se desplaza.

cuadrícula de Punnett Representación gráfica, desarrollada por primera vez por Reginald Punnett, que permite el cálculo directo de las probabilidades de que se presente cada una de las posibles descendencias de un cruzamiento genético.

cuadrúpedo Que camina en cuatro patas.

cuello de botella Descenso repentino del tamaño de una población debido a factores ambientales adversos; puede dar lugar a la deriva genética; también llamado *cuello de botella genético* o *poblacional*.

cuello de botella genético Véase *cuello de botella*.

cuello de botella poblacional Véase *cuello de botella*.

cuerpo basal Estructura implicada en la organización y anclaje de un cilio o un flagelo. Estructuralmente, es similar a un centriolo; cada uno tiene la forma de un cilindro constituido por nueve tripletes de microtúbulos (estructura de 9×3).

cuerpo calloso En mamíferos, haz grande de fibras nerviosas que interconectan los dos hemisferios cerebrales.

cuerpo de Barr Cromosoma X condensado y desactivado, que aparece como una mancha densa bien definida en los núcleos en interfase de ciertas células de las hembras de mamíferos.

cuerpo fructífero Estructura multicelular que contiene las esporas sexuales de ciertos hongos; se refiere al ascocarpo de un ascomiceto y al basiodiocarpo de un basidiomiceto.

cuerpo lúteo Tejido endocrino temporal del ovario que se desarrolla a partir del folículo roto después de la ovulación; secreta progesterona y estrógeno.

cuerpo polar Célula *n* pequeña, producida durante la oogénesis enla hembra de animales y que no se desarrolla como un óvulo funcional.

cuidado de ecosistemas Esfuerzo de conservación que trata de restaurar y mantener la calidad de ecosistemas más que conservar especies en particular.

cultivo hístico Crecimiento de células o tejidos en un medio de crecimiento sintético en condiciones estériles.

curva de disociación del oxígeno de la hemoglobina Curva que representa el porcentaje de saturación de la hemoglobina con el oxígeno en función de determinadas variables, como la concentración de dióxido de carbono o el pH.

curva de supervivencia Gráfica del número de individuos que sobreviven de una cohorte, desde el nacimiento hasta la edad máxima conseguida por cualquier individuo.

cutícula (1) Cubierta cerosa acelular situada sobre la epidermis en la porción aérea de las plantas; reduce la pérdida de agua. (2) Cubierta externa de algunos animales, como la lombriz intestinal.

deforestación destrucción temporal o permanente de bosque para agricultura u otros usos.

deleción (1) Anomalía cromosómica en la que se pierde parte de un cromosoma, p. ej., el síndrome del maullido de gato. (2) Pérdida de uno o más pares de bases del ADN que da lugar a una mutación por desplazamiento del marco de lectura.

demografía Ciencia que trata de los datos estadísticos de poblaciones humanas, como tamaño, densidad y distribución.

dendrita Ramificación de una neurona que recibe y conduce impulsos nerviosos hacia el cuerpo celular. Compárese con *axón*.

dendrocronología Método de fechado basado en los anillos anuales de los árboles.

densidad poblacional Es el número de individuos de una especie por unidad de área o de volumen, en un momento determinado.

depredación Relación en la que un organismo (el depredador) mata y devora a otro organismo (la presa).

depresión endogámica Fenómeno en el cual la descendencia endogámica de individuos está peor adaptada (p. ej., disminución de la fertilidad y elevada mortalidad juvenil) que los individuos no endogámicos.

depresión recubierta Depresión en la membrana plasmática, el lado citosólico de la cual está recubierto con la clatrina proteínica; importante en endocitos mediados por receptor.

depresión sináptica a largo plazo Disminución de larga duración en la potencia de las conexiones sinápticas, que tiene lugar en respuesta a una estimulación de baja frecuencia de las neuronas. Compárese con *potenciación de largo plazo* (PLP).

deriva continental Teoría que sostiene que los continentes una vez estuvieron unidos y luego se separaron.

deriva genética Cambio aleatorio de la frecuencia alélica en una pequeña población reproductiva.

dermis Capa de tejido conjuntivo denso bajo la epidermis en la piel de vertebrados.

desaminación Eliminación de un grupo amino ($-NH_2$) de un aminoácido u otro compuesto orgánico.

desarrollo Todos los cambios progresivos que tienen lugar a lo largo de la vida de un organismo.

desarrollo en mosaico Patrón de desarrollo rígido en el que el destino de las células queda restringido en una etapa muy temprana. Compárese con *desarrollo regulativo*.

desarrollo regulativo Patrón de desarrollo muy plástico en el que cada célula individual de un embrión, al inicio del desarrollo, retiene la condición de totipotente. Compárese con *desarrollo en mosaico*.

descarboxilación Reacción en la que se elimina una molécula de CO_2 de un grupo carboxilo o de un ácido orgánico.

descomponedores Heterótrofos microbianos que descomponen materia orgánica muerta y utilizan los productos de la descomposición como fuente de energía. También llamados *saprótrofos* o *saprobos*.

desertificación Degradación de tierra que una vez fue fértil en desierto no productivo; causada parcialmente por la erosión del suelo, la deforestación y el pastoreo excesivo por animales domésticos.

deshidrogenación Forma de oxidación en la que se eliminan los átomos de hidrógeno de una molécula.

desierto Bioma templado o tropical en el que la falta de precipitación limita el crecimiento de plantas.

desintegración radiactiva Proceso por el cual un elemento radiactivo emite radiación y, como resultado, su núcleo se transforma en el núcleo de un elemento diferente.

desmosomas Placas en forma de botón presentes en dos superficies celulares opuestas que mantienen las células unidas por medio de filamentos proteínicos que cruzan el espacio intercelular.

desnaturalizar Alterar las propiedades físicas y la estructura tridimensional de una proteína, ácido nucleico u otra macromolécula tratándola con un exceso de calor, ácidos fuertes o bases fuertes.

desnitrificación Conversión del nitrato (NO_3^-) en gas nitrógeno (N_2) por determinadas bacterias (bacterias desnitrificantes) del suelo; parte del ciclo del nitrógeno.

desnutrición Condición de nutrición deficiente; resulta de ingestión dietética que está arriba o debajo de las necesidades requeridas.

desoxirribosa Azúcar pentosa que carece de grupo hidroxilo (−OH) en el carbono 2'; constituyente del ADN.

desplazamiento de caracteres Tendencia de dos especies similares a divergir (hacerse distintas) en regiones donde su distribución geográfica se superpone; reduce la competencia interespecífica.

despolarización Disminución de la diferencia de carga a través de la membrana plasmática; puede dar lugar a un potencial de acción en una neurona o en una célula muscular.

deterioro forestal Deterioro gradual (y a menudo mortal) de muchos árboles en un bosque; puede ser causado por una combinación de factores, como lluvia ácida, metales pesados tóxicos y ozono superficial.

determinación Proceso del desarrollo por el cual una o más células se comprometen progresivamente a un destino en particular. La determinación es una serie de sucesos moleculares que conducen habitualmente a la diferenciación. También denominada *determinación celular*.

determinación celular Véase *determinación*.

detritívoro Organismo, como la lombriz de tierra o el cangrejo, que consume fragmentos de organismos muertos o en descomposición; también denominados *detritófagos*.

detritos Restos orgánicos de organismos en descomposición.

deuda de oxígeno El oxígeno necesario para metabolizar el ácido láctico producido durante el ejercicio interno.

deuteromicetos Agrupamiento artificial de hongos caracterizado por la ausencia de reproducción sexual, pero habitualmente tienen otros rasgos similares a los de ascomicetos; también denominados *hongos imperfectos*.

deuteróstomos División principal del reino animal en la que el ano se desarrolla a partir del blastoporo; incluye equinodermos y cordados. Compárese con *protóstomos*.

diabetes mellitus Es el trastorno endocrino más común. En la diabetes tipo 1 hay una marcada disminución del número de células beta del páncreas que da lugar a una deficiencia de insulina. En la diabetes de tipo 2, más frecuente, los receptores de insulina de las células diana no se unen a la insulina (resistencia a la insulina).

diacilglicerol (DAG) Lípido que consiste en glicerol combinado químicamente con dos ácidos grasos; también denominado *diglicérido*. Compárese con *monoacilglicerol* y *triacilglicerol*.

diafragma En mamíferos, base muscular de la cavidad torácica; se contrae durante la inhalación expandiendo la cavidad torácica.

diálisis Difusión de determinados solutos a través de una membrana selectivamente permeable.

diástole Fase del ciclo cardiaco en la que se relaja el corazón. Compárese con *sístole*.

diatomea Alga normalmente unicelular cubierta por un exoesqueleto ornamentado de sílice constituido por dos mitades que se traslapan; componente importante del plancton de agua dulce y salada.

dicariótico Que tiene dos núcleos por célula (es decir, $n + n$), característico de determinadas hifas fúngicas. Compárese con *monocariótico*.

diencéfalo Véase *prosencéfalo*.

diferenciación Desarrollo hacia un estado más maduro; proceso que transforma una célula joven relativamente no especializada en una célula más especializada. También denominada *diferenciación celular*.

diferenciación celular Véase *diferenciación*.

difracción de rayos X Técnica para determinar la disposición espacial de los componentes de un cristal.

difusión Movimiento neto de partículas (átomos, moléculas o iones) desde una región de mayor concentración a una región de menor concentración (es decir, a favor de un gradiente de concentración), lo que da lugar a un movimiento aleatorio. Compárese con *difusión facilitada* y *transporte activo*.

difusión facilitada Transporte pasivo de iones o moléculas mediado por una proteína portadora específica en una membrana. Al igual que en la difusión simple, el transporte neto ocurre a favor del gradiente de concentración y no es necesaria energía adicional. Compárese con *difusión* y *transporte activo*.

digestión Degradación del alimento en moléculas más pequeñas.

diglicérido Véase *diacilglicerol*.

dímero Asociación de dos monómeros (p. ej., un disacárido o un dipéptido).

dimorfismo sexual Diferencias fenotípicas marcadas entre los dos sexos de la misma especie.

dinámica de población Estudio de los cambios en las poblaciones; por ejemplo, cómo y por qué cambia el número de individuos de una población a lo largo del tiempo.

dinoflagelado Alga típicamente marina unicelular biflagelada que es un componente importante del plancton; normalmente fotosintético.

dinucleótido de flavina y adenina Véase *FAD/FADH*$_2$.

dinucleótido de nicotinamida adenina Véase *NAD*$^+$*/NADH*.

dioico Que tiene estructuras reproductoras masculinas y femeninas en plantas independientes; compárese con *monoico*.

dipéptido Véase *péptido*.

diploide Que tiene dos grupos de cromosomas por núcleo. Compárese con *haploide* y *poliploide*.

diplomonadidas Pequeños zooflagelados principalmente parásitos con uno o dos núcleos, sin mitocondrias y de uno a cuatro flagelos.

disacárido Azúcar producida por la unión covalente de dos monosacáridos (p. ej., maltosa o sacarosa).

discos imaginales Estructuras pares en una larva de un insecto que se desarrollan en estructuras adultas específicas durante la metamorfosis completa.

disomía Situación normal en la que ambos miembros de una pareja de cromosomas está presente en una célula u organismo diploide. Compárese con *monosomía* o *trisomía*.

dispersión Patrón de distribución espacial de los individuos de una población con respecto a sus vecinos; puede ser en grupo, aleatoria o uniforme.

dispersión aleatoria Patrón de distribución espacial de una población en la que la presencia de un individuo no tiene efecto sobre la distribución de otros individuos. Compárese con *dispersión en grupos* y *dispersión uniforme*.

dispersión en grupos Patrón de distribución espacial de una población en la que los individuos están más concentrados en partes específicas del hábitat. También denominada *distribución agregada* y *mosaico*. Compárese con *dispersión aleatoria* y *dispersión uniforme*.

dispersión uniforme Patrón de distribución espacial en el que los individuos de una población se distribuyen de forma regular. Compárese con *dispersión aleatoria* y *dispersión en grupos*.

distal Remoto; alejado del punto de referencia. Compárese con *proximal*.

distribución agregada Véase *dispersión en grupos*.

distribución geográfica Región donde está presente una especie determinada. Compárese con *área de campeo*.

diversidad biológica Variedad de organismos vivos considerada en tres niveles: diversidad genética, diversidad de especie y diversidad de ecosistema. También denominada *biodiversidad*.

diversidad de especies Medida de la importancia relativa de cada especie dentro de una comunidad; representa una combinación de la riqueza de especies y de la equidad de especies.

división holoblástica Patrón de división en el que se escinde un embrión completo; característico de huevos con yema pequeña o moderada (isolecíticos o moderadamente telolecíticos), p. ej., los huevos de equinodermos, anfibios y mamíferos. Compárese con *división meroblástica*.

división meroblástica Patrón de división observado en huevos telolecitales de reptiles y aves, en el que la división se restringe a un pequeño disco de citoplasma en el polo animal. Compárese con *división holoblástica*.

doble fecundación Proceso en el ciclo vital de las plantas con flores en el que se producen dos fecundaciones; una da lugar a la formación de un cigoto, mientras que la segunda da lugar a la formación del endospermo.

doble hélice Estructura de ADN que consiste en dos cadenas polinucleotídicas antiparalelas enrolladas entre sí.

dominancia apical Inhibición de las yemas laterales por la punta de un brote.

dominancia incompleta Condición en la cual ninguno de los miembros de un par de alelos opuestos se expresa completamente cuando está presente el otro.

dominio (1) Región estructural y funcional de una proteína. (2) Categoría taxonómica más amplia; cada dominio incluye uno o más reinos.

dopamina Neurotransmisor del grupo de aminas biógenas.

dorsal Hacia la superficie superior o lomo de un animal. Compárese con *ventral*.

drupa Fruto carnoso simple en el que la capa interna del pericarpio es dura y pétrea, p. ej., melocotón, cereza.

ducto colector Tubo en el riñón que recibe filtrado de varias nefronas y lo conduce a la pelvis renal.

duodeno Porción del intestino delgado en la que entre primero el contenido del estómago.

duplicación Anomalía en la que un grupo de cromosomas contiene más de una copia de un segmento cromosómico en especial; un ejemplo es la forma de traslocación del síndrome de Down.

duramadre Capa meníngea dura más externa que cubre y protege el encéfalo y la médula espinal. Véase también *aracnoides* y *piamadre.*

ecdisis Muda; desprendimiento de la piel externa; proceso común en insectos, crustáceos y serpientes.

ecdisoma Véase *hormona de la muda*.

ecdisozoos Rama de los protóstomos que incluye animales que mudan, como rotíferos, nematodos y artrópodos.

ecolocación Determinación de la posición de objetos detectando ecos de sonidos de tono alto emitidos por un animal; un tipo de sistema sensitivo utilizado por murciélagos y delfines.

ecología Disciplina de la biología que estudia las interrelaciones entre los seres vivos y su entorno.

ecología de la comunidad Descripción y análisis de patrones y procesos dentro de una comunidad.

ecología de paisaje Subdisciplina de la ecología que estudia las conexiones en un paisaje heterogéneo.

ecología de poblaciones Rama de la biología que trata sobre la cantidad de individuos de una especie determinada que se encuentra en un área, y cómo y por qué cambia dicha cantidad (o permanece fija) a lo largo del tiempo.

ecología de restauración Campo científico que utiliza los principios de la ecología, para ayudar a devolver lo más posible un ambiente degradado a su estado previo inalterado.

ecología del comportamiento Estudio científico del comportamiento en el entorno natural desde la perspectiva evolutiva.

ecosistema Sistema interactivo que comprende una comunidad y su entorno físico inerte. Compárese con *comunidad*.

ecosistema de agua estancada Ecosistema de un lago o un estanque.

ecosistema de corriente de agua Ecosistema de un río o de un arroyo.

ecotono Zona de transición donde se encuentran e integran dos comunidades.

ectodermo Capa germinal más externa del embrión en las primeras fases de desarrollo; da lugar a la piel y al sistema nervioso. Compárese con *mesodermo* y *endodermo*.

ectoparásito Garrapata u otro parásito que vive en el exterior del cuerpo del hospedador. Compárese con *endoparásito*.

efecto Bohr Aumento de la disociación de oxihemoglobina debido a una disminución del pH; se produce cuando aumenta la concentración de dióxido de carbono.

efecto Coriolis Tendencia del aire o del agua en movimiento a desviarse de su trayectoria hacia la derecha en el hemisferio norte y hacia la izquierda en el hemisferio sur. Es causado por el sentido de rotación de la Tierra.

efecto de borde Fenómeno ecológico en el que los ecotonos entre comunidades adyacentes contienen un mayor número de especies o mayores densidades de población de ciertas especies que cualesquiera de las comunidades adyacentes.

efecto fundador Deriva genética que resulta de la colonización de una nueva zona por una población pequeña.

efecto invernadero Calentamiento natural global de la atmósfera terrestre causado por la presencia de dióxido de carbono y de otros gases que capturan la radiación solar. El calentamiento adicional producido cuando los niveles de gases de efecto invernadero aumentados absorben la radiación infrarroja se conoce como *efecto invernadero mejorado* o *aumentado*.

efecto invernadero mejorado Véase *efecto invernadero*.

efector Músculo o glándula que se contrae o secreta en respuesta directa a un impulso nervioso.

eferente Que se aleja de algún punto de referencia. Compárese con *aferente*.

eficacia biológica Véase *eficacia biológica directa*.

eficacia biológica directa Éxito reproductor de un individuo, medido por el número de descendencia viable que produce. Compárese con *eficacia biológica inclusiva*.

eficacia biológica inclusiva El total de la eficacia biológica directa e indirecta individual; incluye los genes que contribuyen directamente a la descendencia y los que contribuyen indirectamente a la selección por parentesco.

electroforesis en gel Procedimiento mediante el cual se separan proteínas o ácidos nucleicos en función de su tamaño y carga cuando migran en un gel sometido a un campo eléctrico.

electrolito Sustancia que se disocia en iones cuando se disuelve en agua; la solución resultante puede conducir una corriente eléctrica.

electrón Partícula con una unidad de carga negativa y masa insignificante, localizada fuera del núcleo atómico. Compárese con *neutrón* y *protón*.

electronegatividad Medida de la atracción que ejerce un átomo sobre los electrones.

electrones de valencia Electrones de la capa electrónica más externa de un átomo, llamada *capa de valencia*; durante la formación de un enlace químico, un átomo puede aceptar electrones en su capa de valencia o puede donar o compartir estos electrones de valencia.

electrorreceptor Receptor que responde a estímulos eléctricos.

elemento Sustancia que no puede convertirse en otra más simple mediante una reacción química normal.

elemento del vaso Tipo de célula conductora de agua en el xilema de una planta vascular.

elemento genético móvil Véase *transposón*.

elementos de tubo criboso Células que conducen azúcar disuelta en el floema de plantas con flores.

eliminación Expulsión del alimento no digerido del cuerpo. Compárese con *excreción*.

elongación (En síntesis proteínica) Proceso cíclico por el cual los aminoácidos se añaden uno por uno a una cadena polipetídica en crecimiento. Véase *iniciación* y *terminación*.

embrión (1) Organismo joven antes de emerger del huevo, de la semilla o del cuerpo de la madre. (2) Ser humano en desarrollo hasta el final del segundo mes de gestación, después de lo cual se denomina feto. (3) En plantas, esporofito joven producido tras la fecundación y posterior desarrollo del cigoto.

emigración (1) Movimiento periódico o estacional de un organismo (individuo o población) de un lugar a otro, generalmente en grandes distancias. Véase *dispersión*. (2) En biología evolutiva, movimiento de individuos que resulta en una transferencia de alelos de una población a otra. Véase *flujo génico*.

emigración Movimiento de individuos fuera de una población. Compárese con *inmigración*.

enantiómeros Dos compuestos químicos isoméricos que son imágenes especulares.

encefalinas Neuropéptidos liberados por ciertas neuronas encefálicas que bloquean las señales de dolor.

endocitosis Transporte activo de sustancias al interior de la célula mediante la formación de regiones invaginadas de la membrana plasmática, que se desprenden y se convierten en vesículas citoplásmicas. Compárese con *exocitosis*.

endocitosis mediada por receptor Tipo de endocitosis en el que se unen moléculas extracelulares a receptores específicos de la superficie celular y, a continuación, entran en el citoplasma dentro de vesículas.

endodermis Capa más interna del córtex radical de la planta. Las células endodérmicas tienen una banda de Caspari impermeable alrededor de sus paredes radiales y transversales que asegura que el agua y los minerales sólo pueden entrar en el xilema atravesando las células del endodermo.

endodermo Capa germinal interna del embrión en las primeras fases de desarrollo; se convierte en el revestimiento del tubo digestivo y de las estructuras que se desarrollan a partir de éste (hígado, pulmones y páncreas). Compárese con *ectodermo* y *mesodermo*.

endoesqueleto Estructura ósea o cartilaginosa dentro del cuerpo que proporciona sostén. Compárese con *exoesqueleto*.

endogamia Apareamiento de individuos similares desde el punto de vista genético. La homocigosis aumenta con cada generación sucesiva de endogamia. Compárese con *exogamia*.

endolinfa Líquido del laberinto membranoso y del conducto coclear del oído.

endometrio Revestimiento uterino.

endoparásito Parásito, como la tenia, que vive dentro del hospedador. Compárese con *ectoparásito*.

endorfinas Neuropéptidos liberados por ciertas neuronas encefálicas; bloquean las señales de dolor.

endosimbionte Organismo que vive dentro del cuerpo de otro tipo de organismo. Los endosimbiontes pueden beneficiar a su hospedador (mutualismo) o perjudicarlo (parasitismo).

endosimbiosis en serie Hipótesis que sostiene que determinados orgánulos, como las mitocondrias y los cloroplastos, se originaron como procariontes simbióticos que viven dentro de otras células procariontes autónomas de vida libre.

endospermo Tejido nutritivo triploide, $3n$, que se forma en algunos puntos durante el desarrollo de todas las semillas de angiospermas.

endospora Célula latente formada por ciertas bacterias; muy resistente al calor, a la radiación y a los desinfectantes.

endostilo En cordados invertebrados, surco a lo largo de la pared faríngea que secreta moco y que atrapa partículas de alimento del agua salada que pasa a través de la faringe. En los vertebrados, la tiroides se deriva del endostilo.

endotelio Tejido que reviste las cavidades del corazón, vasos sanguíneos y vasos linfáticos.

endotérmico Animal que utiliza energía metabólica para mantener una temperatura corporal constante a pesar de las variaciones en la temperatura ambiental; p. ej., aves y mamíferos. Compárese con *ectotérmico*.

endotoxina Sustancia tóxica de las paredes celulares de bacterias gram-negativas. Compárese con *exotoxina*.

energía Capacidad para realizar un trabajo; expresada en kilojoules o kilocalorías.

energía calórica Energía térmica que fluye desde un objeto con una temperatura superior a otro objeto con una temperatura menor.

energía cinética Energía de movimiento. Compárese con *energía potencial*.

energía de activación Véase *energía de activación* (E_A).

energía de activación (E_A) La energía cinética necesaria para iniciar una reacción química.

energía de enlace Energía necesaria para romper un enlace químico específico.

energía libre Cantidad máxima de energía disponible para realizar un trabajo en las condiciones de una reacción química.

energía potencial Energía almacenada; energía que puede realizar un trabajo como consecuencia de su posición o estado. Compárese con *energía cinética*.

enfermedad autoinmunitaria Enfermedad en la que el organismo produce anticuerpos contra sus propias células o tejidos. También denominada *autoinmunidad*.

enfermedad cardiovascular Enfermedad del corazón o de los vasos sanguíneos; principal causa de muerte en la mayoría de las sociedades industrializadas.

enfermedad de Alzheimer Trastorno encefálico degenerativo progresivo caracterizado por la formación de placas amiloides y masas neurofibrilares.

enfermedad de Huntington Enfermedad genética que tiene un patrón hereditario autonómico dominante y causa deterioro mental y físico.

enfermedad de Tay-Sachs Enfermedad genética grave, en la que el metabolismo lipídico alterado en el encéfalo causa deterioro mental en lactantes y niños pequeños afectados; el patrón hereditario es autosómico recesivo.

enlace covalente Enlace químico en el que se comparten pares de electrones; puede ser sencillo, doble o triple (con uno, dos o tres pares de electrones, respectivamente). Compárese con *enlace iónico* y *enlace de hidrógeno*.

enlace covalente no polar Enlace químico formado por el reparto equitativo de electrones entre átomos con aproximadamente la misma electronegatividad. Compárese con *enlace covalente polar*.

enlace covalente polar Enlace químico formado por la repartición de electrones entre átomos que difieren en su electronegatividad; el extremo del enlace próximo al átomo electronegativo tiene una carga parcial negativa, y el otro extremo tiene una carga parcial positiva. Compárese con *enlace covalente no polar*.

enlace de hidrógeno Fuerza atractiva débil que existe entre un átomo de hidrógeno con una carga parcialmente positiva y un átomo electronegativo (normalmente oxígeno o nitrógeno) con una cargaparcialmente negativa. Compárese con *enlace covalente* o *enlace iónico*.

enlace éster Enlace covalente formado por la reacción de un grupo carboxilo y un grupo hidroxilo, con la eliminación del equivalente de

una molécula de agua; el enlace incluye un átomo de oxígeno unido a un grupo carboxilo.

enlace fosfodiéster Enlace covalente entre dos nucleótidos en una cadena de ADN o ARN; incluye un grupo fosfato unido a los azúcares de dos nucleótidos adyacentes.

enlace glucosídico Enlace covalente que une dos azúcares; supone la unión de un átomo de oxígeno a un carbono de cada azúcar.

enlace iónico Atracción química entre un catión y un anión. Compárese con *enlace covalente* y *enlace de hidrógeno*.

enlace peptídico Enlace covalente carbono-nitrógeno característico que une aminoácidos para formar péptidos y proteínas.

enlace químico Fuerza de atracción entre los átomos de un compuesto. Véase *enlace covalente, enlace de hidrógeno* y *enlace iónico*.

entalpia Energía potencial total de un sistema; a veces se denomina *contenido de calor de un sistema*.

enterocelia Proceso por el cual se forma el celoma como una cavidad dentro del mesodermo producida por evaginaciones del intestino primitivo (arquenterón); característico de muchos deuteróstomos. Compárese con *esquizocelia*.

entrecruzamiento Proceso en el cual se intercambia material genético (ADN) entre cromosomas homólogos apareados.

entropía Grado de desorden; medida cuantitativa de la cantidad de energía desordenada aleatoria que no está disponible para realizar un trabajo.

envejecimiento Cambios progresivos en el desarrollo de un organismo adulto.

envoltura nuclear Sistema de doble membrana que rodea al núcleo celular de los eucariontes.

envoltura vitelina Cubierta acelular de los huevos de determinados animales (p. ej., equinodermos), localizada inmediatamente sobre la membrana plasmática.

enzima Catalizador orgánico (generalmente una proteína) que acelera una reacción química específica, reduciendo la energía de activación necesaria para esa reacción.

enzima de restricción Clase de enzimas que cortan el ADN en secuencias de bases específicas; producidas por bacterias para degradar ADN extraño; se utilizan en tecnología de ADN recombinante.

eón División más grande de la escala temporal geológica; los eones se dividen en eras.

eosinófilo Tipo de leucocito cuyos granos citoplásmicos absorben colorantes ácidos; funcionan en las infecciones parasitarias y en las reacciones alérgicas.

epidermis (1) Capa externa de células que cubren el cuerpo de las plantas y tienen una función principalmente protectora. (2) Capa externa de la piel de vertebrados.

epidídimo Tubo en espiral que recibe el esperma desde los testículos y lo lleva al conducto deferente.

epiglotis Estructura estrecha flexible que controla la entrada a la laringe, impidiendo el paso de alimento a las vías respiratorias durante la deglución.

epinefrina Hormona producida por la médula suprarrenal; estimula el sistema nervioso simpático.

epispermo Protección externa que recubre la semilla.

epistasis Condición en la que ciertos alelos de un locus alteran la expresión de alelos de un locus diferente.

epitelio olfativo Tejido que contiene las neuronas sensibles a los olores.

epíteto específico Segunda parte del nombre científico de un organismo; designa una especie específica perteneciente a un género.

época Unidad más pequeña de tiempo geológico; subdivisión de un período.

equilibrio Véase *equilibrio dinámico, equilibrio genético.*

equilibrio dinámico Estado de una reacción química en la que la velocidad de cambio en un sentido es exactamente la misma que la velocidad de cambio en el sentido opuesto, es decir, las concentraciones de los reactivos y productos no varían y la diferencia en energía libre entre los reactivos y productos es cero.

equilibrio genético Situación de una población que no está sufriendo cambios evolutivos, es decir, en la que las frecuencias alélica y genotípica no varían de una generación a la siguiente. Véase *principio de Hardy-Weinberg*.

equilibrio punteado Idea de que la evolución prosigue con períodos de poco o ningún cambio genético, seguido de fases muy activas, de modo que las adaptaciones principales o los grupos de adaptaciones aparecen en los registros fósiles. Compárese con *gradualismo*.

equinodermos Filo de invertebrados deuteróstomos marinos con piel espinosa caracterizados por un sistema hidrovascular y pies ambulacrales; incluyen estrellas de mar, erizos y pepinos de mar.

equivalencia nuclear Concepto de que los núcleos de todas las células diferenciadas de un organismo adulto son genéticamente idénticas entre sí y con el núcleo del cigoto del cual derivan.

era Intervalo de tiempo geológico que es una subdivisión de un eón; las eras se dividen en períodos.

era Cenozoica Era geológica que se inició hace unos 66 millones de años y se prolonga hasta el presente.

era de las Archaea Período de la historia de la Tierra desde sus comienzos de entre aproximadamente 4600 y 2500 millones de años; la vida se originó durante la era Archaea.

era Mesozoica Parte del tiempo geológico que comprende aproximadamente desde hace 251 millones de años hasta hace 66 millones de años.

era Paleozoica Etapa del tiempo geológico que se extiende de hace aproximadamente 542 millones a 251 millones de años.

era Proterozoica Período de la historia de la Tierra que se inició hace aproximadamente 2500 millones de años y terminó hace unos 542 millones de años; marcada por la acumulación de oxígeno y la aparición de las primeras formas de vida eucarióticas multicelulares.

eritroblastosis fetal Enfermedad grave en la que los eritrocitos Rh' (que portan antígeno D) de un feto son destruidos por los anticuerpos anti-D de la madre.

eritrocito Glóbulo rojo de vertebrados, contiene hemoglobina que transporta oxígeno.

eritropoyetina Hormona peptídica secretada principalmente por las células renales; estimula la producción de eritrocitos.

erosión del suelo Agotamiento o eliminación del suelo de un terreno; aunque la erosión del suelo tiene lugar de forma natural por la precipitación y corrientes de agua, las actividades humanas (como el desmonte) lo aceleran.

error congénito del metabolismo Trastorno metabólico causado por una mutación de un gen que codifica una enzima necesaria para una ruta bioquímica.

escama germinal Hoja modificada que cubre y protege una yema latente.

escisión Serie de divisiones celulares mitóticas, sin crecimiento, que convierte al cigoto en una blástula multicelular.

esclereida En plantas, célula esclerenquimatosa de forma variable pero generalmente ahusada y no alargada. Compárese con *fibra*.

esclerénquima Células que dan resistencia y sostén al cuerpo vegetal, a menudo mueren en la madurez y tienen paredes muy gruesas; incluye fibras y esclereidas.

esclerótica Capa externa del globo ocular; lámina opaca gruesa de tejido conjuntivo que protege las estructuras internas y ayuda a mantener la rigidez del globo ocular.

escroto Saco de piel externo presente en la mayoría de los mamíferos machos, que contiene los testículos y sus órganos accesorios.

esfínter Grupo de fibras musculares dispuestas circularmente y cuya contracción cierra una abertura, p. ej., el esfínter pilórico en la salida del estómago.

esófago Parte del tubo digestivo que conduce el alimento desde la faringe al estómago.

especiación Aparición de una nueva especie por evolución.

especiación alopátrica Especiación que ocurre cuando una población se separa geográficamente del resto de la especie y evoluciona aislada. Compárese con *especiación simpátrica*.

especiación simpátrica Aparición de una nueva especie dentro de la misma región geográfica de la especie progenitora. Compárese con *especiación alopátrica*.

especie Según el concepto de especie biológica, una o más poblaciones cuyos miembros son capaces de cruzarse entre sí, en la naturaleza, para producir descendencia fértil y no se cruzan con miembros de otras especies. Compárese con *concepto filogenético de especie.*

especie amenazada Especie en la que la población es suficientemente pequeña como para encontrarse en peligro de extinción en todo su territorio o parte de él, pero no tanto como para que el peligro sea inminente. Compárese con *especie en peligro*.

especie clave Especie cuya presencia en un ecosistema determina en gran medida la composición de especies y el funcionamiento del mismo.

especie cosmopolita Especie que tiene una distribución casi mundial y presente en más de un continente o en más de un océano. Compárese con *especie endémica*.

especie dominante En una comunidad, especie que como resultado de su biomasa o abundancia ejerce una influencia principal sobre la distribución de poblaciones de otra especie.

especie en peligro Especie cuyo número de individuos está tan gravemente disminuido que está en peligro inminente de extinción en una parte o en la totalidad de su distribución geográfica. Compárese con *especie amenazada*.

especie endémica Especie nativa localizada que no se encuentra en ninguna otra parte del mundo. Compárese con *especie cosmopolita*.

especie invasora Especie extraña que se introduce en un área que no es la suya nativa, altera el equilibrio entre los organismos que viven en la zona y causa daños económicos o ambientales.

espectro de absorción Gráfica de la cantidad de luz de longitud de onda específica que se absorbe al pasar por una sustancia. Cada tipo de molécula tiene un espectro de absorción característico. Compárese con *espectro de acción*.

espectro de acción Gráfica de la eficacia con la que la luz a longitudes de onda específicas promueve una reacción fotodependiente. Compárese con *espectro de absorción.*

esperma Gameto móvil masculino de animales y algunas plantas y protistas; también conocido como *espermatozoide.*

espermátida Espermatozoide inmaduro.

espermatocito Célula meiótica que da lugar a espermátidas y por último a un espermatozoide maduro.

espermatogénesis Producción de gametos masculinos (espermatozoides) por meiosis y posterior diferenciación celular. Compárese con *oogénesis*.

espermatozoide Véase *esperma*.

espina Hoja modificada para la protección, como las de los cactus.

espiráculo Abertura para el intercambio gaseoso, como la abertura de una tráquea en la superficie corporal de un insecto.

espirilo Bacteria helicoidal larga y rígida. Compárese con *espiroqueta, vibrión, bacilo* y *coco*.

espiroqueta Bacteria helicoidal larga y flexible. Compárese con *espirilo, vibrión* y *coco*.

espliceosoma Partícula nucleoproteínica grande que cataliza las reacciones que remueven intrones del pre-ARNm.

espora Célula reproductora que da lugar a nuevos individuos en plantas, hongos y ciertas algas y protozoos.

esporangio Estructura que contiene las esporas que se encuentran en las plantas, en determinados protistas y en hongos.

esporófilo Estructura en forma de hoja que contiene esporas.

esporozoito Estado infectivo similar a esporas en apicomplejos.

esqueleto hidrostático Tipo de esqueleto presente en algunos invertebrados en los que músculos que se contraen empujan un tubo con líquido.

esquizocelia Proceso de formación del celoma en el cual el mesodermo se divide en dos capas, formando una cavidad entre ellas; característico de los protóstomos. Compárese con *enterocelia*.

estado fundamental Estado de energía mínimo de un átomo.

estambre Parte masculina de una flor; consta de filamento y antera.

estasis Largos períodos en el registro fósil en los que existe poco o ningún cambio evolutivo.

estatocisto Órgano sensorial de invertebrados que contiene uno o más gránulos (estatolitos); percibe gravedad y movimiento.

estatolitos Gránulos sueltos de arena o carbonato de calcio que se encuentran en los estatocistos.

estela Cilindro en el centro de raíces y tallos que contiene el tejido vascular.

estereocilios Proyecciones en forma de pelo de las células ciliadas; microvellosidades que contienen filamentos de actina.

esterilidad del híbrido Mecanismo de aislamiento reproductivo (postcigótico) en el cual un híbrido interespecífico no puede reproducirse con éxito.

esterilización Procedimiento que hace a un individuo incapaz de tener descendencia; los procedimientos quirúrgicos más frecuentes son la vasectomía en varones y la ligadura de trompas en mujeres.

esteroides Moléculas complejas que contienen átomos de carbono dispuestos en cuatro anillos unidos, tres de los cuales contienen seis átomos de carbono cada uno y el cuarto contiene cinco, p. ej., el colesterol y determinadas hormonas, incluidas las hormonas sexuales masculinas y femeninas de vertebrados.

esteroides anabólicos Andrógenos sintéticos que aumentan la masa muscular, fuerza física, resistencia y agresividad, pero causan efectos adversos graves; a menudo se abusa de estos fármacos.

estigma Porción del carpelo donde caen los granos durante la polinización (y antes de la fecundación).

estilo Cuello que conecta el estigma con el ovario de un carpelo.

estimuladores Secuencias de ADN reguladoras que estimulan la transcripción génica; pueden estar a una gran distancia de las regiones de codificación verdaderas de un gen.

estímulo señal Cualquier estímulo que provoca un patrón de acción fija en un animal.

estipe Estructura basal corta para la unión, que es parte del cuerpo de ciertas algas multimoleculares.

estípulas Par de estructuras en forma de escama o de hoja que se encuentra en la base de determinadas hojas.

estivación Estado de letargo causado por la falta de alimento o agua durante períodos de temperaturas elevadas. Compárese con *hibernación*.

estolón Tallo aéreo horizontal con internodos; a menudo forma yemas que desarrollan plantas independientes, p. ej., la fresa.

estómago Región muscular del tubo digestivo de vertebrados, que se extiende desde el esófago hasta el intestino delgado.

estomas Pequeños poros localizados en la epidermis de las plantas, que permiten el intercambio gaseoso para la fotosíntesis; cada estoma está flanqueado por dos células guardianas que son responsables de su cierre y apertura.

estramenópilos Protistas con células móviles de dos flagelos, uno de los cuales tiene pequeñas proyecciones semejantes a cilios fuera de

eje; incluye mohos acuáticos, diatomeas, algas doradas y algas pardas. Véase *cromalveolados*.

estratificación térmica Pronunciada separación en capas caliente y fría de los lados de regiones templadas durante el verano. Véase *termoclina*.

estrato basal Subcapa más profunda de la epidermis humana, formada por células en continua división. Compárese con *estrato córneo*.

estrato córneo Capa más superficial de la epidermis humana. Compárese con *estrato basal.*

estratosfera Capa de la atmósfera entre la troposfera y la mesosfera. Contiene una delgada capa de ozono que protege a los seres vivos al filtrar mucha de la radiación ultravioleta procedente del Sol.

estróbilo En determinadas plantas, estructura en forma de piña o cono que porta el esporangio productor de esporas.

estrógenos Hormonas sexuales femeninas producidas por el ovario; promueve el desarrollo y mantenimiento de las estructuras reproductoras femeninas y de características sexuales secundarias.

estroma Espacio lleno de líquido del cloroplasto, rodeado por la membrana interna de ésta y por los tilacoides; sitio donde tienen lugar las reacciones del ciclo de Calvin.

estromatolito Roca en forma de columna, constituida por muchas capas diminutas de células procariontes, generalmente cianobacterias.

estructura cuaternaria (de una proteína) Conformación global de una proteína producida por la interacción de dos o más cadenas polipeptídicas. Compárese con *estructuras primaria, secundaria y terciaria (de una proteína)*.

estructura de edades Número y proporción de personas correspondientes a cada edad en una población. El diagrama de estructura de edades representa el número de varones y mujeres en cada edad, desde el nacimiento a la muerte, en la población.

estructura primaria (de una proteína) Secuencia completa de aminoácidos en una cadena polipeptídica, comenzando en el extremo amino y terminando en el carboxilo. Compárese con *estructuras secundaria* y *terciaria (de una proteína)*.

estructura secundaria (de una proteína) Forma geométrica regular producida por enlaces de hidrógeno entre los átomos del esqueleto polipeptídico uniforme; incluye la hélice alfa y la lámina plegada beta. Compárese con *estructuras primaria* y *terciaria (de una proteína)*.

estructura terciaria (de una proteína) Forma tridimensional global de un polipéptido que se determina a través de las interacciones implicadas en las cadenas laterales de aminoácidos. Compárese con *estructuras primaria* y *secundaria (de una proteína)*.

estuario Masa costera de agua que comunica con el océano en el que el agua dulce procedente de tierra adentro se mezcla con agua salada.

etileno Hormona vegetal gaseosa implicada en varios aspectos del crecimiento y desarrollo de las plantas, como la abscisión de la hoja y la maduración del fruto.

etología Estudio del comportamiento animal en condiciones naturales desde el punto de vista de la adaptación.

eucarionte (eucariota) Organismo cuyas células tienen núcleo y otros orgánulos rodeados de membrana. Incluye protistas, hongos, plantas y animales. Compárese con *procarionte*.

eucromatina Cromatina ligeramente compactada que se puede transcribir. Compárese con *heterocromatina*.

eudicotiledóneas Uno de los dos clados de las plantas con flores; las semillas de eudicotiledóneas contienen dos cotiledones u hojas de la semilla. Compárese con *monocotiledóneas*.

euglenoides Grupo de algas unicelulares flageladas, principalmente de agua dulce, que se desplazan por medio de un flagelo anterior y que suelen ser fotosintéticas.

evitar la sombra Tendencia que tienen las plantas adaptadas a elevadas intensidades de luz para crecer más altas cuando están rodeadas estrechamente por otras plantas.

evo-devo Estudio de la evolución del control genético del desarrollo.

evolución Cualquier cambio genético acumulado en una población de generación en generación. La evolución conduce a diferencias en las poblaciones y explica el origen de todos los organismos que existen o han existido.

evolución convergente Evolución independiente de semejanza estructural o funcional en dos o más especies con escaso parentesco entre sí, generalmente como resultado de la adaptación a ambientes similares.

evolución dirigida Véase *evolución in vitro*.

evolución *in vitro* Experimentos realizados en laboratorio que demuestran que, en un principio, las moléculas de ARN podrían haber catalizado las numerosas reacciones químicas necesarias para la vida. También denominada *evolución dirigida*.

evolución química Origen de la vida a partir de materia inerte.

excreción Descarga de un producto de desecho de las reacciones químicas del metabolismo (no confundir con eliminación de material alimenticio no digerido). Compárese con *eliminación*.

exocitosis Transporte activo de sustancias fuera de la célula mediante la fusión de vesículas citoplásmicas con la membrana plasmática. Compárese con *endocitosis*.

exoesqueleto Esqueleto externo, como la valva de los moluscos o la cubierta externa de artrópodos; proporciona protección y un lugar para la inserción de los moluscos. Compárese con *endoesqueleto*.

exogamia Apareamiento de individuos de cepas no emparentadas, también denominado *cruzamiento exogámico*. Compárese con *endogamia*.

exón (1) Región codificadora de proteínas de un gen eucariótico. (2) El ARNm transcrito a partir de dicha región. Compárese con *intrón*.

exotoxina Sustancia tóxica liberada por ciertas bacterias. Compárese con *endotoxina*.

expansión clonal Aumento en el número de células T o células B específicas para un antígeno; ocurre cuando células T o células B son activadas por el antígeno.

explotación comercial Recolección de organismos comercialmente importantes de la naturaleza. Algunos ejemplos son la captura comercial de papagayos (para el comercio de mascotas) y la explotación comercial de cactus (para invernaderos).

expresión génica diferencial Expresión de diferentes subgrupos de genes en distintos momentos y en diferentes células durante el desarrollo.

extensión de la vaina del haz Células de sostén que se extienden desde la vaina del haz de una vena de la hoja hasta la epidermis superior y/o inferior.

exteroceptor Uno de los órganos de los sentidos que recibe estímulos sensoriales del mundo exterior, como los ojos o los receptores del tacto. Compárese con *interoceptor*.

extinción Eliminación de una especie; ocurre cuando muere el último miembro de una especie.

extinción de fondo Extinción continua de especies de bajo nivel que ha ocurrido en gran parte de la historia de la vida. Compárese con *extinción en masa*.

extinción en masa Extinción de numerosas especies durante un período geológico relativamente corto. Compárese con *extinción de fondo.*

eyaculación Expulsión súbita, como la del semen por el pene.

facilitación En ecología, situación en la que una especie tiene un efecto positivo sobre otra especie en la comunidad, por ejemplo, potenciando el entorno local.

factor dependiente de la densidad Factor ambiental cuyos efectos sobre una población cambian cuando cambia la densidad de ésta; tiende a retrasar el crecimiento de la población si su densidad aumenta

y potenciar el crecimiento cuando disminuye. Compárese con *factor independiente de la densidad*.

factor independiente de la densidad Factor ambiental que afecta al tamaño de una población, pero que no se ve influenciado por cambios en la densidad de la misma. Compárese con *factor dependiente de la densidad*.

factores abióticos Elementos del ambiente físico no vivo que afectan a un organismo en particular. Compare con *factores bióticos*.

factores bióticos Elementos del mundo vivo que afectan a un organismo en particular, es decir, sus relaciones con otros organismos. Compárese con *factores abióticos*.

factores de crecimiento Grupo de más de 50 péptidos extracelulares que envían señales a determinadas células para crecer y dividirse.

factores de crecimiento semejantes a insulina (FCSI) Proteínas que median en la respuesta a hormonas de crecimiento.

factores de necrosis tumoral (FNT) Citosinas capaces de destruir células tumorales y de estimular células inmunitarias para iniciar una respuesta inflamatoria.

factores de transcripción Proteínas que se unen al ADN regulando la transcripción en eucariontes; entre ellas se incluyen activadores de acción positiva y represores de acción negativa.

factores Rh Antígenos eritrocitarios, conocidos como *antígeno D*, identificados originalmente en monos *Rhesus*. Las personas que tienen estos antígenos son Rh^+; las que carecen de ellos, son Rh^-. Véase *eritoblastosis fetal*.

FAD/$FADH_2$ Formas oxidada y reducida, respectivamente, del dinucleótido de flavina y adenina, una coenzima que transfiere electrones (como el hidrógeno) en el metabolismo, incluyendo la respiración celular.

fago Véase *bacteriófago*.

fagocitosis Literalmente, "acción de comerse una célula"; tipo de endocitosis mediante la cual determinadas células engullen partículas alimenticias, microorganismos, materia extraña u otras células.

familia Categoría taxonómica constituida por géneros afines.

faringe Parte del tubo digestivo. En los vertebrados complejos, está unida en su parte anterior a la boca y a las cavidades nasales y, en su parte posterior, al esófago y a la laringe; región de la garganta en humanos.

farmacogenética Nuevo campo de la medicina basada en los genes, en el cual los fármacos se personalizan para que coincidan con el contenido genético del paciente.

fase G_1 Primera fase de crecimiento dentro de la interfase del ciclo celular; G_1 se produce antes de comenzar la síntesis de ADN (fase S). Compárese con *fases* S y G_2.

fase G_2 Segunda fase de crecimiento dentro de la interfase del ciclo celular; G_2 se produce después de la síntesis de ADN (fase S) y antes de la mitosis. Compárese con *fases S* y G_1.

fase S Etapa de la interfase del ciclo celular durante la cual se sintetiza el ADN y otros constituyentes cromosómicos. Compárese con *fase* G_1 y G_2.

fecundidad Capacidad potencial de un individuo para generar descendencia.

fenética Método de clasificación basado en semejanzas medibles en las características fenotípicas, sin considerar la homología u otras relaciones evolutivas. Compárese con *cladística* y *sistemática evolutiva*.

fenilcetonuria (PKU) Enfermedad hereditaria en la cual hay una deficiencia de la enzima que normalmente convierte la fenilalanina en tirosina; causa retraso mental si no se trata.

fenotipo Expresión física o química de los genes de un organismo. Compárese con *genotipo*.

fermentación Proceso aerobio por el cual se produce ATP mediante una serie de reacciones redox en las que los componentes orgánicos sirven como donadores y aceptores terminales de electrones.

feromona Sustancia secretada por un organismo al entorno exterior que influye en el desarrollo o comportamiento de otros miembros de la misma especie.

fertilidad al nivel de reposición Número de niños que una pareja debe tener a fin de "reponerse" a sí mismos. El número promedio es mayor de dos, ya que algunos niños mueren antes de alcanzar la edad reproductiva.

fertilización Fusión de dos gametos *n*; resulta en la formación de un cigoto 2*n*.

fertilización *in vitro* Fertilización de oocitos en el laboratorio antes de la implantación en el útero para su desarrollo.

feto Descendencia no nacida del hombre desde el tercer mes de gestación hasta el nacimiento.

fibra (1) En plantas, tipo de célula de esclerénquima; las fibras son células largas en forma de huso con paredes gruesas. Compárese con *esclereida*. (2) En animales, células alargadas, como las células musculares o nerviosas. (3) En animales, complejos microscópicos filiformes de proteína e hidratos de carbono que se dispersan por la matriz de tejidos conjuntivos.

fibrina Proteína insoluble formada a partir de la proteína plasmática fibrinógeno durante la coagulación sanguínea.

fibroblastos Células del tejido conjuntivo que producen las fibras y los complejos de proteína e hidratos de carbono de la matriz de tejidos conjuntivos.

fibronectinas Glucoproteínas de la matriz extracelular que se unen a integrinas (receptores proteínicos de la membrana plasmática).

fibrosis quística Enfermedad genética con patrón de herencia recesiva autosómica; caracterizada por la secreción de moco anormalmente espeso, en especial en los sistemas respiratorio y digestivo.

ficocianina Pigmento azul que se encuentra en cianobacterias y algas rojas.

ficoeritrina Pigmento rojo presente en cianobacterias y algas rojas.

fijación del nitrógeno Conversión del nitrógeno atmosférico (N_2) en amoniaco (NH_3) por determinadas bacterias; parte del ciclo del nitrógeno.

filamento En plantas con flores, delgado pedúnculo de un estambre con una antera en la punta.

filamentos de actina Filamentos delgados formados principalmente por actina; los filamentos de actina y miosina constituyen las miofibrillas de las fibras musculares.

filamentos de miosina Filamentos gruesos compuestos principalmente de la proteína miosina; los filamentos de actina y miosina constituyen las miofibrillas de las fibras musculares.

filamentos intermedios Fibras citoplasmáticas que forman parte de la red del citoesqueleto y tienen un tamaño intermedio entre el de los microtúbulos y el de los microfilamentos.

filo Agrupamiento taxonómico de clases similares relacionadas; categoría intermedia entre el reino y la clase. Se utiliza para clasificar las especies del reino Animalia.

filo de lofoforados Tres filos de protóstomos invertebrados relacionados entre sí, caracterizados por un anillo ciliado de tentáculos alrededor de la boca.

filogenia Historia evolutiva completa de un grupo de organismos.

fimbrias o pilosidades Estructuras en forma de cabello en la superficie de algunas procariontes; ayudan a las bacterias a adherirse entre sí y a unirse a las superficies de las células que infectan.

fisión binaria División en dos partes iguales de una célula procarionte; tipo de reproducción asexual.

fitoalexinas Compuestos antimicrobianos producidos por las plantas que limitan la extensión de patógenos como los hongos.

fitocromo Pigmento proteínico verdeazulado implicado en una amplia variedad de reacciones fisiológicas a la luz; se presenta en dos formas interconvertibles, dependiendo de la proporción de luz roja con respecto a radiación roja lejana.

fitoplancton Algas y cianobacterias microscópicas flotantes que constituyen la base de la mayor parte de las redes alimentarias acuáticas. Compárese con *zooplancton*. Véase *plancton* y *zooplancton*.

fitoquímicos Compuestos presentes en plantas, que desempeñan importantes funciones en la prevención de ciertas enfermedades; algunos funcionan como antioxidantes.

flagelado Protista unicelular no fotosintético que tiene uno o más flagelos largos semejantes a látigos.

flagelo Estructura móvil larga, parecida a un látigo, que se proyecta desde determinadas células y se utiliza para la locomoción. (1) Los flagelos de eucariontes están constituidos por dos microtúbulos sencillos centrales rodeados por un cilindro de nueve microtúbulos dobles (estructura 9 + 2), todo cubierto por membrana plasmática. (2) Los flagelos de procariontes son filamentos que rotan gracias a estructuras especiales situadas en la membrana plasmática en la pared celular.

floema Tejido vascular que conduce azúcar disuelto y otros compuestos orgánicos en las plantas.

flor completa Flor que posee las cuatro partes: sépalos, pétalos, estambres y carpelos. Compárese con *flor incompleta*.

flor imperfecta Flor que carece de estambre o carpelos. Compárese con *flor perfecta*.

flor incompleta Flor que carece de una o más de las siguientes cuatro partes: sépalos, pétalos, estambre y/o carpelos. Compárese con *flor completa*.

flor perfecta Flor que tiene tanto estambres como carpelos. Compárese con *flor imperfecta*.

floración La producción de un tallo alto con flores que tiene una planta que crece vegetativamente como una roseta (hábito de crecimiento con un tallo corto y un ramo circular de hojas). Reproducción esporádica de enormes números de algas en agua dulce y ecosistemas marinos.

fluido cerebroespinal (FCE) Líquido que baña al sistema nervioso central de vertebrados.

flujo génico Movimiento de los alelos entre poblaciones locales debido a la migración de individuos; puede tener consecuencias evolutivas importantes.

fluorescencia Emisión de luz de mayor longitud de onda (y energía menor) que la luz originalmente absorbida.

folículo (1) Fruto dehiscente seco simple que se desarrolla a partir de un único carpelo y que se abre en la madurez a lo largo de una sutura para liberar las semillas. (2) Saco pequeño de células en el ovario de mamíferos que contiene los óvulos en maduración. (3) Bolsillo en la piel en el cual se desarrolla un pelo.

foraminíferos Protozoarios marinos que producen una valva, o testa, que encierra un cuerpo ameboide. Véase *rizarios*.

formación de patrones Véase *morfogénesis*.

fórmula estructural Tipo de fórmula química que muestra la disposición especial de los átomos en una molécula. Compárese con *fórmula simplificada* y *fórmula molecular*.

fórmula molecular Tipo de fórmula química que indica el número real de átomos de cada tipo de una molécula. Compárese con *fórmula simplificada* y *fórmula estructural*.

fórmula química Representación de la composición de un compuesto; los elementos se indican mediante símbolos químicos con subíndices para indicar sus proporciones. Véase *fórmula molecular*, *fórmula estructural* y *fórmula simplificada*.

fórmula simplificada Tipo de fórmula química que da la proporción numérica completa más pequeña de los átomos componentes. Compárese con *fórmula molecular* y *fórmula estructural*.

fosfato de creatinina Compuesto que almacena energía en las células musculares.

fosfoenolpiruvato (PEP) Compuesto fosforilado de tres carbonos que constituye un importante intermediario en la glucólisis y es un reactivo del paso inicial de fijación de carbono en las vías C_4 y MAC durante la fotosíntesis.

fosfoglicerato (FGA) Compuesto fosforilado de tres carbonos que constituye un intermediario metabólico importante.

fosfolípidos Lípidos en los cuales dos ácidos grasos y un grupo que contiene fósforo se unen al glicerol; componentes principales de las membranas celulares.

fosforilación Introducción de un grupo fosfato en una molécula orgánica. Véase *cinasas*.

fosforilación oxidativa Producción de ATP utilizando energía derivada de la transferencia de electrones en el sistema de transporte electrónica de la mitocondria; tiene lugar por quimiósmosis.

fósil Partes o vestigios de un organismo antiguo conservadas habitualmente en roca.

fósiles guía Fósiles restringidos a un período reducido del tiempo geológico y presentes en las mismas capas sedimentarias en diferentes áreas geográficas.

fotoautótrofo Organismo que obtiene la energía de la luz y sintetiza compuestos orgánicos a partir de materias primas inorgánicas; son fotoautótrofas las plantas, algas y algunas bacterias. Compárese con *fotoheterótrofo, quimiautótrofo* y *quimioheterótrofo*.

fotofosforilación Producción de ATP en la fotosíntesis.

fotoheterótrofo Organismo capaz de realizar fotosíntesis para obtener energía, pero no puede fijar dióxido de carbono y, por tanto, requiere compuestos orgánicos como fuente de carbono; en este grupo se incluyen algunas bacterias. Compárese con *fotoautótrofo, quimiautótrofo* y *quimioheterótrofo*.

fotólisis Desdoblamiento fotoquímico del agua en las reacciones dependientes de la luz de la fotosíntesis; se necesita una enzima específica para catalizar esta reacción.

fotón Partícula de radiación electromagnética, un cuanto de energía radiante.

fotoperiodicidad Reacción fisiológica (como la floración) de las plantas a variaciones en la duración de la luz diurna y la oscuridad.

fotorreceptor (1) Órgano sensorial especializado en la detección de la luz. (2) Pigmento que absorbe la luz antes de activar una reacción fisiológica.

fotorrespiración Proceso que reduce la eficacia de la fotosíntesis en plantas C_3 durante ondas de calor en verano; consume oxígeno y produce dióxido de carbono mediante la degradación de intermediarios del ciclo de Calvin.

fotosíntesis Proceso biológico que captura energía lumínica y la transforma en la energía química de las moléculas orgánicas (como hidratos de carbono), procesadas a partir de dióxido de carbono y agua.

fotosistema Una de las dos unidades fotosintéticas responsables de la captura de energía lumínica y de la transferencia de electrones excitados; el fotosistema I absorbe fuertemente la luz de aproximadamente 700 nm, mientras que el fotosistema II absorbe fuertemente la luz de aproximadamente 680 nm. Véanse *complejo antena* y *centro de reacción*.

fotótrofo Organismo que utiliza la luz como fuente de energía. Compárese con *quimiótrofo*. Véanse *fotoautótrofo* y *fotoheterótrofo*.

fototropismo Crecimiento de una planta en respuesta a la dirección de la luz.

fóvea Zona de visión más aguda de la retina; en esta zona se concentran los conos.

fraccionamiento celular Técnica empleada para separar los componentes de las células sometiéndolas a una fuerza centrífuga. Véanse *centrifugación diferencial* y *centrifugación en gradiente de densidad*.

fragmentación del hábitat División de hábitat que anteriormente ocupaba un área grande no fraccionada en zonas más pequeñas por carreteras, campos, ciudades y otras actividades humanas de transformación de la tierra.

fragmento de Okazaki Uno de los numerosos segmentos cortos de ADN, cada uno de 100 a 1000 nucleótidos de longitud, que deben

unirse mediante ligasas de ADN para formar la cadena retrasada o hebra discontinua en la reproducción o copia del ADN.

franja casparia Franja de material impermeable alrededor de las paredes radiales y transversales de células endodérmicas de raíces.

frecuencia alélica Proporción de un alelo específico en la población.

frecuencia fenotípica Proporción de un fenotipo específico en la población.

frecuencia genotípica Proporción de un fenotipo específico en la población.

fruto En las plantas con flores, ovario maduro. Los frutos contienen semillas y normalmente proporcionan un medio de protección y dispersión de éstas.

fruto accesorio Fruto formado principalmente por tejido que no procede del ovario, como la manzana o la pera. Compárese con *fruto agregado, simple y múltiple*.

fruto agregado Fruto que se desarrolla a partir de una única flor con muchos carpelos separados, p. ej., la frambuesa. Compárese con *frutos simple, accesorio y múltiple.*

fruto múltiple Fruto que se desarrolla a partir de muchos ovarios de diversas flores, como la piña. Compárese con *frutos simple*, *agregado* y *accesorio*.

fruto simple Fruto que se desarrolla a partir de un solo ovario. Compárese con *frutos agregado, accesorio* y *múltiple*.

fucoxantina Pigmento carotenoide pardo presente en algas pardas, algas doradas, diatomeas y dinoflagelados.

fusión de triple gen Es la fusión de tres genes separados en una sola unidad al principio del curso de la evolución eucariota; es una evidencia de una bifurcación; característica de unicontos.

gametangio Estructura multicelular o unicelular de plantas, protistas y hongos en donde se forman los gametos.

gametogénesis Proceso de formación de gametos. Véanse *espermatogénesis* y *oogénesis*.

ganglio Masa de cuerpos celulares de neuronas; en vertebrados, se refiere a agregaciones de cuerpos celulares del sistema nervioso periférico. Compárese con *núcleo* (definición 3).

ganglio linfático Masa de tejido linfático rodeado por una cápsula de tejido conjuntivo; produce linfocitos y filtra la linfa.

gases de efecto invernadero Gases presentes en cantidades mínimas en la atmósfera que permiten a la energía solar penetrar hasta la superficie terrestre, pero no permiten que gran parte de ella escape en forma de calor.

gasto cardiaco Volumen de sangre bombeado por el ventrículo izquierdo a la aorta en un minuto.

gastrina Hormona liberada por la mucosa del estómago; estimula las glándulas gástricas para que secreten pepsinógeno.

gástrula Embrión con tres capas formadas mediante el proceso de gastrulación.

gastrulación Proceso del desarrollo embrionario durante el cual se forman tres capas germinales (ectodermo, mesodermo y endodermo).

gemación Reproducción asexual en la que una pequeña parte del cuerpo del organismo progenitor se separa y desarrolla un nuevo individuo; característico de levaduras y otros determinados organismos.

gemelos dicigóticos Gemelos que se originan de la fertilización independiente de dos óvulos; conocidos comúnmente como *gemelos fraternales*. Compárese con *gemelos monocigóticos*.

gemelos fraternales Véase *gemelos dicigóticos*.

gemelos idénticos Véase *gemelos monocigóticos*.

gemelos monocigóticos Gemelos genéticamente idénticos que surgen de la división de un único óvulo fecundado; normalmente llamados *gemelos idénticos*. Compárese con *gemelos dicigóticos*.

gen Segmento de ADN que sirve como unidad de información hereditaria; incluye una secuencia de ADN que se transcribe (más las secuencias asociadas que regulan su transcripción) para producir una proteína o un producto de ARN con una función específica.

gen constitutivo Gen que se transcribe de forma constante.

gen homeótico Un gen que controla la formación de estructuras específicas durante el desarrollo. Estos genes se identificaron originalmente en mutantes de insectos en los que una parte del organismo se sustituía por otra.

gen ligado al cromosoma X Un gen presente en el cromosoma X.

gen ligado al sexo Gen situado en un cromosoma sexual. En los mamíferos, casi todos los genes ligados al sexo se encuentran en el cromosoma X, es decir, están ligados al cromosoma X.

gen regulador Gen que activa o desactiva la transcripción de otros genes.

gen supresor tumoral Gen (también conocido como *antioncogén*) cuya función normal es bloquear la división celular, en respuesta a ciertos factores de inhibición del crecimiento; cuando mutan, pueden contribuir a la formación de una célula cancerosa. Compárese con *oncogén*.

generación esporofítica Fase del ciclo vital de una planta en la que se producen esporas *2n*. Compárese con *generación gametofítica.*

generación F_1 (primera generación filial) Primera generación de descendencia híbrida que resulta del cruce entre progenitores de dos líneas genéticamente puras distintas.

generación F_2 (segunda generación filial) Descendencia de la generación F_1.

generación gametofítica Etapa *n* productora de gametos del ciclo vital de una planta. Compárese con *generación esporofítica*.

generación P (generación parental) Miembros de dos líneas genéticamente puras distintas que se cruzan para producir la generación F_1.

género Categoría taxonómica constituida por especies relacionadas.

genes cigóticos Genes que se transcriben después de la fertilización, ya sea en el cigoto o en el embrión. Compárese con *genes de efecto materno*.

genes de efecto materno Genes de la madre que se transcriben durante la oogénesis y más tarde influyen en el desarrollo del embrión. Compárese con *genes cigóticos*.

genes de segmentación En *Drosophila*, genes transcritos en el embrión que son responsables de la generación de un patrón repetitivo de segmentos corporales en el embrión y en la mosca adulta.

genes *Hox* Conjunto de genes que contienen caja homeótica que especifican el eje anteroposterior de diversos animales durante el desarrollo.

genes ortólogos Genes homólogos presentes en especies diferentes porque fueron heredados de un ancestro común.

genética Ciencia que estudia los factores hereditarios; incluye semejanzas y variaciones genéticas entre progenitores y descendencia o entre individuos de una población.

genética de poblaciones Estudio de la variabilidad genética de una población y de las fuerzas que actúan sobre ella.

genética humana Ciencia que estudia la variación heredada en humanos.

genoma Originalmente, todo el material genético de una célula o de un organismo individual. El término se emplea en más de un sentido dependiendo del contexto, p. ej., el genoma haploide de un organismo es todo el ADN contenido en un conjunto haploide de sus cromosomas, y su genoma mitocondrial es todo el ADN de una mitocondria. Véase *genoma humano*.

genoma humano La totalidad de la información genética en las células humanas; incluye el contenido de ADN tanto del núcleo como de la mitocondria. Véase *genoma*.

genómica Campo emergente de la biología que estudia la secuencia completa del ADN del genoma de un organismo, para identificar to-

dos los genes, determinar su ARN o producto proteínicos y establecer cómo se regulan.

genómica funcional Estudio de la función de los genes en las células.

genotipo Construcción genética de un individuo. Compárese con *fenotipo.*

germinación Reinicio del crecimiento de un embrión o espora; se produce cuando brota una semilla o espora.

germoplasma Cualquier materia vegetal o animal que puede usarse para la propagación; incluye semillas, plantas y tejidos vegetales de variedades cultivadas tradicionalmente y el esperma y óvulos de razas de ganado tradicionales.

giberelina Hormona vegetal implicada en muchos aspectos del crecimiento y desarrollo de plantas, como la elongación del tallo, la floración y la germinación de semillas.

gimnospermas Grupo de plantas con semilla en las que ésta no está encerrada en un ovario; las gimnospermas a menudo tienen sus semillas en estróbilos. Incluyen cuatro divisiones: coníferas, cicadáceas, ginkgos y gnetofitas.

ginkgo Miembro de un antiguo grupo de gimnospermas que está formado por un único representante vivo *(Ginkgo biloba)*, un árbol caducifolio robusto con hojas anchas en forma de abanico y semillas carnosas desnudas (en los árboles femeninos).

glándula endocrina Glándula que secreta hormonas directamente a la sangre o al líquido hístico en lugar de a conductos. Compárese con *glándula exocrina*.

glándula exocrina Glándula que excreta sus productos a través de un conducto que se abre a una superficie libre, como la piel (p. ej., glándulas sudoríparas). Compárese con *glándula endocrina*.

glándula pineal Glándula endocrina localizada en el encéfalo.

glándula pituitaria Glándula endocrina localizada por debajo del hipotálamo; secreta varias hormonas que afectan a una amplia gama de procesos fisiológicos.

glándula próstata Glándula de animales masculinos que produce una secreción alcalina que es parte del semen.

glándula timo Glándula endocrina que funciona como parte del sistema linfático; procesa células T; importante en la inmunidad mediada por células.

glándula tiroides Glándula endocrina que se encuentra anterior a la tráquea y libera hormonas que regulan la tasa metabólica.

glándula Véase *glándula endocrina* y *glándula exocrina.*

glándulas paratiroides Glándulas pequeñas, del tamaño de un guisante, muy próximas a la tiroides; secretan la hormona paratiroidea que regula el metabolismo del calcio y del fosfato.

glándulas salivales Glándulas digestivas accesorias de los vertebrados y algunos invertebrados; en seres humanos hay tres pares.

glándulas suprarrenales Glándulas endocrinas pareadas, una de ellas localizada justo encima de cada riñón; secreta hormonas que ayudan a regular el metabolismo y ayuda al cuerpo a manejar el estrés.

gliceraldehído-3-fosfato (G3P) Compuesto fosforilado con tres carbonos que es un importante mediador en la glucólisis y en el ciclo de Calvin.

glicerol Alcohol con tres carbonos con un grupo hidroxilo en cada carbono; componente de triacilglicéridos y fosfolípidos, así como monoacilglicéridos y diacilglicéridos.

glioxisomas Estructuras recubiertas de membrana en las células de las semillas de determinadas plantas; contienen una gran variedad de enzimas que convierten la grasa almacenada en azúcar.

globulina Clase de proteínas del plasma sanguíneo, algunas de las cuales (gammaglobulinas) funcionan como anticuerpos.

células rojas de la sangre (CRS) Véase *eritrocito*.

glomeromicetos Grupo de hongos simbiontes que forman micorrizas arbusculares con las raíces de muchas plantas. Pertenecen al filo Glomeromycota.

glomérulo Grupo de capilares en el extremo proximal de una nefrona; el glomérulo está rodeado por la cápsula de Bowman.

glucagon Hormona secretada por el páncreas que estimula la degradación del glucógeno, disminuyendo, de este modo, la concentración de glucosa en sangre. Compárese con *insulina*.

glucocálix Recubrimiento en el exterior de una célula animal, formado por la porción polisacárida de las glucoproteínas y glucolípidos asociados a la membrana plasmática.

glucógeno Principal polisacárido de almacenamiento en las células animales; se forma a partir de glucosa y se almacena principalmente en el hígado y, en menor grado, en las células musculares.

glucolípido Lípido unido covalentemente a hidratos de carbono.

glucólisis Primera fase de la respiración celular, literalmente "rotura de azúcar". Conversión metabólica de la glucosa en piruvato, acompañado por la producción de ATP.

glucoproteína Proteína unida covalentemente a hidratos de carbono.

glucosa Aldohexosa imprescindible en muchos procesos metabólicos.

glutamato Aminoácido que funciona como el principal neurotransmisor excitador en el encéfalo de vertebrados.

gnetofitas Filo pequeño de gimnospermas raras con algunas características similares a las de las plantas con flores.

gónada Glándula productora de gametos; un ovario o un testículo.

gonadotropina coriónica humana (GCh) Hormona secretada por las células que rodean al embrión en las primeras etapas del desarrollo; indica al cuerpo lúteo de la madre que continúe funcionando.

gradiente de concentración Diferencia en la concentración de una sustancia de un punto a otro como, por ejemplo, a través de una membrana celular.

gradualismo Concepto de que la evolución se produce por una acumulación lenta y uniforme de cambios genéticos a lo largo del tiempo.

grana Grupo de tilacoides dentro de un cloroplasto.

grano Fruto seco simple con una sola semilla en el que el pericarpio está fusionado con la semilla, como en los granos de maíz y trigo. También denominado *cariópside*.

grano de polen Gametofito masculino inmaduro de las plantas con semillas (gimnospermas y angiospermas) que producen espermatozoides capaces de la fecundación.

gravitropismo Crecimiento de una planta en respuesta a la gravedad.

grupo acetilo Grupo de dos carbonos derivado del ácido acético (acetato).

grupo amino Grupo funcional débilmente básico; abreviado como $-NH_2$.

grupo carbonilo Grupo funcional polar que consiste en un carbono unido a un oxígeno mediante un enlace doble; se encuentra en aldehídos y cetonas.

grupo carboxilo Grupo funcional débilmente ácido; se abrevia $-COOH$.

grupo de control En un experimento científico, grupo en el que la variable experimental se mantiene constante. El control proporciona una referencia de comparación que se utiliza para verificar los resultados del experimento.

grupo externo En cladística, taxón que representa una aproximación de la condición ancestral; el grupo externo se relaciona con el *grupo interno* (los miembros del grupo en estudio) pero se separa de la estirpe de éste antes de diversificarse.

grupo fosfato Grupo funcional débilmente ácido que puede liberar uno o dos iones de hidrógeno.

grupo funcional Grupo de átomos que confieren propiedades características a la molécula orgánica (o región de una molécula) a la que está unido, p. ej., grupos hidroxilo, carbonilo, carboxilo, amino, fosfato y sulfhidrilo.

grupo hidroxilo Grupo funcional polar; abreviado $-OH$.

grupo interno Véase *grupo externo*.

grupo metilo Véase *grupo externo*.

grupo monofilético Grupo de organismos que evolucionaron a partir de un único ancestro. Compárese con *grupo polifilético* y *grupo parafilético*.

grupo parafilético Grupo de organismos compuesto por un ancestro común y algunos de sus descendientes. Compárese con *grupo monofilético* y *grupo polifilético*.

grupo polifilético Grupo constituido por organismos que evolucionan a partir de dos o más ancestros distintos. Compárese con *grupo monofilético* y *grupo parafilético*.

grupo sulfhidrilo Grupo funcional que se abrevia como −SH; presente en compuestos orgánicos denominados tioles.

guanina Base purínica nitrogenada que es un componente de los ácidos nucleicos y del GTP.

gutación Aparición de pequeñas gotas de agua en hojas, forzadas a salir a los poros de las hojas por la presión de la raíz.

hábitat Entorno o lugar natural en el que vive un organismo, población o especie.

hábitat fuente Hábitat favorable en el cual los acontecimientos de reproducción local son mayores que la mortalidad local. Los individuos en exceso en un hábitat fuente pueden dispersarse a otros hábitats. Compárese con *hábitat sumidero*.

hábitat sumidero Hábitat de menor calidad en el que los acontecimientos de reproducción local son menos que la mortalidad local. Compárese con *hábitat fuente*.

habituación Tipo de aprendizaje en el que un animal se acostumbra a un estímulo repetido o irrelevante y deja de responder a él.

haploide Que posee un solo conjunto de cromosomas por núcleo. Compárese con *diploide* y *poliploide*.

haustorio En hongos parásitos, hifa especializada que penetra en una célula hospedadora para obtener nutrientes del citoplasma.

helecho División de plantas vasculares sin semillas que se reproducen mediante esporas producidas en esporangios; los helechos sufren una alternancia de generaciones entre el esporofito dominante y el gametofito (prótalo).

helechos de semillas Grupo extinto de plantas leñosas con semillas, con hojas similares a los helechos; los helechos de semillas probablemente descendían de las progimnospermas y dieron origen a las cicadáceas y posiblemente a los ginkgos.

helicasas Enzimas que desenrollan las dos cadenas de un ADN de doble hélice.

hélice alfa (α) Tipo de estructura secundaria regular enrollada de una cadena polipeptídica que se mantiene por puentes de hidrógeno. Compárese con *lámina plegada beta (β)*.

hemicigoto Que posee sólo un alelo de un locus determinado; el varón es hemicigoto para todos los genes ligados al cromosoma X. Compárese con *homocigoto* y *heterocigoto*.

hemicordados Filo de deuteróstomos vermiformes sedentarios.

hemocele Cavidad sanguínea característica de animales con un sistema circulatorio abierto.

hemocianina Pigmento presente en la hemolinfa que transporta oxígeno en algunos moluscos y artrópodos.

hemofilia Enfermedad hereditaria en la que la sangre no coagula adecuadamente; la forma conocida como *hemofilia A* tiene un patrón hereditario recesivo ligado al cromosoma X.

hemoglobina Pigmento proteínico rojo que contiene hierro presente en la sangre, que transporta oxígeno y dióxido de carbono y ayuda a regular el pH.

hemolinfa Fluido que baña los tejidos en animales con un sistema circulatorio abierto, p. ej., artrópodos y la mayoría de los moluscos.

hendiduras faríngeas Aberturas que conducen desde la cavidad faríngea al exterior; evolucionaron como parte del sistema de filtración del alimento de los cordados y se modificaron posteriormente para cumplir otras funciones, como hendiduras branquiales en muchos vertebrados acuáticos.

hepáticas División de plantas con tallos o foliáceas no vasculares, productoras de esporas, con un ciclo vital semejante al de los hongos.

hepático Relativo al hígado.

herbívoro Animal que se alimenta de plantas o algas. También denominado *consumidor primario*.

herencia Transmisión de información genética de los progenitores a la descendencia.

herencia epigenética Herencia que implica modificaciones en cómo se expresa un gen sin ningún cambio en la secuencia nucleotídica del gen.

herencia poligénica Herencia en la cual varios genes con distribución independiente, o genes no alélicos ligeramente ligados, modifican la intensidad de un rasgo o contribuyen al fenotipo de manera aditiva.

hermafrodita Organismo que posee tanto los órganos sexuales masculinos como femeninos.

heterocigoto Que tiene un par de alelos diferentes para un locus en particular. Compárese con *homocigoto*.

heterocisto Estructura de las cianobacterias que excluye el oxígeno y constituye el lugar de fijación del nitrógeno.

heterocromatina Cromatina muy enrollada y compacta en estado inactivo. Compárese con *eucromatina*.

heterogamético Término que describe a un individuo que produce dos clases de gametos con respecto a su constitución cromosómica sexual. Los varones (XY) son heterogaméticos, ya que producen espermatozoides X y Y. Compárese con homogamético.

heterosporia Producción de dos tipos de esporas *n*, microesporas (masculinas) y megaesporas (femeninas). Compárese con *homosporia*.

heterotálico Relativo a determinadas algas y hongos que tienen dos tipos de apareamiento; la reproducción sexual puede tener lugar sólo cuando se combinan una cepa más con una cepa menos. Compárese con *homotálico*.

heterótrofo Organismo que no puede sintetizar su propio alimento a partir de materias primas inorgánicas y, por tanto, debe obtener energía y materiales constituyentes corporales a partir de otros organismos. También denominados *consumidores*. Compárese con *autótrofo*. Véanse *quimioheterótrofo* y *fotoheterótrofo*.

hexosa Un monosacárido que contiene seis átomos de carbono.

hibernación Letargo prolongado en respuesta al frío invernal y a la escasez de alimento. Compárese con *estivación*.

hibridación (1) Entrecruzamiento entre miembros de dos taxones diferentes. (2) Entrecruzamiento entre progenitores genéticamente diferentes. (3) En biología molecular, apareamiento de bases complementarias entre cadenas de ácido nucleico (ADN o ARN) de fuentes distintas.

hibridación in situ con fluorescencia (HISF) Técnica para detectar segmentos específicos de ADN mediante la hibridación directa con los cromosomas; se visualiza microscópicamente utilizando un colorante fluorescente.

híbrido Descendencia de dos progenitores genéticamente distintos.

hidratación Proceso de asociación de una sustancia con las cargas parciales positiva y negativa de moléculas de agua.

hidrocarburo Compuesto orgánico formado únicamente por átomos de hidrógeno y carbono.

hidrofílico Que interacciona fácilmente con el agua; que tiene una mayor afinidad por moléculas de agua de la que tienen entre sí. Compárese con *hidrofóbico*.

hidrofóbico Que no interacciona fácilmente con el agua; que tiene menos afinidad por moléculas de agua de la que tienen entre sí. Compárese con *hidrofílico*.

hidrólisis Reacción en la cual se hidroliza un enlace covalente entre dos subunidades mediante la adición del equivalente de una molécula de agua; se suma un átomo de hidrógeno a una subunidad y un grupo hidroxilo al otro. Compárese con *síntesis por condensación*.

hidropónico Cultivos vegetales en una solución aireada de minerales inorgánicos disueltos, es decir, sin suelo.

hifa Uno de los filamentos similares a hilos que componen el micelio de un moho acuático u hongo.

hígado Órgano complejo y grande que secreta la bilis, ayuda a mantener la homeostasis eliminando o añadiendo nutrientes a la sangre y realiza muchas otras funciones metabólicas.

hiperpolarizado Cambio del potencial de membrana de modo que el interior de la célula se carga más negativamente que el potencial de reposo.

hipertónico Término que hace referencia a una solución que tiene una presión (o concentración de soluto) mayor que la de la solución con la que se compara. Compárese con *hipotónico* e *isotónico*.

hipocotilo Parte del eje de un embrión vegetal o de la plántula que se convierte en el punto de inserción de los cotiledones.

hipotálamo Parte del encéfalo de vertebrados; en los mamíferos, regula la glándula pituitaria, el sistema autónomo, las respuestas emocionales, la temperatura corporal, el balance hídrico y el apetito; se localiza por debajo del tálamo.

hipótesis Afirmación comprobable sobre la naturaleza de una observación o relación. Compárese con *teoría*.

hipótesis de la sopa prebiótica Hipótesis que propone que moléculas orgánicas simples son las precursoras de la vida originada y acumulada en la superficie de la Tierra, en mares poco profundos o en rocas o superficies de acantilados. Compárese con *hipótesis del mundo de hierro-sulfuro*.

hipótesis de perturbación intermedia En ecología de comunidades, la idea de que la riqueza de especies es mayor a niveles moderados de perturbación, lo que crea un mosaico teselado (parches de hábitat) en diferentes etapas de sucesión.

hipótesis del balanceo Es la capacidad de algunos anticodones ARNr de asociarse con más de un codón ARNm; en estos casos, la base 5' del anticodón es capaz de formar enlaces hidrógeno con más de una clase de base en la posición 3' del codón.

hipótesis del mundo de hierro-sulfuro Hipótesis sobre cómo las moléculas orgánicas simples precursoras de la vida se originaron a partir de fuentes hidrotermales en grandes profundidades marinas. Compárese con la *hipótesis de la sopa prebiótica*.

hipotónico Término que hace referencia a una solución que tiene una presión osmótica (o concentración de soluto) menor que la solución con la que se compara. Compárese con *hipertónico* e *isotónico*.

hipotricos Grupo de ciliados aplanados en dirección dorsoventral que muestran una locomoción inusual arrastrándose rápidamente.

histamina Sustancia liberada por los mastocitos que está implicada en reacciones alérgicas e inflamatorias.

histonas Proteínas pequeñas con carga positiva (básicas) del núcleo de las células que se unen al ADN con carga negativa. Véase *nucleosomas.*

hoja (1) Parte delgada y expandida de una hoja. (2) Estructura plana, semejante a hoja, de ciertas algas celulares.

homeodominio Región funcional de ciertos factores de transcripción; consta de aproximadamente 60 aminoácidos especificados por una secuencia homeótica de ADN e incluye una hélice alfa de reconocimiento, que se une a secuencias específicas de ADN y afecta su transcripción.

homeostasis Entorno interno equilibrado del organismo; la tendencia automática de un organismo a mantener este estado de equilibrio.

homínido Cualquier grupo de humanos extinguidos o vivos.

hominoides Los simios y los homínidos.

homocigoto Que tiene un par de alelos idénticos para un locus en especial. Compárese con *heterocigoto*.

homogamético Término que describe a un individuo que produce gametos con constituciones del cromosoma sexual idénticas. Las hembras humanas (XX) son homogaméticas ya que producen sólo óvulos X. Compárese con *heterogamético*.

homología Similitud entre especies diferentes que son resultado de su derivación desde un ancestro común. Las características que muestran esta similitud se denominan *características homólogas*. Compárese con *homoplasia*.

homoplasia Similitud en las características de especies diferentes como resultado de una evolución convergente, no por un descendiente común. Las características que muestran esta similitud se denominan *características homoplásticas*. Compárese con *homología*.

homosporia Producción de un tipo de esporas *n* que originan un gametofito bisexual. Compárese con *heterosporia*.

homotálico Perteneciente a determinadas algas y hongos que se autofecundan. Compárese con *heterotálico*.

hongo Eucarionte heterótrofo con paredes celulares quitinosas y un cuerpo normalmente en forma de micelio de hifas filiformes ramificadas. La mayoría de los hongos son desintegradores y algunos son parásitos.

hongos imperfectos Véase *deuteromicetos*.

hormona Un mensajero químico orgánico en los organismos multicelulares que se produce en una parte del cuerpo y a menudo se transporta a otra parte donde señala a células que cambien algún aspecto de su crecimiento, desarrollo o metabolismo.

hormona antidiurética (HAD) Hormona secretada por el lóbulo posterior de la glándula pituitaria que controla la tasa de reabsorción de agua por el riñón.

hormona de la muda Hormona esteroide que estimula el crecimiento y la muda en insectos. También denominada *ecdisona*.

hormona del crecimiento (GH) Hormona secretada por el lóbulo anterior de la glándula pituitaria; estimula el crecimiento de los tejidos del organismo; también denominada *somatotropina*.

hormona estimulante del folículo (HSF) Hormona gonadotrópica secretada por el lóbulo anterior de la glándula pituitaria; estimula el desarrollo de folículos en los ovarios de las hembras y la producción de espermatozoides en los testículos de los machos.

hormona juvenil (HJ) Hormona de los artrópodos que conserva la estructura juvenil durante la muda. Sin ésta, tiene lugar la metamorfosis a la forma adulta.

hormona liberadora Hormona secretada por el hipotálamo, que estimula la secreción de una hormona específica del lóbulo anterior de la glándula pituitaria.

hormona liberadora de gonadotropina (HLGn) Hormona secretada por el hipotálamo que estimula la pituitaria anterior para que secrete hormonas gonadotrópicas; hormona estimulante del folículo (HSF) y hormona luteinizante (HL).

hormona luteinizante (HL) Hormona gonadotrópica secretada por el lóbulo anterior de la pituitaria; estimula la ovulación y mantiene el cuerpo lúteo en los ovarios de las hembras; estimula la producción de testosterona por las células intersticiales de los testículos de los machos.

hormona paratiroidea (HPT) Hormona secretada por las glándulas paratiroideas; regula el metabolismo del calcio y del fosfato.

hormona trópica Hormona producida por una glándula endocrina que actúa sobre otra glándula endocrina.

hormonas gonadotrópicas Hormonas producidas por la glándula pituitaria anterior y que estimulan los testículos y ovarios; incluyen la hormona estimulante del folículo (FSH) y la hormona luteinizante (HL).

hormonas locales Véase *reguladores locales.*

hormonas tiroideas Hormonas, incluyendo la tiroxina, secretadas por la glándula tiroides; estimulan la tasa metabólica.

horquilla de replicación Estructura en forma de Y producida durante la replicación semiconservativa del ADN.

huella genética Análisis de fragmentos de ADN extraídos de un individuo; el patrón resultante es exclusivo de ese individuo.

hueso compacto Tejido óseo denso y duro presente principalmente cerca de las superficies de un hueso.

huevo isolecito Huevo que contiene una cantidad relativamente pequeña de yema distribuida de manera uniforme. Compárese con *huevo telolecito*.

huevo telolecito Huevo con una gran cantidad de vitelo, concentrado en el polo vegetativo. Compárese con *huevo isolecito*.

humedales de agua dulce Zona de transición entre ecosistemas de agua dulce y terrestre, cubierta de agua al menos parte del año, p. ej., marismas y pantanos.

humus Materia orgánica en diversas etapas de descomposición en el suelo; da al suelo un color marrón oscuro o negro.

huso Véase *huso mitótico*.

huso mitótico Estructura compuesta principalmente de microtúbulos que constituye el armazón para el movimiento de los cromosomas durante la división celular.

illuviación Acumulación de un material disuelto de las capas superiores del suelo a las capas inferiores.

imagen de ultrasonido Técnica en la que se utilizan ondas de sonido de alta frecuencia (ultrasonido) para obtener una imagen (sonograma) de una estructura interna.

imago Forma adulta de un insecto.

imbibición Absorción de agua por una semilla antes de la germinación.

implantación Incrustación de un embrión en desarrollo en el revestimiento interno (endometrio) del útero.

impronta (1) Expresión de un gen en base a su origen parental; también denominada *impronta genómica*. (2) Tipo de aprendizaje por el cual un pájaro o un mamífero joven establece una fuerte relación social con un individuo (normalmente un padre) u objeto durante las primeras horas de la eclosión o el nacimiento; también denominado *troquelado*.

impronta genómica Véase *impronta*.

impulso de crecimiento poblacional Crecimiento continuado de una población después que descienden las tasas de fertilidad como resultado de una estructura de edad joven de la población.

in vitro Que ocurre fuera de un organismo vivo (literalmente "en vidrio"). Compárese con *in vivo*.

in vivo Que ocurre en un organismo vivo. Compárese con *in vitro*.

inactividad Período temporal de crecimiento restringido en plantas o partes de plantas como esporas, semillas, bulbos y yemas.

índice de masa corporal (IMC) Índice de peso en relación con la estatura; se calcula dividiendo el cuadrado del peso (cuadrado de kilogramos) entre la estatura (metros).

inducción El proceso por el cual la diferenciación de una célula o de un grupo de células está influenciada por interacciones con células próximas.

inductor Molécula que se una a una proteína represora, convirtiéndola en una forma inactiva incapaz de prevenir la transcripción.

infarto de miocardio (IM) Ataque al corazón; el aporte insuficiente de oxígeno al músculo cardíaco puede tener graves consecuencias.

inflorescencia Conjunto de flores en un tallo floral común.

información posicional En plantas, la exposición de células a diferentes concentraciones de moléculas de señalización que especifican en dónde está ubicada la célula con respecto a los ejes del cuerpo; esta información afecta la diferenciación y formación de tejido de la célula.

ingeniería histica Tecnología en desarrollo, que se dedica al crecimiento de tejidos y órganos humanos (para trasplantes) en cultivos celulares.

ingestión El proceso de toma de alimento (u otro material) por el organismo.

inhibición por producto final Véase *inhibición por retroalimentación*.

inhibición por retroalimentación Tipo de regulación enzimática en la que la acumulación del producto de una reacción inhibe una reacción anterior en la secuencia; también conocida como *inhibición por producto final*.

inhibidor competitivo Sustancia que se une al sitio activo de una enzima, reduciendo así la velocidad de la reacción catalizada por la enzima. Compárese con *inhibidor no competitivo*.

inhibidor irreversible Sustancia que inactiva a una enzima de forma permanente. Compárese con *inhibidor reversible.*

inhibidor no competitivo Sustancia que reduce la velocidad con que una enzima cataliza una reacción, pero no se une al sitio activo. Compárese con *inhibidor competitivo*.

inhibidor reversible Sustancia que forma enlaces débiles con una enzima, interfiriendo temporalmente con su función; un inhibidor reversible es competitivo o no competitivo. Compárese con *inhibidor irreversible.*

inhibina Hormona que inhibe la secreción de HSF; producida por las células de Sertoli en los testículos y por las células granulosas en los ovarios.

iniciación (de la síntesis de proteínas) Primeras etapas de la síntesis de proteínas en las que las subunidades grande y pequeña del ribosoma y otros componentes de la maquinaria de la traducción se unen al extremo 5' del ARNm. Véanse *elongación* y *terminación*.

injerto radical Proceso por el cual las raíces de dos plantas diferentes se fusionan de forma permanente y crecen juntas.

inmigración Movimiento de individuos dentro de una población. Compárese con *emigración.*

inmunidad activa Inmunidad que se desarrolla como resultado de la exposición a antígenos; puede producirse de forma natural tras la recuperación de una enfermedad o inducirse artificialmente mediante la inmunización con una vacuna. Compárese con *inmunidad mediada por células*.

inmunidad mediada por anticuerpo Tipo de respuesta inmunitaria específica en la que las células B se diferencian en células plasmáticas y producen anticuerpos que se unen a antígenos extraños, llevando a la destrucción de patógenos. Compárese con *inmunidad mediada por células.*

inmunidad mediada por células Tipo de respuesta inmunitaria específica llevada a cabo por las células T. Compárese con *inmunidad mediada por anticuerpo*.

inmunidad pasiva Inmunidad temporal que depende de la presencia de inmunoglobulinas producidas en otro organismo. Compárese con *inmunidad activa*.

inmunoglobulina Véase *anticuerpo*.

inositol trifosfato (IP_3) Segundo mensajero que aumenta la concentración intracelular de calcio y activa las enzimas.

inseminación artificial Fecundación de una hembra mediante la introducción artificial de espermatozoides de un macho.

inserción alternativa Mecanismo genético en el que se insertan exones en formas diferentes para producir ARNm diferentes a partir de un solo gen.

instinto Véase *comportamiento innato*.

insulina Hormona secretada por el páncreas que disminuye la concentración de glucosa en sangre. Compárese con *glucagon.*

integración Proceso de suma algebraica (suma y resta) de señales neuronales entrantes.

integrinas Receptores proteínicos que se unen a proteínas específicas en la matriz extracelular y a proteínas en células adyacentes; las señales se transmiten desde la matriz extracelular a las células.

integumentos Las capas externas de la célula que rodean al megasporangio de un óvulo; se desarrollan en la cubierta seminal.

interacciones de van der Waals Fuerzas débiles de atracción entre átomos; causadas por interacciones entre cargas fluctuantes.

intercinesis Etapa entre las meiosis I y II. La intercinesis suele ser breve; los cromosomas se descondensan, vuelven en parte a un estado similar a la interfase, pero no tiene lugar ni la síntesis del ADN ni la duplicación del cromosoma.

interfase Etapa del ciclo celular entre dos divisiones mitóticas sucesivas; sus subdivisiones son las fases G_1 (primer intervalo), S (síntesis de ADN) y G_2 (segundo intervalo).

interferones Citosinas producidas por las células animales cuando son atacadas por un virus; previenen la reproducción del virus y permiten a las células resistir a diversos virus.

interleucinas Grupo diverso de citosinas producidas principalmente por macrófagos y linfocitos.

interneurona Célula nerviosa que lleva impulsos de una célula nerviosa a otra y no se asocia directamente con un efector o un receptor sensorial. También conocida como *neurona de asociación.*

internodo Región de un tallo entre dos nodos sucesivos. Compárese con *nodo*.

interoceptor Órgano sensorial ubicado dentro de otro órgano corporal que transmite información sobre composición química, pH, presión osmótica o temperatura. Compárese con *exteroceptor*.

intestino delgado Porción del aparato digestivo de los vertebrados que se extiende desde el estómago hasta el intestino grueso.

intestino grueso Porción del aparato digestivo de humanos (y otros vertebrados) compuesto de ciego, colon, recto y ano.

intrón Región no codificadora de proteínas de un gen eucariótico y también el pre-ARNm transcrito a partir de esta región. Los intrones no aparecen en el ARNm. Compárese con *exón*.

inversión Anomalía cromosómica en que la rotura del cromosoma y la unión posterior de las partes dan lugar a un segmento cromosómico que se orienta en la dirección opuesta (inversa).

invertebrado Animal sin eje central (columna vertebral); los invertebrados constituyen aproximadamente 95% de las especies animales.

inviabilidad del híbrido Mecanismo de aislamiento reproductivo postcigótico en el que se aborta el desarrollo embrionario de un híbrido interespecífico.

ion Átomo o grupo de átomos con una o más unidades de carga eléctrica, ya sea positiva (catión) o negativa (anión).

ion hidróxido Anión (partícula cargada negativamente) compuesto de oxígeno e hidrógeno; que normalmente se escribe OH^-.

ionización Disociación de una sustancia en iones, p. ej., la ionización del agua produce H^+ y OH^-.

iris Porción pigmentada del ojo de los vertebrados.

islotes de Langerhans Porción endocrina del páncreas que secreta glucagon e insulina, hormonas que regulan la concentración de glucosa en sangre.

isogamia Reproducción sexual en la que participan gametos móviles de forma y tamaño similares. Compárese con *anisogamia* y *oogamia*.

isómero Uno de los dos o más compuestos químicos que tienen la misma fórmula química pero fórmulas estructurales diferentes, p. ej., isómeros y enantiómeros estructurales y geométricos.

isómero estructural Cada uno de los dos o más compuestos químicos que tienen la misma fórmula química pero que difieren en la disposición covalente de sus átomos, p. ej., glucosa y fructosa.

isómero geométrico Uno de los dos o más compuestos químicos que tienen el mismo ordenamiento de enlaces covalente, pero son diferentes en cuanto a ordenamiento espacial de sus átomos o grupos de átomos.

isotónico Término aplicado a soluciones que tienen concentraciones idénticas de moléculas de soluto y, por tanto, la misma presión osmótica. Compárese con *hipertónico* e *hipotónico*.

isótopo Forma alternativa de un elemento con distinto número de neutrones pero el mismo número de protones y electrones. Véase *radioisótopos*.

iteroparidad La combinación de tener ciclos reproductivos repetidos a lo largo de la vida. Compárese con *semelparidad*.

jasmonato Miembro de un grupo de hormonas vegetales derivadas de lípidos que afectan a varios procesos, como el desarrollo del polen, el crecimiento de la raíz, la maduración de la fruta y la senescencia; también implicado en la defensa frente a plagas de insectos y a organismos patógenos.

jerarquía de dominancia Rango lineal en el que pueden organizarse los animales de una población según su estatus; regula el comportamiento agresivo dentro de la población.

joule Unidad de energía, equivalente a 0.239 calorías.

kilobase (kb) Mil bases o pares de bases de un ácido nucleico.

kilocaloría Cantidad de calor necesario para elevar la temperatura de 1 kg de agua en 1°C; también denominada *caloría*, que equivale a 1000 calorías.

kilojoule Mil joules. Véase *joule*.

krummholz (madera torcida) Forma de crecimiento nudoso, semejante a arbusto retorcido, vista en árboles a grandes elevaciones, cerca de su límite superior de distribución.

laberinto Sistema de conductos interconectados del oído interno de los vertebrados.

laberintodontos Primer grupo de tetrápodos, adaptado con éxito.

lactación Producción o liberación de leche de la mama.

lactato (ácido láctico) Ácido orgánico de tres carbonos.

lacteal Uno de los muchos vasos linfáticos en las microvellosidades intestinales que absorben la grasa.

lago eutrófico Lago enriquecido con nutrientes, como nitrato y fosfato, y en consecuencia superpoblado con plantas y algas.

lámina media Capa formada por polisacáridos de pectina, que sirve para unir las paredes celulares principales de células vegetales adyacentes.

lámina plegada beta (β) Tipo de estructura secundaria de una proteína regular, plegada y similar a una lámina, que resulta de la formación de enlaces de hidrógeno entre dos cadenas polipeptídicas diferentes o entre dos regiones de la misma cadena polipeptídica. Compárese con *hélice alfa (α)*.

láminas Polipéptidos unidos a la superficie interna de la envoltura nuclear que proporcionan un tipo de armazón esquelético.

laringe Órgano situado en el extremo superior de la tráquea; contiene las cuerdas vocales.

larva plánula Forma larvaria ciliada de los cnidarios.

larva trocófora Forma larvaria de los moluscos y de muchos poliquetos.

larva velígera Etapa larvaria de muchos gasterópodos marinos (caracoles) y bivalvos (p. ej., almejas); a menudo es una segunda etapa larvaria que se desarrolla después de la larva trocófora.

larva Forma inmadura en el ciclo vital de algunos animales; puede ser distinta a los progenitores.

legumbre (1) Fruto seco simple que se desarrolla a partir de un único carpelo y se abre en la madurez a lo largo de dos suturas para liberar las semillas. (2) Cualquier miembro de la familia de las fabáceas, p. ej., guisante, soja, cacahuate o maní y alfalfa.

lente Estructura oval, transparente, localizada detrás del iris del ojo en vertebrados; dobla los rayos de luz incidentes y los dirige a un foco en la retina.

lenticelas Hinchazones porosas de las células del corcho en los tallos de las plantas leñosas; facilitan el intercambio de gases.

leptina Hormona producida por el tejido adiposo que informa a los centros del encéfalo sobre el estado de las reservas energéticas.

leucocitos Glóbulos blancos; células ameboideas incoloras que defienden el cuerpo frente a organismos patógenos.

leucoplastos Plastidios incoloros; entre ellos se incluyen los amiloplastos, que se utilizan para el almacenamiento de almidón en las células de las raíces y en tubérculos.

levadura Hongo unicelular (ascomiceto) que se reproduce asexualmente por gemación o fisión y sexualmente por ascosporas.

ley de difusión de Fick Ley física que gobierna las tasas de intercambio gaseoso en el sistema respiratorio animal; establece que la tasa de difusión de una sustancia a través de una membrana es directamente proporcional al área superficial y a la diferencia de presión entre los dos lados.

ley de todo o nada Principio según el cual las neuronas transmiten un impulso de manera parecida, sin importar si este estímulo es débil o intenso; la neurona transmite (todo) o no (nada) un potencial de acción.

licopodios División de plantas vasculares sin semillas con un ciclo vital similar al de los helechos.

ligamento Cordón o banda conjuntivo que conecta los huesos entre sí o mantiene los tejidos en su lugar.

ligamiento Tendencia de un grupo de genes localizados en el mismo cromosoma a heredarse conjuntamente por las generaciones venideras.

ligando Molécula que se une a un sitio específico en un receptor u otra proteína.

ligasa de ADN Enzima que cataliza la unión de los extremos 5' y 3' de dos fragmentos de ADN; esencial en reproducción de ADN y empleada en tecnología recombinante de ADN.

lignina Sustancia presente en las paredes celulares de muchas plantas que confiere rigidez y resistencia, especialmente en los tejidos leñosos.

línea primitiva Estructura dinámica en continuo cambio que se forma en la línea media del blastocisto en aves, mamíferos y algunos otros vertebrados y es activa en la gastrulación. El extremo anterior de la línea primitiva es el nódulo de Hensen.

linfa Líquido incoloro contenido dentro de los vasos linfáticos que deriva del plasma sanguíneo; contiene leucocitos; en última instancia es devuelto a la sangre.

linfocito Leucocito con citoplasma agranular encargado de las reacciones inmunitarias. Véase *célula B* y *célula T*.

lipasa Enzima que digiere la grasa.

lípido Cualquier grupo de compuestos orgánicos que son insolubles en agua pero solubles en solventes no polares; los lípidos sirven como reserva de energía y son componentes importantes de las membranas celulares.

lipoproteína Complejo molecular grande compuesto de lípidos y una proteína; transportan los lípidos en la sangre. Las lipoproteínas de alta densidad (LAD) transportan el colesterol al hígado; las de baja densidad (LBD) suministran colesterol a muchas células del organismo.

lipoproteína de alta densidad (LAD) Véase *lipoproteína*.

lipoproteína de baja densidad (LBD) Véase *lipoproteína*.

liquen Organismo compuesto que está formado por un hongo simbiótico y un alga o cianobacteria.

líquido hístico Véase *fluido o líquido intersticial*.

líquido intersticial Líquido que baña los tejidos del organismo; también denominado *fluido* o *líquido hístico*.

lisis Proceso de desintegración de una célula o de alguna otra estructura.

lisosomas Orgánulos intracelulares presentes en muchas células animales; contiene diversas enzimas hidrolíticas.

lisozima Enzima presente en muchos tejidos, en las lágrimas y en otros líquidos corporales; ataca a la pared celular de muchas bacterias grampositivas.

lixiviación Proceso por el cual los materiales disueltos se lavan o eliminan con el agua a través de las diversas capas del suelo.

lluvia ácida Lluvia con un pH inferior a 7 como resultado de la formación de ácidos a partir de óxidos de azufre y nitrógeno que reaccionan con agua en la atmósfera.

lóbulos frontales En mamíferos, parte anterior del cerebro.

lóbulos occipitales Áreas posteriores en el cerebro de los mamíferos; interpretan los estímulos visuales procedentes de la retina del ojo.

locus Lugar que ocupa en el cromosoma el gen de un rasgo determinado, es decir, un segmento de ADN cromosómico que contiene la información que controla alguna característica del organismo; también denominado *locus génico*.

locus génico Véase *locus*.

Lofotrochozoa Rama de los protóstomos que incluye a los platelmintos, nemertinos (gusanos con probóscide), moluscos, anélidos y los filos lofoforados.

longitud de onda Es la distancia entre dos crestas de onda; la energía de la radiación electromagnética es inversamente proporcional a su longitud de onda.

luz (1) Espacio encerrado entre membranas, como la luz del retículo endoplásmico o la luz tilacoide; (2) cavidad o conducto dentro de un tubo u órgano tubular, como los vasos sanguíneos o el tracto digestivo; (3) espacio que queda en el interior de una célula vegetal después de que la célula pierde el material vivo y muere, como las traqueidas.

macroevolución Cambios evolutivos a gran escala que se extienden a lo largo del tiempo. La macroevolución da lugar a cambios fenotípicos en las poblaciones, que son suficientemente significativos como para justificar su situación en grupos taxonómicos a nivel de especie y superiores. Compárese con *microevolución*.

macrófago Célula fagocítica grande capaz de ingerir y digerir bacterias y restos celulares. Los macrófagos también son células presentadoras de antígenos.

macromolécula Molécula orgánica muy grande, como una proteína o un ácido nucleico.

macronúcleo Núcleo grande encontrado en ciliados junto con uno o varios micronúcleos. Los macronúcleos regulan el metabolismo y el crecimiento. Compárese con *micronúcleo*.

macronutriente Elemento esencial necesario en cantidades considerablemente grandes para el crecimiento normal. Compárese con *micronutriente.*

madre anfitriona Introducción de un embrión de una especie en el útero de otra especie, donde se implanta y se desarrolla; la madre anfitriona pare y puede criar su cría como propia.

magnolidae Uno de los clados de floración de plantas con flores; las magnolias son angiospermas centrales que se clasificaban tradicionalmente como "dicotiledóneas", pero evidencias moleculares indican que no son ni dicotiledóneas ni monocotiledóneas.

mamíferos Clase de vertebrados caracterizada por tener pelo, glándulas mamarias, diafragma y dientes diferenciados.

mandíbula (1) Maxilar inferior de los vertebrados. (2) Piezas similares en el aparato bucal de insectos.

manglar Humedal dominado por mangles en el que la salinidad fluctúa entre la del agua marina y la del agua dulce.

manto En los moluscos, pliegue de tejido que cubre la masa visceral y que suele producir una concha.

mapa de restricción Mapa físico de ADN en el que los sitios de corte para enzimas de restricción específicas sirven como puntos de referencia.

marcapasos (del corazón) Véase *nodo sinoatrial (SA)*.

marea roja Coloración roja o parda del agua de mar a causa de una explosión o proliferación de la población de dinoflagelados.

marisma Humedal dominado por pastos, en el que la salinidad fluctúa entre la del agua de mar y la de agua dulce; normalmente se localizan en los estuarios.

marsupiales Subclase de mamíferos caracterizados por la presencia de una bolsa abdominal donde los pequeños, que nacen en un estado muy poco desarrollado, son transportados durante algún tiempo después de nacer.

masa atómica Número total de protones y neutrones de un átomo; se expresa en unidades de masa atómica o *dalton*.

masa celular interna Conjunto de células en las primeras etapas de desarrollo del embrión de mamíferos que da origen al propio embrión.

masa molecular Suma de las masas atómicas de los átomos que constituyen una sola molécula de un compuesto; se expresa en unidades de masa atómica (uma) o dalton.

masa visceral Concentración de órganos corporales (vísceras) localizada por encima del pie de los moluscos.

mastocito o célula cebada Tipo de célula presente en el tejido conjuntivo; contiene histamina y es importante en las reacciones alérgicas.

materia Todo lo que tiene masa y ocupa espacio.

materia blanca Tejido nervioso del encéfalo y de la médula espinal, que contiene axones mielinizados. Compárese con *materia gris*.

materia gris Tejido nervioso del encéfalo y de la médula espinal que contiene cuerpos celulares, dendritas y axones no mielinizados. Compárese con *materia blanca*.

material pericentriolar Fibrillas que rodean a los centriolos en los centros de organización de microtúbulos en células de animales y de otros organismos que poseen centriolos.

matriz extracelular (MEC) Red de proteínas e hidratos de carbono que rodea a muchas células animales.

matriz (1) En biología celular, el interior del compartimento rodeado de la membrana mitocondrial interna. (2) En zoología, materia inerte secretada por las células del tejido conjuntivo, a las que rodea; contiene una red de fibras microscópicas.

maxilas Apéndices utilizados para manipular el alimento; característicos de crustáceos.

mecanismos de aislamiento reproductivo Barreras reproductivas que impiden que una especie se cruce con otra; como resultado, el acervo génico de cada especie permanece aislado de la otra especie. Véanse *barrera precigótica* y *barrera poscigótica*.

mecanismos homeostáticos Mecanismos reguladores que mantienen homeostasis.

mecanorreceptores Célula u órgano sensorial que percibe estímulos mecánicos, p. ej., contacto, presión, gravedad, estiramiento o movimiento.

media luna gris Zona grisácea del citoplasma que marca la región en la que se inicia la gastrulación en el embrión de anfibios.

médula (1) Parte interna de un órgano, como la médula renal. Compárese con la *corteza*. (2) La parte más posterior del encéfalo de vertebrados, próxima a la médula espinal.

médula El tejido más interno de los tallos y raíces de muchas plantas herbáceas; principalmente es un tejido de almacenamiento.

médula adrenal Región interior de cada glándula adrenal; secreta apinefrina y norepinefrina.

médula espinal En vertebrados, cordón nervioso tubular dorsal.

medusa Animal gelatinoso; etapa con forma de paraguas de nado libre de determinados cnidarios. Compárese con *pólipo*.

megafilo Tipo de hoja presente en equisetos, helechos, gimnospermas y angiospermas; contiene múltiples bandas vasculares (es decir, nervación compleja). Compárese con *micrófilo*.

megaspora Espora *n* de las plantas heterosporas que da origen a un gametofito femenino. Compárese con *microspora*.

meiosis Proceso en el que una célula *2n* experimenta dos divisiones nucleares sucesivas (meiosis I y II), con la posibilidad de producir cuatro núcleos *n*; conduce a la formación de gametos en animales y esporas en plantas.

melanina Pigmento oscuro que aparece en muchos animales; contribuye al color de la piel.

melanocortinas Grupo de péptidos que parece disminuir el apetito como respuesta a un aumento en la reserva de grasa.

melatonina Hormona secretada por la glándula pineal que participa en el ajuste de los ritmos circadianos.

membrana basal Lámina delgada no celular de una membrana epitelial que se adhiere al tejido subyacente; formada por pequeñas fibras y polisacáridos producidos por las células epiteliales.

membrana basilar Tejido multicelular en el oído interno que separa el conducto coclear del conducto timpánico. Las células sensitivas del órgano de Corti descansan sobre esta membrana.

membrana mucosa Tipo de membrana epitelial que recubre una cavidad del organismo abierta al exterior, p. ej., el tracto digestivo y el respiratorio; también llamada *mucosa*.

membrana plasmática Membrana superficial selectivamente permeable que rodea el contenido celular y a través de la cual deben pasar todos los materiales que entran o salen de la célula.

membrana pleural Membrana que recubre la cavidad torácica y envuelve cada pulmón.

membrana selectivamente permeable Membrana que permite el paso de algunas sustancias con mayor facilidad que otras. Las membranas biológicas suelen ser permeables al agua pero restringen el paso de muchos solutos.

membrana tectorial Membrana del techo del órgano de Corti en la cóclea del oído.

membranas extraembriónicas Estructuras membranosas multicelulares que se desarrollan a partir de las capas germinales del embrión de un vertebrado terrestre, pero no forman parte del propio embrión. Véase *corion, amnios, alantoides* y *saco vitelino*.

memoria explícita Conocimiento objetivo de personas, lugares u objetos. Requiere el recuerdo consciente de la información.

memoria implícita La memoria inconsciente para las habilidades perceptiva y motora, p. ej., montar en bicicleta.

meninges Tres membranas que protegen el encéfalo y la médula espinal: duramadre, aracnoides y piamadre.

menopausia Período (normalmente entre los 45 y los 55 años de edad) en el que la mujer deja de experimentar el ciclo menstrual recurrente.

menstruación Expulsión mensual de la sangre y del recubrimiento uterino degenerado de la mujer; marca el inicio de cada ciclo menstrual.

meristemo apical Zona de tejido en división, localizada en la punto de un brote o de una raíz, que da lugar a tejidos primarios; los meristemos apicales provocan un aumento de la longitud de la planta. Compárese con *meristemos laterales*.

meristemos laterales Zonas de división celular localizadas en el lado de la planta que dan origen a tejidos secundarios. Los meristemos laterales, incluyendo el cámbium vascular y el cámbium del corcho, causan un aumento del diámetro del cuerpo de la planta. Compárese con el *meristemo apical*.

mesencéfalo En el embrión de los vertebrados, una de las tres divisiones del encéfalo en desarrollo. Compárese con *presencéfalo* y *rombencéfalo*.

mesénquima Tejido conjuntivo laxo y a menudo gelatinoso que contiene células no diferenciadas; se encuentra en los embriones de los vertebrados y en algunos adultos.

mesodermo Capa germinal media del embrión al comienzo del desarrollo; da origen al tejido conjuntivo, músculo, hueso, vasos sanguíneos, riñones y muchas otras estructuras. Compárese con *ectodermo* y *endodermo*.

mesófilo Tejido fotosintético del interior de una hoja; a veces se diferencia en mesófilo en empalizada y mesófilo esponjoso.

mesófilo en empalizada Células de mesófilo columnar apiladas verticalmente cerca de la epidermis superior en determinadas hojas. Compárese con *mesófilo esponjoso*.

mesófilo esponjoso Células mesofílicas dispuestas de forma poco compacta cerca de la epidermis inferior en determinadas hojas. Compárese con *mesófilo en empalizada*.

metabolismo Suma de todos los procesos químicos que ocurren dentro de una célula u organismo; las transformaciones por las cuales la energía y la materia se ponen a disposición del organismo. Véase *anabolismo* y *catabolismo*.

metabolismo ácido de las crasuláceas Véase *planta MAC.*

metafase Etapa de la mitosis en la cual los cromosomas se alinean en el plano ecuatorial de la célula. Tiene lugar después de la profase y antes de la anafase.

metamorfosis Transición de una etapa del desarrollo a otra, como por ejemplo, de larva a adulto.

metapoblación Población que se divide en varias poblaciones locales entre las cuales los individuos se dispersan de forma ocasional.

metástasis Dispersión de células cancerosas de un órgano o parte del organismo a otro.

metencéfalo Véase *rombencéfalo.*

metilación de ADN Proceso en el cual se perpetúa la desactivación génica mediante enzimas que añaden grupos metilo al ADN.

método hipotético-deductivo Enfatiza la aplicación del razonamiento deductivo para comprobar las hipótesis. Compárese con *método hipotético-inductivo*. Véase *razonamiento deductivo*.

método hipotético-inductivo Enfatiza la aplicación del razonamiento inductivo a la descripción de nuevos principios generales. Compárese con *método hipotético-deductivo*. Véase *razonamiento inductivo*.

micelio Cuerpo vegetativo de la mayoría de los hongos y de algunos protistas (mohos acuáticos); compuesto de una red ramificada de hifas.

micelio primario Micelio en el cual las células son monocarióticas y haploides; micelio que crece a partir de una ascospora o de una basidiospora. Compárese con *micelio secundario*.

micelio secundario Micelio dicariótico formado por la fusión de dos hifas primarias. Compárese con *micelio primario*.

micorrizas Asociaciones mutualistas de hongos y raíces con plantas que ayudan a la absorción de minerales esenciales del suelo que realiza la planta.

micotoxinas Compuestos químicos venenosos producidos por hongos; p. ej., aflatoxinas, que dañan el hígado y son conocidos carcinógenos.

micro ARN (ARNmi) Moléculas de ARN monocatenario de aproximadamente 21 o 22 nucleótidos de longitud que inhiben la traducción del ARNm, implicados en el crecimiento y desarrollo.

microclima Variaciones locales en el clima producidas por diferencias de elevación, inclinación y rumbo de las pendientes y exposición a vientos predominantes.

microesfera (1) Espora *n* en plantas heterosporas que da origen a un gametofito masculino. Compárese con *megaspora*. (2) Protobionte formado por la adición de agua a polipéptidos formados de manera abiótica.

microevolución Cambios evolutivos a pequeña escala debidos a cambios en las frecuencias alélicas que tienen lugar dentro de una población durante varias generaciones. Compárese con *macroevolución*.

microfilamentos Fibras delgadas formadas por subunidades proteínicas; forman parte del citoesqueleto.

microfilo Tipo de hoja de los licopodios; contiene una banda vascular (es decir, venación simple). Compárese con *megafilo*.

microfósiles Antiguos vestigios (fósiles) de vida microscópica.

microglia Célula glial fagocítica que se encuentra en el SNC.

micromatriz de ADN Prueba diagnóstica que supone miles de moléculas de ADN colocadas en un portaobjetos de vidrio o en un chip.

micronúcleo Uno o más núcleos más pequeños que, junto con los macronúcleos, se encuentra en los ciliados. El micronúcleo participa en la reproducción sexual. Compárese con *macronúcleo.*

micronutriente Elemento esencial requerido en cantidades pequeñas para el crecimiento normal. Compárese con *macronutriente.*

microscopio electrónico Microscopio capaz de producir imágenes de alta resolución y muy ampliadas mediante el uso de un haz de electrones (en lugar de luz). Los microscopios electrónicos de transmisión (MET) producen imágenes de cortes delgados; los microscopios electrónicos de barrido (MEB) producen imágenes de superficies.

microsporidia Hongo parásito pequeño unicelular que infecta a células eucariontes; se clasifica con los cigomicetos.

microtúbulos Fibras cilíndricas huecas compuestas por subunidades de la proteína tubulina; son importantes componentes de citoesqueleto y se encuentran en husos mitóticos, cilios, flagelos, centriolos y cuerpos basales.

microvellosidades Proyecciones diminutas de la membrana plasmática que aumentan el área superficial de la célula; se encuentran principalmente en células dedicadas a la absorción y secreción, como las que revisten el intestino o los túbulos renales.

mielencéfalo Véase *rombencéfalo*.

mimetismo batesiano Semejanza de una especie inofensiva o apetitosa con otra que es peligrosa, desagradable o venenosa que es probable que el depredador no la ataque. Compárese con *mimetismo mülleriano*.

mimetismo mülleriano Parecido mutuo entre especies peligrosas, de sabor desagradable o tóxicas, de modo que son fácilmente reconocidas por posibles depredadores. Compárese con *mimetismo batesiano*.

minerales Nutrientes inorgánicos que se ingieren en forma de sales disueltas en los alimentos y en el agua.

mineralocorticoides Hormonas producidas por la corteza adrenal que regulan el metabolismo de los minerales y, de manera indirecta, el equilibrio hídrico. El principal mineralocorticoide es la aldosterona.

miofibrillas Diminutas estructuras filiformes en el citoplasma del músculo estriado y cardíaco que están compuestas de filamentos de miosina y de actina; estos filamentos son responsables de la contracción muscular; véanse *filamentos de miosina* y *filamentos de actina*.

mioglobina Proteína para la transferencia de oxígeno similar a la hemoglobina y que se encuentra en el músculo.

miosina Proteína responsable de la contracción muscular junto con la actina.

mitocondrias Orgánulos intracelulares que constituyen los sitios de fosforilación oxidativa en eucariontes; tienen membrana externa y membrana interna.

mitosis División del núcleo celular que da origen a dos núcleos hijos, cada uno con el mismo número de cromosomas que el núcleo progenitor; la mitosis consta de profase, prometafase, metafase, anafase y telofase. La citocinesis se superpone a la telofase.

moco Secreción viscosa formada por proteínas e hidratos de carbono; sirve para lubricar partes del organismo y capturar partículas de suciedad y otros contaminantes.

modelo de flujo de presión Mecanismo por el cual se piensa que el azúcar disuelto es transportado en floemas; causado por un gradiente de presión entre la fuente (donde el azúcar se carga en el floema) y el resumidero (donde el azúcar se remueve del floema).

modelo de mosaico fluido Modelo actualmente aceptado de la membrana plasmática y de otras membranas celulares, en el que las moléculas de proteína "flotan" en una bicapa fosfolipídica líquida.

modelo de tensión-cohesión Mecanismo por el cual se piensa que el agua y los minerales inorgánicos disueltos se transportan en el xilema; el agua es empujada hacia arriba por efecto de la tensión debida a la transpiración, a la vez que se mantiene una columna ininterrumpida en el xilema por efecto de la cohesión; también se denomina *modelo de transpiración-cohesión*.

modelo de transpiración-cohesión Véase *modelo de tensión-cohesión*.

moho acuático Protista similar a un hongo, cuyo cuerpo consta de un micelio cenocítico que se reproduce asexualmente formando zoosporas móviles y sexualmente formando oosporas.

moho deslizante celular División de protistas semejantes a hongos, cuya etapa de alimentación consiste en organismos ameboides unicelulares que se agregan para formar un pseudoplasmodio durante la reproducción.

moho deslizante plasmodial Protista fúngico cuya etapa de alimentación consiste en un plasmodio.

mol Masa atómica de un elemento o masa molecular de un compuesto, expresada en gramos; un mol de cualquier sustancia tiene 6.02×10^{23} unidades (número de Avogadro).

molécula Partícula más pequeña de un elemento o compuesto unido covalentemente; dos o más átomos unidos mediante enlaces covalentes.

molécula anfipática Molécula que contiene tanto región hidrófoba como hidrofílica.

molécula de señalización Molécula, como una hormona, un regulador local o un neurotransmisor, que transmite información cuando se une a un receptor en la superficie celular o dentro de la célula.

molécula no polar Molécula que carece de extremos con carga positiva o carga negativa; las moléculas no polares suelen ser insolubles en agua. Compárese con *molécula polar.*

molécula polar Molécula que tiene carga parcial positiva en un extremo y carga parcial negativa en el otro; las moléculas polares generalmente son solubles en agua. Compárese con *molécula no polar.*

moluscos Filo de animales protóstomos celomados que se caracterizan por tener cuerpo blando, masa visceral, manto y pie.

monoacilglicerol Lípido compuesto de glicerol combinado químicamente con un único ácido graso. También denominado *monoglicérido*. Compárese con *diacilglicerol* y *triacilglicerol.*

monocariótico Condición de tener un único núcleo *n* por célula, característico de determinadas hifas de hongos. Compárese con *dicariótico*.

monocito Tipo de glóbulo blanco; leucocito grande fagocítico agranular que entra en los tejidos y se diferencia en un macrófago.

monocotiledóneas Una de las dos clases de plantas con flores; las semillas monocotiledóneas tienen un único cotiledón u hoja de la semilla. Compárese con *eudicotiledóneas.*

monogamia Sistema de apareamiento en el cual un macho se aparea con una sola hembra durante una temporada de reproducción.

monoglicérido Véase *monoacilglicerol.*

monoico Que tiene las estructuras reproductivas masculina y femenina en flores o conos separados de la misma planta; compárese con *dioico*.

monómero Molécula que puede unirse con otras moléculas similares; dos monómeros se unen para formar un dímero, mientras que muchos forman un polímero. Los monómeros son pequeños (p. ej., azúcares o aminoácidos) o grandes (p. ej., proteínas tubulinas o actina).

monosacárido Azúcar simple que no puede degradarse mediante hidrólisis en un azúcar más simple (p. ej., glucosa o fructosa).

monosomía Condición por la cual sólo está presente un miembro de un par cromosómico y se ha perdido el otro. Compárese con *trisomía* y *disomía.*

monotremas Mamíferos que ponen huevos como el ornitorrinco australiano.

morfogénesis Desarrollo de la forma y estructuras de un organismo y de sus partes; procede mediante una serie de etapas conocidas como *formulación de patrones.*

morfógeno Cualquier agente químico que se considere dirige los procesos de diferenciación celular y formación de patrones que llevan a la morfogénesis.

mortalidad Tasa de muerte de individuos; la tasa media de muerte *per cápita*.

mórula Embrión al comienzo del desarrollo compuesto de una esfera maciza de células.

mucosa Véase *membrana mucosa*.

muda Pérdida y reposición de una cubierta externa, como un exoesqueleto.

muestreo de vellosidades coriónicas (MVC) Estudio de las células extraembrionarias que son genéticamente idénticas a las células del embrión, lo que hace posible valorar su constitución genética. Compárese con *amniocentesis*.

mundo de ARN Modelo según el cual, durante la evolución de las células, el ARN fue la primera molécula portadora de información en aparecer, seguida posteriormente de proteínas y ADN.

músculo (1) Tejido especializado en la contracción. (2) Órgano que produce movimiento mediante contracción.

músculo cardíaco Tipo de músculo estriado involuntario presente en el corazón de los vertebrados. Compárese con *músculo liso* y *músculo esquelético*.

músculo esquelético Músculo estriado voluntario de los vertebrados, denominado así porque normalmente está unido en forma directa o indirecta a alguna parte del esqueleto. Compárese con *músculo cardíaco* y *músculo liso*.

músculo liso Tejido muscular involuntario que carece de estrías transversales; se halla principalmente en láminas alrededor de órganos huecos como el intestino. Compárese con *músculo cardíaco* y *músculo esquelético*.

musgos División de plantas avasculares formadoras de esporas con alternancia de generaciones, en la cual el gametofito *n* dominante se alterna con un esporofito *2n* que permanece unido al gametofito.

mutación Cualquier cambio en el ADN; puede incluir un cambio en los pares de bases de nucleótidos de un gen, la transposición de genes dentro de los cromosomas, de modo que sus interacciones produzcan efectos diferentes o un cambio en los propios cromosomas.

mutación por desplazamiento del marco de lectura Mutación que se produce cuando uno o dos pares de nucleótidos se insertan o se eliminan del ADN. El cambio provoca que el ARNm transcrito a partir del ADN mutado tenga un marco de lectura alterado, de modo que todos los codones presentes después de la mutación están cambiados.

mutación por sustitución de bases Cambio en un par de bases en el ADN. Véase *mutación sin sentido*.

mutación sin sentido Mutación por sustitución de base que da lugar al cambio de un codón que especifica un aminoácido con un codón de terminación; cuando el ARNm se traduce, la proteína resultante suele estar truncada y no es funcional.

mutágeno Cualquier agente capaz de entrar en la célula y producir mutaciones.

mutualismo En ecología, una relación simbiótica en la que ambos participantes se benefician de la asociación. Compárese con *parasitismo* y *comensalismo*.

n Número de cromosomas de un gameto. El número cromosómico de un cigoto es *2n*. Si un organismo no es poliploide, los gametos *n* son haploides y los cigotos *2n* son diploides.

NAD^+/NADH Formas oxidada y reducida, respectivamente, del dinucleótido de nicotinamida y adenina, coenzima que transfiere electrones (como hidrógeno), especialmente en vías catabólicas, como la respiración celular.

nanoplancton Algas extremadamente pequeñas (<20 μm de longitud) que constituyen los principales productores del océano debido a su gran abundancia; parte del fitoplancton.

natalidad Tasa a la que los individuos producen descendencia; la tasa media de nacimientos *per cápita*.

necrosis Muerte celular incontrolada que causa inflamación y daña a otras células. Compárese con *apoptosis*.

nectario En plantas, glándula u otra estructura que secreta néctar.

necton Organismos acuáticos de nado libre como peces y tortugas. Compárese con *plancton*.

nefrona Unidad funcional microscópica del riñón de vertebrados.

nematocisto Estructura urticante presente en los cnidocitos (células urticantes) de los cnidarios; se emplean para anclaje, defensa y captura de presas.

nematodos Filo de animales normalmente conocidos como *gusanos redondos*.

nemertinos Filo de animales normalmente conocidos como *gusanos cintiformes*, cada uno tiene una probóscide (órganos de alimentación tubular) para capturar a sus presas.

neonato Individuo recién nacido.

neoplasma Véase *tumor*.

nervio Haz de axones (o dendritas) envuelto en tejido conjuntivo que transporta impulsos entre el sistema nervioso central y alguna otra parte del cuerpo.

nervios craneales De 10 a 12 pares de nervios en vertebrados que surgen directamente del encéfalo.

nervios raquídeos En vertebrados, los nervios que surgen de la médula espinal.

neumatóforos Raíces que se extienden fuera del agua en zonas pantanosas y que se piensa contribuyen a la aireación entre la atmósfera y las raíces sumergidas.

neurohormonas Hormonas producidas por células neuroendocrinas; son transportadas por los axones y se liberan en el líquido intersticial; frecuentes en los invertebrados; en vertebrados, son producidas por el hipotálamo.

neurona adrenérgica Neurona que libera noradrenalina o adrenalina como neurotransmisores. Compárese con *neurona colinérgica*.

neurona colinérgica Neurona que libera acetilcolina como neurotransmisor. Compárese con *neurona adrenérgica.*

neurona de asociación Véase *interneurona*.

neurona motora Neurona eferente que transmite impulsos desde el sistema nervioso central al músculo esquelético.

neurona postsináptica Neurona que transmite un impulso desde una sinapsis. Compárese con *neurona presináptica*.

neurona presináptica Neurona que transmite un impulso a una sinapsis. Compárese con *neurona postsináptica*.

neurona sensorial Neurona que transmite un impulso desde un receptor al sistema nervioso central.

neurona Célula nerviosa; célula conductora del sistema nervioso que normalmente consta de un cuerpo celular, dendritas y un axón.

neuronas aferentes Neuronas que transmiten potenciales de acción desde receptores sensoriales al cerebro o médula espinal. Compare con *neuronas eferentes.*

neuronas eferentes Neuronas que transmiten potenciales de acción desde el encéfalo o la médula espinal a los músculos o glándulas. Compárese con *neuronas aferentes*.

neuropéptido Y Molécula de señalización producida por el hipotálamo que aumenta el apetito y hace más lento el metabolismo; ayuda a restablecer la homeostasis de la energía cuando los niveles de leptina y la ingesta de alimento son bajos.

neuropéptido Grupo de péptidos producido en tejido nervioso que funciona como moléculas de comunicación; muchos de ellos son neurotransmisores.

neurotransmisor Señal química utilizada por las neuronas para transmitir impulsos de un lado a otro de la sinapsis.

neutrófilo Un tipo de leucocito granular importante en las respuestas inmunitarias; tipo de fagocito que engulle y destruye bacterias y materia extraña.

neutrón Partícula eléctricamente neutra con una unidad de masa atómica (uma) presente en el núcleo atómico. Compárese con *protón* y *electrón*.

nicho Totalidad de las adaptaciones de un organismo, el uso que hace de los recursos y el modo de vida al que se ajusta en su comunidad; cómo utiliza los materiales, así como sus interacciones con otros organismos; también denominado *nicho ecológico*. Véase *nicho fundamental.*

nicho ecológico Véase *nicho*.

nicho fundamental Nicho ecológico potencial que un organismo podría ocupar si no existiera competencia con otras especies. Compárese con *nicho realizado*.

nicho realizado Estilo de vida que un organismo realmente persigue, incluyendo los recursos que utiliza. El nicho realizado de un organismo es más estrecho que el nicho fundamental debido a la competencia interespecífica. Compárese con *nicho fundamental.*

nieve marina Restos orgánicos (plancton, organismos muertos, materia fecal, etc.) que "llueven" hacia la zona oscura de la provincia oceánica desde la región iluminada superior; es el principal alimento de la mayoría de los organismos que viven en las profundidades del océano.

nitrificación Conversión de amoniaco (NH_3) en nitrato (NO_3) por determinadas bacterias (bacteria nitrificante) del suelo; parte del ciclo del nitrógeno.

nitrogenasa Enzima responsable de la fijación del nitrógeno en condiciones anaerobias.

nivel trófico Cada nivel secuencial de materia y energía en una red de alimentación, de productores a consumidores primarios, secundarios o terciarios; cada organismo se asigna a un nivel trófico en base a su fuente de nutrición.

nivel umbral Potencial que una neurona u otra célula excitable debe alcanzar para que se inicie un potencial de acción.

no disyunción Separación anómala de cromátidas hermanas o de cromosomas homólogos causada por su incapacidad para desunirse (separarse) adecuadamente durante la mitosis o la meiosis.

nociceptores Receptores del dolor; terminaciones libres de ciertas neuronas sensoriales cuya estimulación se percibe como dolor.

nodo Parte del tallo donde se inserta cada hoja. Compárese con *internodo*.

nodo auriculoventricular (AV) Masa de tejido cardíaco especializado que recibe un impulso del nódulo sinoauricular y lo conduce hasta los ventrículos.

nodo de Hensen Véase *línea primitiva*.

nódulo sinoauricular (nodo sinoatrial, SA) Masa de músculo cardíaco especializada, donde se origina el impulso que activa el latido cardíaco; el marcapasos del corazón.

nódulos Abultamiento de las raíces de ciertas plantas, como las legumbres, en donde viven las bacterias simbióticas fijadoras de nitrógeno (*Rhizobium*).

noradrenalina Neurotransmisor que también es una hormona secretada por la médula suprarrenal.

norma de reacción El intervalo de posibilidades fenotípicas que pueden desarrollarse a partir de un solo genotipo en diferentes condiciones ambientales.

notocordio Barra longitudinal flexible en el eje anteroposterior, que sirve de esqueleto interno en los embriones de todos los cordados y en los adultos de algunos de ellos.

núcleo (1) Región central de un átomo que contiene protones y neutrones. (2) Orgánulo celular en eucariontes que contiene el ADN y actúa como el centro de control de la célula. (3) Masa de cuerpos de células nerviosas en el sistema nervioso central. Compárese con *ganglio*.

núcleo polar En plantas con flores, una de las dos células *n* del saco embrionario que se fusiona con un espermatozoide durante la doble fecundación para formar el endosperma 3*n*.

nucleoide Véase *área nuclear*.

nucléolo Estructura especializada en el núcleo celular formada a partir de regiones de varios cromosomas; sitios de ensamblaje de las subunidades ribosómicas.

nucleoplasma Contenido del núcleo de la célula.

nucleosomas Unidades repetitivas de estructura cromatínica, cada una compuesta por un tramo de ADN enrollado alrededor de un complejo

de ocho moléculas de histona. Los nucleosomas adyacentes están conectados por una región de ADN enlazadora con otra proteína histona.

nucleótido Molécula formada por uno o más grupos fosfato, un azúcar de cinco carbonos (ribosa o desoxirribosa) y una base nitrogenada (purina y pirimidina).

nuez Fruto seco, simple, que contiene una única semilla y está rodeado por una pared frutal dura.

número atómico Número de protones en el núcleo del átomo, lo que identifica de forma exclusiva al elemento al cual corresponde el átomo.

número de Avogadro Número de unidades (6.02×10^{23}) presente en un mol de cualquier sustancia.

nutrición Proceso de toma y utilización del alimento (nutrientes).

nutriente esencial Nutriente que se debe proporcionar en la dieta porque el organismo no puede sintetizarlo o lo hace en cantidades insuficientes para cubrir las necesidades nutricionales, p. ej., aminoácidos esenciales y ácidos grasos esenciales.

nutrientes Sustancias químicas presentes en los alimentos, que se utilizan como componentes para sintetizar las sustancias necesarias y/o como fuentes de energía.

obesidad Exceso de acumulación de grasa corporal; una persona se considera obesa si su índice de masa corporal es igual o superior a 30.

ojo compuesto Ojo, como el de los insectos, formado por muchas unidades fotosensibles denominadas *omatidios*.

oligodendrocito Tipo de célula glial que forma vainas de mielina alrededor de las neuronas en el SNC.

oligoelemento Elemento requerido por un organismo en muy pequeñas cantidades.

omatidio Una de las unidades detectoras de luz de un ojo compuesto, formado por un cristalino y un cono de cristalino que enfoca la luz a los fotorreceptores denominados *células retinulares*.

omnívoro Animal que come diversas materias animales y vegetales.

oncogén Gen con funcionamiento anómalo implicado en el origen del cáncer. Compárese con *protooncogén* y *gen supresor tumoral.*

oocitos Células meióticas que dan origen a células ovulares (óvulos).

oogamia Fecundación de un gameto femenino grande inmóvil por un gameto masculino pequeño móvil. Compárese con *isogamia* y *anisogamia*.

oogénesis Producción de gametos femeninos (óvulos) por meiosis. Compárese con *espermatogénesis*.

oospora Espora resistente de pared gruesa formada a partir de un cigoto durante la reproducción sexual de los mohos acuáticos.

opérculo En peces óseos, estructura de la pared corporal que cubre las branquias.

operón En procariontes, grupo de genes estructurales que están controlados de manera coordinada y se transcriben como un mensaje único, más sus elementos reguladores adyacentes.

operón inducible Operón que normalmente está inactivo porque hay una molécula represora unida a su operador; la transcripción se activa cuando se une un inductor al represor, lo que hace que sea incapaz de unirse al operador. Compárese con el *operón reprimible.*

operón reprimible Operón que normalmente está activo pero puede controlarse mediante una proteína represora, la cual se activa cuando se une a un correpresor; el represor activo se une al operador, desactivando transcripcionalmente al operón. Compárese con *operón inducible*.

orbital Región de un átomo o molécula en la cual se encuentran los electrones.

orden Categoría taxonómica compuesta por familias relacionadas entre sí.

organismo modelo Especie elegida para estudios biológicos debido a que tiene características que permiten el análisis eficaz de los procesos biológicos. La mayoría de los organismos modelo son pequeños, tienen un tiempo de generación corto y se crían y estudian fácilmente con condiciones controladas.

organismo transgénico Planta o animal que ha incorporado ADN extraño en su genoma.

organismo Cualquier sistema vivo formado por una o más células.

órgano Estructura especializada, como el corazón o el hígado, compuesta de tejidos y adaptada a realizar una función o grupo de funciones específicas.

órgano de Corti Estructura situada en el oído interno de los vertebrados, que contiene células receptoras que captan las vibraciones sonoras.

órgano nefridial Órgano excretor de muchos invertebrados; está compuesto de tubos simples o ramificados que normalmente se abren al exterior del organismo a través de poros; también denominado *nefridio*.

órgano vomeronasal En mamíferos, órgano en el epitelio nasal compuesto por células quimirreceptoras especializadas que detecta feromonas.

organogénesis Proceso de formación de órganos.

orgánulo Cualquiera de las estructuras especializadas que se encuentran dentro de la célula, como las mitocondrias, el aparato de Golgi, los ribosomas o las vacuolas contráctiles; la mayoría de ellas está rodeada de membranas.

orgasmo Clímax de la excitación sexual.

origen de una replicación Sitio específico del ADN donde se inicia la replicación.

oscilación meridional de El Niño (ENSO) Fenómeno climático recurrente que implica corrientes de agua cálida en el océano Pacífico y patrones climáticos inusuales en otras regiones del mundo.

osmoconformador Un animal en el que la concentración de sal de fluidos corporales varía junto con cambios en el agua de mar circundante, de modo que permanece en equilibrio osmótico con su entorno. Compárese con *osmorregulador.*

osmorregulación Regulación activa de la presión osmótica de los fluidos corporales, de modo que no se vuelva excesivamente diluida o excesivamente concentrada.

osmorregulador Animal que mantiene una concentración óptima de sal en sus fluidos corporales a pesar de cambios en la salinidad de su entorno. Compárese con *osmoconformador.*

ósmosis Movimiento neto de agua (principalmente solvente de los sistemas biológicos) por difusión a través de una membrana selectivamente permeable desde una región de mayor concentración de agua (una solución hipotónica) a otra de menor concentración de agua (solución hipertónica).

osteíctios Históricamente, la clase de vertebrados que comprende a los peces óseos. Ahora los biólogos dividen a los peces óseos en tres clases: *Actinoterygii*, los peces con aletas rayadas, *Actinistia*, los peces con aletas redondeadas y *Dipnoi*, los peces pulmonados.

osteoblasto Tipo de célula ósea que secreta la matriz proteínica del hueso. Véase también *osteocito*.

osteocito Célula ósea madura; osteoblasto que ha quedado inmerso en la matriz ósea y ocupa una laguna.

osteoclasto Célula grande y multinucleada que ayuda a esculpir y remodelar los huesos, disolviendo y eliminando parte de la sustancia ósea.

osteón Unidad en forma de huso del hueso formada por capas concéntricas de osteocitos organizados alrededor de un canal de Havers central que contiene vasos sanguíneos y nervios.

otolitos Pequeños cristales de carbonato de calcio en el sáculo y el utrículo del oído medio; perciben la gravedad y son importantes en el equilibrio estático.

ovario (1) En animales, una de las gónadas femeninas pares responsables de la producción de óvulos y de hormonas sexuales. (2) En plantas con flores, base del carpelo que contiene los óvulos; se transforma en el fruto después de la fecundación.

oviducto Tubo que transporta óvulos desde el ovario al útero, la cloaca o al exterior del cuerpo. También llamado *trompa de Falopio* o *tubo uterino*.

ovíparo Que pone huevos donde el embrión termina su desarrollo; ovipositor. Compárese con *vivíparos* y *ovovivíparos*.

ovovivíparo Tipo de desarrollo en el cual el animal nace de un huevo incubado dentro del cuerpo de la madre. Compárese con *vivíparos* y *ovíparos*.

ovulación Expulsión de un huevo del ovario.

óvulo (1) Estructura (es decir, megasporangio) en el ovario de la planta que se convierte en la semilla tras la fertilización. (2) Gameto femenino de un animal.

oxalacetato Compuesto de cuatro carbonos; intermediario importante en el ciclo del ácido cítrico y en las vías C_4 y MAC de fijación de carbono durante la fotosíntesis.

oxidación Pérdida de uno o más electrones (o átomos de hidrógeno) por un átomo, ion o molécula. Compárese con *reducción*.

oxidación beta (β) Proceso por el cual los ácidos grasos se convierten en acetil CoA antes de entrar en el ciclo del ácido cítrico.

oxidantes Moléculas muy reactivas como radicales libres, peróxidos y superóxidos que se producen durante procesos celulares normales que requieren oxígeno; puede dañar al ADN y a otras moléculas mediante el secuestro de electrones. Compárese con *antioxidantes*.

óxido nítrico (NO) Molécula de señalización gaseosa; un neurotransmisor.

oxihemoglobina Hemoglobina que se ha combinado con oxígeno.

oxitocina Hormona secretada por el hipotálamo y liberada por el lóbulo posterior de la hipófisis; estimula la contracción de útero grávido y de los conductos de las glándulas mamarias.

ozono Gas (O_3) azul, con un olor característico que es un contaminante ambiental producido por el hombre, próximo a la superficie terrestre (en la troposfera), pero un componente natural esencial de la estratosfera.

P680 Moléculas de clorofila *a* que actúan como centro de la reacción del fotosistema II transfiriendo electrones fotoexcitados a un aceptor primario; reciben este nombre debido a su pico máximo de absorción a 680 nm.

P700 Moléculas de clorofila *a* que actúan como centro de la reacción del fotosistema I transfiriendo electrones fotoexcitados a un aceptor primario; reciben este nombre debido a su pico máximo de absorción a 700 nm.

PAC Véase *proteína activadora de catabolito*.

paidomorfosis Retención de características juveniles o larvarias en un animal sexualmente maduro.

paisaje Un terreno extenso (de muchos kilómetros cuadrados) compuesto de ecosistemas en interacción.

paleoantropología Estudio de la evolución humana.

palindrómico Que se lee igual hacia un lado y hacia el otro; las secuencias del ADN son palindrómicas cuando la secuencia de base de una cadena se lee igual que su complementaria si ambas se leen en dirección de 5' a 3'.

páncreas Glándula heterocrina grande localizada en la cavidad abdominal de vertebrados. Produce jugo pancreático que contiene enzimas digestivas; también sirve como glándula endocrina, secretando las hormonas insulina y glucagon.

parabasílidos Excavados anaeróbicos flagelados que con frecuencia viven en animales; ejemplos, triconinfas y tricomonados.

parabronquios Conductos de pared delgada en los pulmones de las aves; el intercambio gaseoso se produce a través de sus paredes.

parapodios Apéndices pares en forma de remos densamente cubiertos de cerdas; se extienden lateralmente desde cada segmento de los gusanos poliquetos.

parasitismo Relación simbiótica en la que un miembro (el parásito) se beneficia y el otro (el hospedador) se ve perjudicado. Compárese con *comensalismo* y *mutualismo*.

parásito Organismo heterotrófico que se nutre del tejido vivo de otro organismo (el hospedador).

pared celular Estructura situada en el exterior de la membrana plasmática de ciertas células; puede contener celulosa (células vegetales), quitina (la mayoría de las células de hongos), peptidoglucano y/o lipopolisacárido (la mayoría de las células bacterianas) u otras sustancias.

parénquima Células vegetales vivas muy variables con paredes primarias delgadas; participan en la fotosíntesis, el almacenamiento de nutrientes y la secreción.

parénquima del corcho Una o más capas de células del parénquima producidas hacia el interior por el cámbium del corcho.

parsimonia Principio basado en la experiencia de que la explicación más sencilla probablemente es la más correcta.

partenogénesis Desarrollo de un óvulo no fecundado hasta convertirse en un organismo adulto; es común en abejas, avispas y algunos otros artrópodos.

partícula de reconocimiento de señal (PRS) Complejo de proteína-ARN que dirige el complejo ribosoma-ARNm-polipéptido a la superficie del retículo endoplásmico.

parto Proceso del nacimiento.

patógeno Organismo, normalmente microscópico, capaz de causar una enfermedad.

patrón de acción fijo (PAF) Comportamiento innato desencadenado por un estímulo señal.

patrones moleculares asociados a patógenos (PMAP) Moléculas de bacterias y otros patógenos que se combinan con los receptores tipo toll de macrófagos, estimulando en ellos la producción de citocinas.

peces con aletas radiadas Clase (Actinopterygii) de peces óseos modernos que supone aproximadamente 95% de las especies de peces vivos.

peciolo Parte de la hoja que se une al tallo.

pedigrí Gráfico construido para mostrar un patrón hereditario dentro de una familia, a través de múltiples generaciones.

pedúnculo Tallo de una flor o inflorescencia.

película Cubierta proteínica externa flexible; característica de determinados protistas, p. ej., ciliados y euglenoides.

pelo radical o absorbente Extensión o prolongación de una célula epidérmica de la raíz. Los pelos absorbentes aumentan la capacidad de absorción de las raíces.

pelvis renal Cámara en forma de embudo del riñón, que recibe la orina de los túbulos colectores; de aquí, la orina pasa a los uréteres.

pene Órgano sexual masculino para la copulación en reptiles, mamíferos y algunas aves.

pentosa Molécula de azúcar que contiene cinco carbonos.

pepsina Enzima producida en el estómago y que inicia la digestión de las proteínas.

pepsinógeno Precursor de la pepsina; secretado por células principales de las glándulas gástricas del estómago.

peptidil transferasa Enzima de ribosoma que cataliza la formación de un enlace peptídico.

péptido Compuesto que consiste en una cadena de grupos de aminoácidos unidos por enlaces peptídicos. Un dipéptido consta de dos aminoácidos; un polipéptido, de muchos más.

péptido glucano Proteína o péptido que tiene unido un hidrato de carbono; componente de la pared celular bacteriana.

péptido natriurético auricular (PNA) Hormona liberada por la aurícula del corazón; ayuda a regular la excreción de sodio y a reducir la presión arterial.

péptidos antimicrobianos Moléculas solubles que destruyen los patógenos.

perennifolio Planta que tarda mucho tiempo en perder las hojas, por lo que siempre hay hojas presentes. Compárese con *caducifolio*.

periciclo Capa de células meristemáticas normalmente presente entre la endodermis y el floema en las raíces.

peridermo Corteza externa de los tallos y raíces leñosas; formada por células del corcho, cámbium del corcho y parénquima del corcho, junto con vestigios de tejidos primarios.

período Intervalo geológico que es una subdivisión de una era; cada período se divide en épocas.

período ediacarano Último período (el más reciente) del eón Proterozoico, desde hace 600 a 542 millones; recibe su nombre de las Colinas de Ediacara del sur de Australia, donde se encontraron los primeros fósiles animales.

período refractario Breve período que transcurre tras la respuesta de una neurona o fibra muscular, durante el cual no se puede responder a ningún otro estímulo.

período vital Duración máxima de la vida de un individuo de una especie.

peristaltismo Ondas rítmicas de contracción y relajación muscular de las paredes de órganos tubulares huecos, como los uréteres o las partes del tubo digestivo, que desplazan el contenido a lo largo del tubo.

permafrost Subsuelo permanentemente congelado, característico de zonas muy frías, como la tundra.

peroxisoma En células eucariontes, orgánulos rodeados de membranas que contienen enzimas que producen o degradan el peróxido de hidrógeno.

persistencia Característica de determinadas sustancias químicas que son muy estables y pueden ser necesarios varios años para que sean degradadas en moléculas más sencillas por procesos naturales.

perturbación En ecología, cualquier suceso que altera la estructura de la comunidad o de la población.

pétalo Una de las partes de la flor unidas al verticilo de los sépalos; suelen ser coloreados.

pH Logaritmo negativo de la concentración de iones de hidrógeno de una solución (expresada en moles por litro). El pH neutro es 7; valores menores de esta cifra son ácidos y, valores más altos, básicos.

piamadre Membrana interna que cubre el encéfalo y la médula espinal; la más interna de las meninges; véase también *duramadre* y *aracnoides*.

pies ambulacrales Estructuras características de equinodermos; participan en la locomoción y en alimentación.

pigmento Sustancia que absorbe selectivamente luz de diferentes longitudes de onda.

pili Estructuras semejantes a pelos presentes en la superficie de muchas bacterias; funcionan en conjugación o acoplamiento.

pinocitosis Acción por la cual una célula "bebe"; tipo de endocitosis por medio de la cual las células rodean gotas de líquido y las absorben.

pionero Primer organismo en colonizar un área y que comienza la primera etapa de la sucesión.

pirámide de biomasa Pirámide ecológica que ilustra la biomasa total (por ejemplo, el peso seco total) de todos los organismos de cada nivel trófico en un ecosistema.

pirámide de energía Pirámide ecológica que muestra el flujo de energía a través de cada nivel trófico de un ecosistema.

pirámide ecológica Representación gráfica del valor energético relativo de cada nivel trófico. Véanse *pirámide de biomasa* y *pirámide de energía*.

pirimidinas Bases nitrogenadas, formada cada una por un solo anillo de átomos de carbono y nitrógeno, p. ej., timina, citosina y uracilo; componentes de los ácidos nucleicos. Compárese con *purinas*.

piruvato (ácido pirúvico) Compuesto de tres carbonos; producto final de la glucólisis.

pistilo Órgano reproductivo femenino de una flor; consta de un solo carpelo o de dos o más carpelos fusionados. Véase *carpelo*.

placa celular Estructura que se forma durante la citocinesis en plantas y que separa las dos células hijas producidas durante la mitosis.

placa neural Véase *tubo neural*.

placenta Órgano en parte fetal y en parte materno, donde se intercambian materiales entre el feto y la madre en el útero de mamíferos placentarios.

placodermos Grupo de peces mandibulados extintos.

plancton Organismos acuáticos en flotación libre, en su mayoría microscópicos, que se encuentran en las capas superiores del agua; consta de fitoplancton y zooplancton. Compárese con *necton*.

planta anual Planta que completa todo su ciclo vital en un año o menos. Compárese con plantas *perennes* o *bianuales*.

planta bianual Planta que necesita dos años para completar su ciclo vital. Compárese con *planta anual*.

planta C_3 Planta que realiza la fijación de carbono sólo a través del ciclo de Calvin. Compárese con *planta C_4* y *planta MAC*.

planta C_4 Planta que inicialmente fija carbono por una vía en la que la reacción del CO_2 con el fosfoenolpiruvaro está catalizada por la PEP carboxilasa en las células del mesófilo de la hoja; los productos se transfieren a las células de la vaina del haz, donde tiene lugar el ciclo de Calvin. Compárese con *planta C_3* y *planta MAC*.

planta de día corto Planta que florece en respuesta al alargamiento de las noches; también denominada *planta de noche larga*. Compárese con *plantas de día largo, día intermedio* y *día neutro*.

planta de día intermedio Planta que florece cuando se expone a días y noches de longitud intermedia, pero no florece cuando el día es demasiado largo o corto. Compárese con *plantas de día largo, día corto* y *día neutro*.

planta de día largo Planta que florece en respuesta a acortamiento de las noches; también denominada *planta de noche corta*. Compárese con *plantas de día corto, de día intermedio* y *de día neutro*.

planta de día neutro Planta cuya floración no está controlada por las variaciones en la duración del día que se producen por los cambios estacionales. Compárese con *plantas de día largo, de día corto* y *de día intermedio*.

planta de noche corta Véase *planta de día largo*.

planta de noche larga Véase *planta de día corto*.

planta MAC Planta que realiza el metabolismo ácido de las crasuláceas; el carbono se fija inicialmente en ácidos orgánicos durante la noche en la reacción de CO_2 y fosfoenolpiruvato, catalizada por la PEP carboxilasa; durante el día, los ácidos se degradan a CO_2 que entra en el ciclo de Calvin. Compárese con *planta C_3* y *planta C_4*.

planta perenne Planta leñosa o herbácea que crece año tras año, es decir, vive más de dos años. Compárese con plantas *anual* y *bianual*.

plantas con flores Véase *angiospermas*.

plaquetas Fragmentos celulares presentes en la sangre de los vertebrados, que participan en la coagulación: también denominadas *trombocitos*.

plasma Porción líquida de la sangre en la cual están suspendidos eritrocitos, leucocitos y plaquetas.

plásmido Molécula pequeña de ADN circular, de doble cadena, que porta genes no esenciales separados del ADN principal de una célula.

plasmodesmos Canales citoplasmáticos que comunican células vegetales adyacentes y permiten el movimiento de moléculas y iones entre células.

plasmodio Masa multinucleada de materia viva que se mueve y se alimenta de forma ameboidea.

plasmogamia (1) Fusión del citoplasma de dos células sin fusión de núcleos. (2) Fase de la reproducción asexual de algunos hongos; se juntan las hifas de dos tipos de apareamiento compatibles y sus citoplasmas se fusionan.

plasmólisis Encogimiento del citoplasma y separación entre la membrana plasmática y la pared celular cuando una célula vegetal (u otra célula con paredes) pierde agua, normalmente en un ambiente hipertónico.

plasticidad neural Capacidad del sistema nervioso para cambiar en respuesta a la experiencia.

plasticidad sináptica Capacidad de cambio de las sinapsis, en respuesta a determinados tipos de estímulos. Los cambios sinápticos se producen durante el aprendizaje y el almacenamiento de memoria.

plastidios Familia de orgánulos rodeados de membrana que se encuentran en células eucariontes fotosintéticas; entre ellos se incluyen cloroplastos, cromoplastos, amiloplastos y otros leucoplastos.

platelmintos Filo de animales acelomados que normalmente se conocen como *gusanos planos*.

pleiotropia Capacidad de un único gen para tener efectos múltiples.

pliegues estomacales Pliegues, como los presentes en la mucosa del estómago.

ploidia Número de cromosomas contenidos en un núcleo o en una célula. Véase *haploide, diploide* y *poliploide*.

plúmula Punta del sistema aéreo embrionario, o yema terminal, localizada encima del punto de inserción del cotiledón o los cotiledones.

pluripotente Término que describe a una célula madre que puede dividirse para dar origen a muchos, pero no a todos, tipos celulares de un organismo. Compárese con *totipotente*.

población Grupo de organismos de la misma especie que viven al mismo tiempo en un área geográfica definida.

población mínima viable (PMV) El tamaño menor de población con el cual una especie tiene una elevada posibilidad de mantener sus parámetros y sobrevivir en el futuro.

poder de resolución Capacidad de un microscopio para mostrar detalles finos, definido como distancia mínima entre dos puntos que pueden verse como imágenes separadas; también denominado *resolución*.

poliadenilación Parte del procesamiento del ARNm eucariótico en el cual se añaden, al extremo 3' de la molécula, múltiples nucleótidos que contienen adenina (una cola poli A).

poliandria Sistema de apareamiento en el que una hembra se aparea con varios machos durante una época de reproducción. Compárese con *poliginia*.

poliginia Sistema de apareamiento en el que un macho se aparea con muchas hembras durante una época de reproducción. Compárese con *poliandria*.

polimerasas de ADN Familia de enzimas que cataliza la síntesis de ADN, a partir de un modelo de ADN, agregando nucleótidos a un extremo creciente de 3'.

polímero Molécula formada por subunidades repetitivas del mismo tipo general (monómero), entre los ejemplos se incluyen proteínas, ácidos nucleicos o polisacáridos.

polimorfismo (1) Existencia de dos o más individuos fenotípicamente diferentes dentro de una población. (2) Presencia de variaciones detectables en los genomas de diferentes individuos en una población.

polimorfismo equilibrado Presencia en una población de dos o más variantes genéticas que se mantienen con una frecuencia estable durante varias generaciones.

polimorfismo genético Presencia en una población de dos o más alelos de un locus génico determinado.

polimorfismos de un solo nucleótido (PSN) Variación genética entre individuos de una población, medida por alelos de loci específicos que difieren por un solo nucleótido.

polinización En las plantas con semillas, transferencia del polen de la parte masculina a la parte femenina de la planta.

polipéptido Véase *péptido*.

poliploide Que posee más de dos grupos de cromosomas por núcleo. Compárese con *diploide* y *haploide*.

pólipo Animal con aspecto de hidra; etapa sésil del ciclo vital de algunos cnidarios. Compárese con *medusa*.

polirribosoma Complejo constituido por varios ribosomas unidos a un ARNm durante la traducción; también conocido como polisoma.

polisacárido Hidrato de carbono compuesto por muchas subunidades de monosacáridos (p. ej., almidón, glucógeno y celulosa).

polisoma Véase *polirribosoma*.

polispermia Fecundación de un óvulo por más de un espermatozoide.

politénico Término que describe un cromosoma gigante compuesto de muchas (normalmente >1000) dobles hélices de ADN. Generalmente, los cromosomas politénicos se encuentran en células de las glándulas salivales y en algunos otros tejidos de determinados insectos, como la mosca de la fruta, *Drosophila*.

polo animal Polo libre de vitelo y metabólicamente activo de un cigoto de vertebrado o equinodermo. Compárese con *polo vegetativo*.

polo vegetativo Polo vitelino de un cigoto de vertebrados o equinodermos. Compárese con *polo animal*.

poríferos Esponjas; miembros del filo Porifera.

poros nucleares Estructuras de la envoltura nuclear que permiten el paso de determinadas sustancias entre el núcleo de la célula y el citoplasma.

posterior Ubicado hacia el extremo de la cola de un animal con simetría bilateral. Compárese con *anterior*.

postulados de Koch Conjunto de directrices utilizadas para demostrar que un patógeno específico causa síntomas específicos de una enfermedad.

potenciación largo plazo (PLP) Aumento prolongado en la potencia de las conexiones sinápticas que tiene lugar como respuesta a una serie de estímulos eléctricos de alta frecuencia. Compárese con *depresión sináptica a largo plazo*.

potenciación sináptica Aumento de la liberación de neurotransmisor, que se piensa se produce como resultado de la acumulación de iones de calcio dentro de la neurona presináptica.

potenciación Forma de potenciación sináptica (aumento de la liberación de neurotransmisor) que puede durar varios minutos; tiene lugar cuando una neurona presináptica continúa transmitiendo potenciales de acción con una alta frecuencia durante un minuto o más.

potencial biótico Véase *tasa intrínseca de incremento*.

potencial de acción Señal eléctrica que resulta de la despolarización de la membrana plasmática en una neurona o en una célula muscular. Compárese con *potencial de reposo*.

potencial de agua Energía libre del agua; el potencial de agua del agua pura es cero y el de soluciones es un valor negativo. Las diferencias en el potencial de agua se usan para predecir la dirección del movimiento del agua (siempre de una región de menos potencial de agua negativo a una región de potencial de agua más negativo).

potencial de reposo Potencial de membrana (diferencia de carga eléctrica entre los dos lados de la membrana plasmática) de una neurona, en la cual no actúa un potencial de acción. El potencial de reposo típico es de unos −70 milivolts. Compárese con *potencial de acción*.

potencial excitativo postsináptico (PEPS) Cambio en el potencial de membrana que aproxima a una neurona a su nivel de activación. Compárese con *potencial inhibitorio postsináptico* (PIPS).

potencial graduado Cambio local en el potencial eléctrico que varía en magnitud dependiendo de la potencia del estímulo aplicado.

potencial inhibitorio postsináptico (PIPS) Cambio del potencial de membrana que tiene lugar en una neurona lejos del nivel de descarga. Compárese con *potencial excitativo postsináptico* (PEPS).

pradera templada Pradera caracterizada por veranos cálidos, inviernos fríos y menos precipitaciones que las que se dan en un bioma de bosque caducifolio templado.

preadaptación Cambio evolutivo novedoso en una estructura biológica existente que le permite realizar una función diferente; las plumas, que aparecieron a partir de las escamas reptilianas, representan una adaptación al vuelo.

pre-ARNm ARN precursor del ARNm de eucariontes, contiene tanto los intrones como los exones.

prenatal Término que se refiere al tiempo anterior al nacimiento.

presión arterial Fuerza ejercida por la sangre contra las paredes internas de los vasos sanguíneos.

presión de turgencia Presión hidrostática que se desarrolla dentro de una célula con pared y presiona hacia fuera contra la membrana plasmática.

presión osmótica Presión que debe ejercerse sobre el lado hipertónico de una membrana selectivamente permeable para impedir la difusión del agua (por ósmosis) desde el lado que contiene agua pura.

presión parcial (de un gas) Presión ejercida por un gas en una mezcla igual a la presión que ejercería por sí solo. Por ejemplo, la presión parcial del oxígeno atmosférico (P_{O_2}) es de 160 mmHg al nivel del mar.

presión radical Presión de la savia del xilema, que tiene lugar como resultado de la absorción activa de iones minerales seguida de la entrada osmótica de agua en las raíces desde el suelo.

primates Mamíferos que comparten rasgos como manos flexibles y pies con cinco dedos, una fuerte organización social y ojos frontales; se incluyen en este grupo lémures, tarseros, monos, simios y humanos.

primera hipótesis de metabolismo Explicación del origen de la vida, en la que la vida se inició como un sistema sustentable, organizado, consistente en reacciones químicas entre moléculas simples encerradas dentro de una frontera.

primera ley de la termodinámica Ley de conservación de la energía que establece que la energía total de cualquier sistema cerrado (cualquier objeto más sus alrededores, es decir, el universo) permanece constante. Compárese con *segunda ley de la termodinámica*.

primisoma Complejo de proteínas responsable de la síntesis del ARN cebador o primordio necesarios para la síntesis del ADN.

principio En ciencia, afirmación de una norma que explica cómo funciona algo. Un principio científico que ha soportado repetidas pruebas y tiene el máximo nivel de fiabilidad científica.

principio de exclusión competitiva Concepto por el que dos especies con idénticos requisitos vitales no pueden ocupar el mismo nicho ecológico indefinidamente.

principio de Hardy-Weinberg Predicción matemática de que las frecuencias alélicas no cambian de generación en generación en poblaciones grandes, en ausencia de procesos microevolutivos (mutación, deriva genética, flujo génico, selección natural).

prión Agente infeccioso compuesto sólo de proteínas.

procarionte (procariota) Célula que carece de núcleo y de otros orgánulos rodeados de membrana; incluye a las bacterias y arqueas (reinos Eubacteria y Archaea). Compárese con *eucarionte*.

procesos abajo-arriba Control de la función del ecosistema mediante ciclos de nutrientes y otras partes del ambiente abiótico. Compárese con *proceso arriba-abajo*.

procesos arriba-abajo Control de la función del ecosistema mediante interacciones tróficas, especialmente desde el nivel trófico más alto. Compárese con *procesos abajo-arriba*.

procesos de desintegración Procesos químicos o físicos que ayudan a la formación del suelo a partir de rocas; durante los procesos de desintegración, la roca se rompe gradualmente en fragmentos cada vez más pequeños.

productividad primaria Cantidad de energía lumínica convertida en compuestos orgánicos por organismos autótrofos en un ecosistema, durante un período determinado.

productividad primaria bruta Tasa a la que se acumula la energía (se asimila) en un ecosistema durante la fotosíntesis. Compárese con *productividad primaria neta*.

productividad primaria neta Energía que queda en un ecosistema (como biomasa) después de que ha tenido lugar la respiración celular. Compárese con *productividad primaria bruta*.

productividad secundaria Cantidad de moléculas de alimento convertida en biomasa por los consumidores en un ecosistema durante un tiempo determinado. Compárese con *productividad primaria*.

producto Sustancia formada en una reacción química. Compárese con *reactivo*.

productor Véase *autótrofo*.

productor primario Véase *autótrofo*.

profago Ácido nucleico de bacteriófago que se inserta en el ADN bacteriano.

profase Primera fase de la mitosis. Durante la profase los cromosomas se hacen visibles como estructuras bien definidas, la membrana nuclear se desintegra y se forma el huso.

progesterona Hormona esteroide secretada por los ovarios (principalmente por el cuerpo lúteo) y la placenta; estimula el útero (para preparar el endometrio para la implantación) y las mamas (para la secreción de leche).

progimnospermas Grupo extinto de plantas que puede haber sido el antecesor de las gimnospermas.

programa motor Secuencias coordinadas de acciones musculares responsables de muchos comportamientos que se consideran automáticos.

prometafase Fase de la mitosis durante la cual los microtúbulos del huso se unen a los cinetocoros de los cromosomas, que empiezan a moverse hacia el plano medio de la célula; tiene lugar tras la profase y antes de la metafase.

promotor Secuencia de nucleótidos en el ADN a la que se une la polimerasa para iniciar la transcripción.

propiedades emergentes Características de un objeto, proceso o comportamiento que no se pueden predecir a partir de las partes que lo componen; se pueden identificar propiedades emergentes en cada nivel cuando se escala en la jerarquía de organización biológica.

proplastos Orgánulos que son precursores de los plastos; pueden madurar en diversos plastos especializados como cloroplastos, cromoplastos o leucoplastos.

proprioceptores Receptores en músculos, tendones y articulaciones que responden a cambios en el movimiento, tensión y posición; permiten que uno perciba la posición de su cuerpo.

prosencéfalo En el embrión en las primeras fases de desarrollo, una de las tres divisiones del encéfalo de vertebrados en desarrollo; se subdivide para formar el telencéfalo, que da lugar al cerebro, y el diencéfalo, que da lugar al tálamo y al hipotálamo. Compárese con *mesencéfalo* y *rombencéfalo.*

prostaglandinas Grupo de reguladores locales derivados de ácidos grasos; sintetizadas por la mayoría de las células del organismo y producen una amplia variedad de efectos; a veces se denominan *hormonas locales*.

prótalo Gametofito *n* de vida libre de helechos y otras plantas vasculares sin semillas.

proteasoma Estructura multiproteínica grande, que reconoce y degrada moléculas proteínicas etiquetadas con ubiquitina en fragmentos peptídicos cortos no funcionales.

proteína Compuesto orgánico complejo y grande constituido por subunidades aminoácidas unidas covalentemente; contiene carbono, hidrógeno, oxígeno, nitrógeno y azufre.

proteína activadora Proteína reguladora positiva que estimula la transcripción cuando se une al ADN. Compárese con *proteína represora*.

proteína activadora de catabolito (PAC) Regulador que actúa positivamente y que se activa cuando se une al AMPc; la PAC activa estimula la transcripción del operón *lac* y de otros operones que codifican enzimas utilizadas en las vías catabólicas.

proteína de membrana periférica Proteína asociada con una de las superficies de una membrana biológica. Compárese con *proteína integral de membrana.*

proteína de transmembrana Proteína integral de membrana que abarca la bicapa lipídica.

proteína fijadora de andrógenos (PFA) Proteína producida por las células de Sertoli en los testículos; une y concentra testosterona.

proteína G Grupo de proteínas que unen GTP y están implicadas en la transmisión de señales a través de la membrana plasmática.

proteína integral de membrana Proteína que está estrechamente asociada con la bicapa lipídica de una membrana biológica; una proteína integral de membrana ocupa la bicapa. Compárese con *proteína de membrana periférica.*

proteína represora Proteína reguladora negativa que inhibe la transcripción cuando se une al ADN; algunos represores requieren un correpresor para activarse; otros represores se inactivan cuando se unen a una molécula inductora. Compárese con *proteína activadora*.

proteínas asociadas a los microtúbulos (PAM) Entre ellas se incluyen proteínas estructurales, que ayudan a regular el ensamblaje de los microtúbulos y su entrecruzamiento con otros polímeros del citoesqueleto, y motoras como cinesina y dineína, que emplean ATP para producir movimiento.

proteínas de andamiaje (1) Proteínas que organizan grupos de moléculas de señalización intracelular dentro de complejos de señalización. (2) Proteínas no histonas que ayudan a mantener la estructura de un cromosoma.

proteínas de enlace de cadena simple (ECS) Proteínas implicadas en la replicación de ADN que se unen a un ADN de cadena sencilla y previene que vuelva a formarse la doble hélice hasta que se hayan copiado las cadenas.

proteínas de unión a clorofila Aproximadamente 15 proteínas diferentes asociadas con moléculas de clorofila en la membrana tilacoidal.

proteínas plasmáticas Proteínas como albúminas, globulinas y fibrinógenos que circulan en el plasma sanguíneo.

proteómica Estudio de todas las proteínas codificadas por el genoma humano y producidas en las células y tejidos de una persona.

protistas Amplio reino de organismos eucariontes, principalmente unicelulares o multicelulares simples; la mayoría acuáticos.

protobiontes Ensamblajes de polímeros orgánicos que se forman de manera espontánea en determinadas condiciones. Es posible que hayan participado en la evolución química.

protón Partícula presente en los núcleos de todos los átomos, que tiene una unidad de carga positiva y una unidad de masa atómica (uma). Compárese con *electrón* y *neutrón*.

protonefridios Órganos excretores formados por células en forma de llama de los platelmintos y en algunos otros invertebrados simples.

protonema En los musgos, filamento de células *n* que crece a partir de una espora y se transforma en gametofitos foliáceos.

protooncogén Gen que generalmente promueve la división celular en respuesta a la presencia de determinados factores de crecimiento; cuando muta, puede convertirse en un oncogén que posiblemente lleve a la formación de una célula cancerosa. Compárese con *oncogén*.

protóstomos División importante del reino animal en la cual el blastoporo se transforma en la boca y el ano se forma de manera secundaria; incluye anélidos, artrópodos y moluscos. Compárese con *deuteróstomos*.

protozoos Grupo informal de protistas unicelulares similares a animales que incluye amebas, foraminíferos, actinópodos, ciliados, flagelados y esporozoarios (apicomplejos).

protuberancia Prominencia blanca que forma parte del tallo encefálico, entre la médula y el mesencéfalo; conecta diversas partes del encéfalo.

provincia nerítica Parte del océano abierto bajo la cual el piso oceánico se encuentra a más de 200 m. Compárese con *provincia oceánica*.

provincia oceánica Parte del océano abierto bajo la cual el piso oceánico se encuentra a más de 200 metros. Compárese con *provincia nerítica*.

provirus Parte de un virus compuesto sólo de ácido nucleico que se inserta en un genoma huésped. Véase *provirus de ADN*.

provirus de ADN Molécula de ADN bicatenario que es un intermediario en el ciclo vital de un virus tumoral de ARN (retrovirus).

proximal Más cerca del punto de referencia. Compárese con *distal*.

pseudoceloma Cavidad corporal entre el mesodermo y el endodermo; derivado del blastocele. Compárese con *celoma*.

pseudoplasmodio En mohos deslizantes celulares, agregación de células ameboideas que forma un cuerpo fructífero que produce esporas durante la reproducción.

pseudópodo Extensión temporal de una célula ameboidea que se utiliza para la alimentación y la locomoción.

puentes cruzados Conexiones entre filamentos de miosina y actina en las fibras musculares; se forman por la unión de las cabezas de miosina a sitios activos en los filamentos de actino.

pulgar oponible Disposición de los dedos de modo que se sitúan opuestos al pulgar, permitiendo que el organismo pueda sujetar objetos.

pulmón Órgano respiratorio interno que participa en el intercambio gaseoso; permite a un animal respirar aire.

pulso arterial Expansión y contracción alternativas de las arterias.

pupa Etapa del desarrollo de un insecto, entre la larva y el imago (adulto); una forma que no se mueve ni se alimenta y puede estar envuelta en un capullo.

purinas Bases nitrogenadas con átomos de carbono y nitrógeno en dos anillos unidos, p. ej., adenina y guanina; componentes de los ácidos nucleicos, ATP, GTP, NAD^+ y de algunas otras sustancias biológicamente activas. Compárese con *pirimidinas*.

quelíceros Primer par de apéndices en determinados artrópodos; apéndices en forma de garra localizados en una posición inmediatamente anterior a la boca y empleados para llevar el alimento a ésta.

queratina Proteína córnea insoluble en agua presente en la epidermis de vertebrados y en uñas, plumas, pelo y cuernos.

quiasma Sitio en forma de X en una tétrada (bivalente) que normalmente marca la localización donde previamente se cruzaron las cromátidas homólogas (no hermanas).

quilomicrones Gotitas de grasa recubiertas de proteína producidas en las células intestinales; entran en el sistema linfático y son transportadas hasta la sangre.

quimera Organismo constituido por dos o más tipos de células genéticamente distintas.

quimiautótrofo Organismo que obtiene energía a partir de compuestos inorgánicos y sintetiza compuestos orgánicos a partir de materia prima inorgánica; incluye algunas bacterias. Compárese con *fotoautótrofo, fotoheterótrofo*.

quimioheterótrofo Organismo que utiliza compuestos orgánicos como fuente de energía y de carbono; incluye animales, hongos y muchas bacterias. Compárese con *fotoautótrofo y fotoheterótrofo*.

quimiorreceptor Receptor sensitivo que responde a estímulos químicos.

quimiósmosis Proceso por el cual la fosforilación del ADP para formar ATP se acopla a la transferencia de electrones a favor de una cadena de transporte electrónico, que acciona bombas de transporte de protones que producen un gradiente protónico a través de la membrana; el ATP

se forma cuando los protones se difunden a través de canales transmembrana en la ATP sintetasa.

quimiótrofo Organismo que utiliza compuestos orgánicos o sustancias inorgánicas, como hierro, nitrato, amoniaco o azufre, como fuente de energía. Compárese con *fotótrofo*. Véase *quimiautótrofo* y *quimioheterótrofo.*

quinasa dependiente de ciclina (Cdk) Proteína quinasa que interviene en el control del ciclo celular.

quinasa proteína Grupo de enzimas que activa o desactiva otras proteínas al fosforilizarlas (agregar grupos fosfato).

quinasas Enzimas que catalizan las transferencias de grupos fosfato del ATP a moléculas aceptoras.

quitina Polisacárido estructural nitrogenado que forma el exoesqueleto de insectos y la pared celular de muchos hongos.

quitridiomicetos División de hongos caracterizados por la producción de células flageladas en alguna etapa de su vida. También llamados *quitridios*.

quitridios Véase *quitridiomicetos*.

radiación adaptativa Evolución de gran número de especies relacionadas a partir de un organismo ancestral no especializado.

radiación cámbrica Período de 40 millones de años que comenzó hace aproximadamente 542 millones de años, durante el cual aparecieron nuevos grupos de animales en el registro fósil.

radicales libres Compuestos tóxicos muy reactivos con electrones no apareados que se unen a otros compuestos en la célula e interfieren con la función normal.

radícula Raíz embrionaria de una planta con semillas.

radioisótopos Isótopos inestables que de manera espontánea emiten radiación; también denominados *isótopos radiactivos*.

radiolarios Actinópodos que secretan conchas elaboradas con sílice (vidrio).

rádula Estructura parecida a un raspador en el tubo digestivo de quitones, caracoles, calamares y algunos otros moluscos.

raíces tablares Raíces a modo de refuerzo en la base de ciertos árboles, que les proporcionan soporte para mantenerlos rectos.

raíz contráctil Tipo especializado de raíz que se contrae y tira del bulbo o cormo hacia una mayor profundidad en el suelo.

ramificación dicotómica En botánica, tipo de ramificación en la que una parte siempre se divide en dos o más partes iguales.

rasgos (características) de la historia vital Características significativas del ciclo vital de una especie, especialmente rasgos que influyen sobre la supervivencia y la reproducción.

rasgos influidos por el sexo Rasgo genético que se expresa de forma diferencial en machos y en hembras.

rastrera Véase *estolón.*

rayo Cadena de células parenquimatosas (de una a muchas células de espesor) que participan en el transporte lateral en tallos y raíces de las plantas leñosas.

razonamiento deductivo Razonamiento que va desde lo general a lo específico y que puede establecer relaciones entre datos más obvios. Compárese con *razonamiento inductivo*. Véase *método hipotético-deductivo*.

razonamiento inductivo Razonamiento que utiliza ejemplos específicos para obtener una conclusión general o describir un principio general. Compárese con *razonamiento deductivo*. Véase *método hipotético-inductivo*.

RE liso Véase *retículo endoplásmico*.

RE rugoso Véase *retículo endoplásmico*.

reabsorción Retirada selectiva de determinadas sustancias del filtrado glomerular, por los túbulos renales y los túbulos colectores del riñón, para devolverlas a la sangre.

reacción acrosómica Serie de sucesos en los que el acrosoma, estructura similar a una caperuza que cubre la cabeza de un espermatozoide, libera enzimas proteolíticas (que digieren proteínas) y sufre otros cambios que permiten al espermatozoide atravesar la cubierta externa del óvulo.

reacción cortical Proceso que tiene lugar después de la fertilización y que impide que penetren más espermatozoides en el óvulo; también conocido como *bloqueo lento de la polispermia*.

reacción en cadena de la polimerasa (RCP) Método por el cual un fragmento de ADN determinado se amplifica *in vitro* para producir millones de copias.

reacción endergónica Reacción no espontánea; reacción que requiere un aporte neto de energía libre. Compárese con *reacción exergónica*.

reacción espontánea Véase *reacción exergónica*.

reacción exergónica Reacción caracterizada por la liberación de energía libre. También denominada *reacción espontánea*. Compárese con *reacción endergónica*.

reacción redox Reacción química en la que se transfieren uno o más electrones de una sustancia (la sustancia que se oxida) a otra (la que se reduce). Véanse *oxidación* y *reducción*.

reacciones acopladas Conjunto de reacciones en las que una reacción exergónica aporta la energía libre necesaria para llevar a cabo una reacción endergónica, el acoplamiento de energía suele efectuarse a través de un intermediario común.

reacciones de fijación del carbono Reacciones de reducción de la fotosíntesis, en las que el carbono del dióxido de carbono se incorpora a moléculas orgánicas, lo que da lugar a la producción de hidratos de carbono. Véase *ciclo de Calvin*.

reacciones fotodependientes Reacción de fotosíntesis en las que la energía lumínica absorbida por la clorofila se utiliza para sintetizar ATP y, normalmente, NADPH. Incluye el *transporte electrónico* y el *transporte electrónico no cíclico.*

reactivo Sustancia que participa en una reacción química. Compárese con *producto*.

recepción Proceso de detección de un estímulo.

receptáculo Extremo de un pedúnculo floral donde se fijan las partes de la flor (sépalos, pétalos, estambres y carpelos).

receptor (1) En biología celular, molécula de la superficie celular, o del interior de una célula, que sirve como sitio de reconocimiento o unión para moléculas de señalización tales como hormonas, anticuerpos o neurotransmisores. (2) Receptor sensorial. Véase *receptor sensorial.*

receptor de tirosina quinasa Receptor de la membrana plasmática que fosforila las partes de tirosina de las proteínas; cuando un ligando se une al receptor, cambia la conformación del receptor y puede fosforilarse a sí mismo o fosforilar a otras moléculas; es importante para la función inmunitaria y sirve como receptor de la insulina.

receptor sensorial Una célula (o parte de una célula) especializada para detectar estímulos específicos de energía en el ambiente.

receptores de reconocimiento de patrón Receptores de ciertos tipos de células animales que enlazan patrones moleculares asociados a patógenos (PMAP); el enlace activa respuestas inmunitarias no específicas.

receptores tipo toll Receptores de la superficie celular de fagocitos que reconocen ciertas características comunes de clases de patógenos. Véase también *patrones moleculares asociados a patógenos (PMAP).*

rechazo de injerto Respuesta inmunitaria dirigida contra un tejido u órgano trasplantado.

recombinación genética Aparición de nuevas combinaciones de genes. En eucariontes, generalmente es el resultado de acontecimientos meióticos, como entrecruzamiento o combinación aleatoria de cromosomas.

recurso limitante Recurso ambiental que, debido a que es escaso o desfavorable, tiende a restringir el nicho ecológico de un organismo.

red nerviosa Sistema de células nerviosas interconectadas presente en cnidarios y equinodermos.

red trófica Interconexión compleja de todas las cadenas alimentarias de un ecosistema.

reducción Ganancia de uno o más electrones (o de átomos de hidrógeno) por un átomo, ion o molécula. Compárese con *oxidación*.

reductor (silenciador) Elemento regulador que se relaciona con un gen eucariota y puede reducir la transcripción de éste.

reflejo de buceo Grupo de mecanismos fisiológicos, como la disminución de la tasa metabólica, que se activan cuando un mamífero bucea hasta el límite de su resistencia.

refuerzo Aumento en el aislamiento reproductivo que con frecuencia ocurre en una zona híbrida, debido a que la selección natural refuerza y aumenta el número de barreras precigóticas entre las dos especies.

región afótica Capa inferior del océano (a más de 100 m de profundidad) donde no penetra la luz.

regla de la suma Regla para combinar las probabilidades de eventos mutuamente exclusivos al sumar sus probabilidades individuales. Compárese con *regla del producto*.

regla del producto Regla para combinar las probabilidades de eventos independientes al multiplicar sus probabilidades individuales. Compárese con *regla de la suma*.

reglas de Chargaff Relación en las moléculas de ADN que se basan en los datos de la composición de nucleótidos; el número de adeninas es igual al número de timinas y el número de guaninas es igual al número de citosinas.

regulación autocrina Tipo de regulación en el que una molécula de señalización (p. ej., una hormona) se secreta en el líquido intersticial y luego actúa sobre las células que la producen. Compárese con *regulación paracrina*.

regulación paracrina Tipo de regulación en la que una molécula de señalización (p. ej., determinadas hormonas) se difunde a través del líquido intersticial y actúa en células diana cercanas. Compárese con *regulación autocrina*.

regulación por disminución del receptor Proceso por el cual algunos receptores hormonales disminuyen en número, suprimiendo de este modo la sensibilidad de las células diana para la hormona. Compárese con *regulación por incremento del receptor*.

regulación por incremento del receptor Proceso por el cual algunos receptores hormonales aumentan su número, aumentando de este modo la sensibilidad de las células diana para la hormona. Compárese con *regulación por disminución del receptor*.

reguladores alostéricos Sustancias que influyen sobre la función de una proteína a través de la unión a sitios alostéricos.

reguladores locales Prostaglandinas (grupo de hormonas locales), factores de crecimiento, citosinas y otras moléculas de crecimiento que actúan en las células cercanas mediante regulación paracrina o actúan sobre las células que los producen (regulación autocrina).

reino Amplia categoría taxonómica formada por filos relacionados; en la actualidad, muchos biólogos reconocen seis reinos de organismos vivos.

relojes biológicos Mecanismos por los cuales las actividades de los organismos se adaptan a cambios recurrentes regulares en el ambiente. Véase *ritmo circadiano*.

renal Relativo al riñón.

renina Enzima liberada por el riñón en respuesta a una disminución de la presión arterial; activa una vía que lleva a la producción de angiotensina II, una hormona que aumenta la liberación de aldosterona; la aldosterona aumenta la presión arterial.

reordenamiento genómico Cambio físico en la estructura de uno o más genes que se produce durante el desarrollo de un organismo y que conduce a una alteración en la expresión génica. Compárese con *equivalencia nuclear* y *amplificación génica*.

reparación de errores de apareamiento Mecanismo de reparación de ADN en el que enzimas especiales reconocen los nucleótidos apareados de forma incorrecta y los eliminan. A continuación, las ADN polimerasas completan los nucleótidos perdidos.

reparación de escisión de nucleótidos Mecanismo de reparación de ADN utilizado normalmente para reparar un segmento dañado de ADN causado por la radiación ultravioleta del Sol o por agentes químicos perjudiciales.

reparto de recursos Reducción de la competencia por los recursos ambientales, como el alimento, que se da entre especies que coexisten como resultado de que el nicho de cada especie difiere del de las otras en uno o más sentidos.

repeticiones cortas en tándem (RCT) Marcadores moleculares que son secuencias cortas de ADN repetidas; debido a que la longitud de las RCT varía entre individuos, son útiles para identificar a individuos con alto grado de certeza.

replicación Véase *replicación del ADN*.

replicación del ADN Proceso por el cual el ADN se duplica; generalmente, un proceso semiconservativo en el que una hélice doble origina dos hélices dobles, cada una con una cadena "vieja" y una cadena recién sintetizada.

replicación semiconservativa Véase *replicación del ADN*.

repolarización Proceso de recuperación del potencial de membrana a su nivel de reposo.

reproducción Proceso por el cual se producen nuevos individuos. Véanse *reproducción asexual* y *reproducción sexual*.

reproducción asexual Reproducción en la que no se produce la fusión de los gametos y en la que la constitución genética del progenitor y de la progenie suele ser idéntica. Compárese con *reproducción sexual*.

reproducción sexual Tipo de reproducción en el que dos gametos (por norma, aunque no necesariamente, aportados por dos padres diferentes) se fusionan para formar un cigoto. Compárese con *reproducción asexual*.

reptiles Clase de vertebrados que se caracterizan por una piel seca con escamas córneas y adaptaciones para la reproducción terrestre; incluye tortugas, serpientes y lagartos; los reptiles son un grupo parafilético.

resina Sustancia orgánica viscosa que determinadas plantas producen y secretan en conductos especializados; puede participar en la protección frente a organismos patógenos o a insectos herbívoros.

resistencia a la insulina Véase *diabetes mellitus*.

resistencia ambiental Condiciones ambientales desfavorables, como superpoblación, que impiden que los organismos se reproduzcan indefinidamente a su velocidad intrínseca de crecimiento.

resistencia sistémica adquirida Respuesta defensiva en plantas infectadas que ayuda a combatir la infección y a estimular la cicatrización de heridas.

resolución Véase *poder de resolución*.

respiración (1) La respiración celular es el proceso por el cual las células generan ATP mediante una serie de reacciones redox. En la respiración aerobia, el aceptor final de electrones es el oxígeno molecular; en la anaerobia, el aceptor final es una molécula inorgánica distinta del oxígeno. (2) La respiración a nivel orgánico es el proceso del intercambio gaseoso entre un animal complejo y su entorno, generalmente a través de una superficie respiratoria especializada como pulmones o branquias.

respiración aeróbica Véase *respiración*.

respiración anaeróbica Véase *respiración*.

respiración celular Véase *respiración*.

respiración orgánica Véase *respiración*.

respuesta inflamatoria Respuesta de los tejidos del organismo a una lesión o infección, caracterizada clínicamente por calor, hinchazón, enrojecimiento y dolor, y fisiológicamente por un aumento de la dilatación de los vasos sanguíneos y un aumento de la fagocitosis.

respuesta inmunitaria Proceso de reconocimiento de macromoléculas extrañas y de preparación de una respuesta que pretende eliminar esta molécula. Véanse *respuestas inmunitarias específicas* y *no específicas*; *respuestas inmunitarias primaria* y *secundaria*.

respuesta inmunitaria primaria Respuesta del sistema inmunitario a la primera exposición a un antígeno. Compárese con *respuesta inmunitaria secundaria*.

respuesta inmunitaria secundaria Producción rápida de anticuerpos inducida por una segunda exposición a un antígeno varios días, semanas o incluso meses después de la exposición inicial. Compárese con *respuesta inmunitaria primaria*.

respuestas inmunitarias adaptativas Véase *respuesta inmunitaria específica*.

respuestas inmunitarias adquiridas Véase *respuesta inmunitaria específica*.

respuestas inmunitarias específicas Mecanismos de defensa que se dirigen contra macromoléculas específicas asociadas con un patógeno. Incluyen la inmunidad mediada por células y la inmunidad mediada por anticuerpos. También se conocen como *respuestas inmunitarias adaptativas.*

respuestas inmunitarias innatas Véase *respuestas inmunitarias no específicas*.

respuestas inmunitarias no específicas Mecanismos como las barreras físicas (p. ej., la piel) y la fagocitosis que proporciona una protección inmediata y general frente a patógenos. También denominada *inmunidad innata.* Compárese con *respuestas inmunitarias específicas*.

retículo endoplásmico (RE) Red interconectada de membranas internas de las células eucariontes que encierra un compartimento, la luz o lumen del RE. El RE rugoso tiene ribosomas adheridos a la superficie citosólica; el RE liso, lugar de biosíntesis de lípidos, carece de ribosomas.

retículo sarcoplásmico Sistema de vesículas de una célula muscular que rodea las miofibrillas y libera calcio en la contracción muscular; una modificación del retículo endoplásmico.

retina La capa más interna de las tres del globo ocular (retina, coroides y esclerótica), que se continúa con el nervio óptico; contiene las células fotosensibles bastones y conos.

retrovirus Virus del ARN que emplea la transcriptasa inversa para producir un ADN intermedio, conocido como provirus de ADN, en la célula hospedadora. Véase *provirus de ADN*.

ribosa Azúcar de cinco carbonos presente en el ARN y en los trifosfatos de nucleósidos importantes, como el ATP.

ribosomas Orgánulos que forman parte de la maquinaria de síntesis de proteínas tanto de células procariontes como eucariontes; constante de una unidad grande y otra pequeña, formadas cada una de ARN ribosómico (ARNr) y proteínas ribosómicas.

ribozima Molécula de ARN que tiene propiedades catalíticas.

riñón Órgano par de los vertebrados, importante en la excreción de desechos metabólicos y en la osmorregulación.

riqueza de especies Número de especies de una comunidad.

ritmo circadiano Ritmo interno de aproximadamente 24 horas. Véase *relojes biológicos*.

rizarios Subgrupo diverso de células ameboideas que con frecuencia tienen conchas exteriores duras, llamadas testas, a través de las que se extienden proyecciones citoplasmáticas; incluyen foramen, actinópodos y ciertas amebas sin concha.

rizoides Estructura basal que se une a superficies sólidas en algas multicelulares.

rizoma Tallo subterráneo horizontal que tiene hojas y yemas y, a menudo, sirve como órgano de almacenamiento y como medio de reproducción asexual, p. ej., el lirio.

rodopsina Púrpura visual; pigmento fotosensible que se encuentra en los bastoncillos de los ojos de vertebrados; determinadas bacterias emplean una molécula similar para capturar la energía de la luz y producir ATP.

rombencéfalo En las primeras fases del desarrollo embrionario, una de las tres divisiones del encéfalo de los vertebrados en desarrollo; se subdivide para formar el metencéfalo, que da origen al cerebelo y a la protuberancia, y el mielencéfalo, que da lugar a la médula espinal. Compárese con el *prosencéfalo* y el *mesencéfalo*.

rubisco Nombre común de la ribulosa bifosfato carboxilasa oxigenasa, la enzima que cataliza la fijación de dióxido de carbono en el ciclo de Calvin.

sabana Pastizal tropical con árboles dispersos; presente en regiones de bajas precipitaciones, o con precipitaciones estacionales, que se alternan con períodos secos prolongados.

saco embrionario Generación del gametofito femenino en las plantas con flores.

saco vitelino Una de las membranas extraembrionarias; evaginación con forma de saco del tubo digestivo de los embriones de algunos vertebrados (p. ej., las aves) que crece alrededor del vitelo y lo digiere. El saco vitelino de los mamíferos, que carece de vitelo, es el sitio donde se forman las células sanguíneas embrionarias.

sáculo Estructura contenida en el vestíbulo del oído interno de los vertebrados que, junto con el utrículo, aloja los receptores del equilibrio estático.

sal Compuesto iónico consistente en un anión diferente del ion hidróxido, así como en un catión diferente del ion hidrógeno. Se forma por la reacción de una base y un ácido.

salinidad Concentración de sales disueltas (como el cloruro de sodio) en una masa de agua.

sangre Tejido conjuntivo circulante líquido que transporta nutrientes y otras sustancias por el organismo de muchos tipos de animales.

saprobionte Véase *descomponedores*.

saprótrofo Véase *descomponedores.*

sarcolema Membrana plasmática de la célula muscular.

sarcómero Segmento de una célula de músculo estriado entre líneas Z adyacentes que constituyen una unidad de contracción.

secuencia homeótica Secuencia corta de ADN (180 nucleótidos) que caracteriza a muchos genes homeóticos y algunos otros genes que desempeñan una función en el desarrollo.

secuencia líder o guía Secuencia no codificadora de nucleótidos en el ARNm que se transcribe a partir de una región que precede (antes del extremo 5') de la región codificadora.

secuenciación Véase *secuenciación de ADN*.

secuenciación de ADN Procedimiento por el cual se determina la secuencia de nucleótidos del ADN.

sedas Estructuras semejantes a cerdas que ayudan en la locomoción de anélidos.

segmentación en espiral Patrón distintivo en espiral de la producción de blastómeros en un embrión protóstomo joven. Compárese con *segmentación radial*.

segmentación radial Patrón de producción de blastómeros en el que las células se localizan directamente unas arriba o debajo de otras; característica de los primeros embriones deuteróstomos. Compare con *segmentación espiral.*

segregación, principio de Principio genético observado primero por Gregor Mendel, que expresa que dos alelos de un locus se separan en gametos diferentes.

segunda ley de la termodinámica Ley física que establece que la cantidad total de entropía del Universo aumenta de manera continua. Compárese con *primera ley de la termodinámica*.

segundo mensajero Sustancia, p. ej., el AMP cíclico o iones de calcio, que transmite un mensaje de una hormona unida a un receptor de la superficie celular; conduce a algún cambio en la célula.

selección artificial Selección que hace el ser humano de características deseables en plantas y animales y reproducción de sólo aquellos individuos que tienen el rasgo deseado.

selección clonal Activación de linfocitos en la que un antígeno específico provoca la activación, división celular y diferenciación sólo de células que expresan los receptores a los que se une el antígeno.

selección dependiente de la frecuencia Selección en la que la eficacia biológica relativa de genotipos diferentes se relaciona con la frecuencia con que se presentan en la población.

selección direccional Sustitución gradual de un fenotipo por otro, debido a un cambio ambiental que favorece fenotipos de uno de los extremos de la distribución normal. Compárese con *selección estabilizadora* y *selección disruptiva*.

selección disruptiva Tipo especial de selección direccional en la que los cambios en el ambiente favorecen dos o más fenotipos variantes a expensas de la media. Compárese con *selección estabilizadora* y *selección direccional*.

selección estabilizadora Selección natural que actúa contra fenotipos extremos y favorece las variantes intermedias; relacionada con la adaptación de las poblaciones al entorno. Compárese con *selección direccional* y *selección disruptiva*.

selección genética Búsqueda sistemática, en una población, de individuos con un genotipo o cariotipo que podría causar una enfermedad genética grave, en ellos o en su descendencia.

selección K Estrategia reproductiva reconocida por algunos ecólogos, en la que una especie normalmente tiene una talla corporal grande, desarrollo lento y una vida larga y no dedica una gran parte de su energía metabólica a la producción de descendencia. Compárese con la *selección r*.

selección natural Mecanismo de evolución propuesto por Charles Darwin; tendencia de los organismos que poseen adaptaciones favorables a su ambiente a sobrevivir y convertirse en progenitoras de la siguiente generación. La evolución tiene lugar cuando la selección natural provoca cambios en las frecuencias alélicas de una población.

selección por parentesco Tipo de selección natural que favorece el comportamiento altruista con los familiares (parientes), asegurando así que, aunque se reduzcan las posibilidades de un individuo para sobrevivir, algunos de sus genes pueden sobrevivir a través de la reproducción de sus más allegados; aumenta su eficacia biológica inclusiva.

selección *r* Estrategia reproductiva reconocida por algunos ecólogos, en la cual generalmente una especie tiene tamaño corporal pequeño, desarrollo rápido, tiempo de vida corto y dedica una gran proporción de su energía metabólica para producir descendencia. Compárese con *selección K*.

selección sexual Tipo de selección natural que tiene lugar cuando los individuos de una especie varían en su capacidad para competir por los compañeros de apareamiento; los individuos con ventajas reproductivas son seleccionados sobre otros del mismo sexo.

semelparidad Que tiene un único intento reproductivo a lo largo de la vida. Compárese con *iteroparidad*.

semen Líquido compuesto por espermatozoides suspendidos en diversas secreciones glandulares, que se eyacula a través del pene durante el orgasmo.

semilla Cuerpo reproductivo de una planta, compuesto por una planta joven multicelular y tejido nutritivo (reservas de alimento) dentro de una cubierta protectora.

senescencia Proceso de envejecimiento.

sentido de orientación Sentido de la dirección que necesita un animal para viajar en línea recta hasta su destino.

señalización celular Mecanismos de comunicación entre células. Las células se envían señales entre ellas a través de moléculas señalizadoras secretadas o a través de una molécula señalizadora sobre una célula que se combina con un receptor sobre la otra célula. Véase *transducción de señal*.

sépalo Una de las partes más externas de una flor, normalmente de aspecto foliáceo, que protege el capullo floral.

serotonina Neurotransmisor del grupo de aminas biogénicas.

servicios al ecosistema Servicios medioambientales importantes, como aire limpio para respirar, agua limpia para beber y suelo fértil en donde cultivar las cosechas, que proporcionan los ecosistemas.

sésil Permanentemente fijo en un lugar, p. ej., los animales del coral.

SIDA Véase *síndrome de inmunodeficiencia adquirida.*

simbiosis Relación íntima entre dos o más organismos de diferentes especies. Véanse *comensalismo, mutualismo* y *parasitismo*.

símbolo químico Abreviatura de un elemento; generalmente, la primera letra (o primera y segunda letras) del nombre en inglés o en latín.

simetría bilateral Forma corporal en la que las mitades derecha e izquierda son aproximadamente imágenes especulares la una de la otra. Compárese con *simetría radial*.

simetría radial Plano corporal en el que cualquier corte a partir de la boca, a lo largo del cuerpo, divide éste en mitades semejantes. Tienen simetría radial las medusas y otros cnidarios. Compárese con *simetría bilateral*.

simplasto Estructura continua formada por los citoplasmas de muchas células vegetales, conectados de una célula a la siguiente por plasmodesmos. Compárese con *apoplasto*.

sinapis (1) Unión entre dos neuronas o entre una neurona y un efector (músculo o glándula). (2) Proceso de asociación física de cromosomas homólogos durante la profase 1 de la meiosis.

síndrome de Down Enfermedad hereditaria en la que los individuos tienen anomalías en la cara, párpados, lengua y otras partes del cuerpo y están física y mentalmente retrasados; normalmente es el resultado de la trisomía del cromosoma 21.

síndrome de inmunodeficiencia adquirida (SIDA) Enfermedad grave, potencialmente mortal, causada por el virus de la inmunodeficiencia humana (VIH).

síndrome de Klinefelter Trastorno hereditario en el cual el individuo afectado es un varón estéril con cariotipo XXY.

síndrome de Turner Trastorno hereditario en el que las células sólo tienen un cromosoma sexual (un cromosoma X); el cariotipo se designa XO; los individuos afectados son mujeres estériles.

síndrome del cromosoma X frágil Trastorno genético humano causado por un sitio frágil cerca del extremo del cromosoma X; sus efectos van desde una leve incapacidad para el aprendizaje hasta un retraso mental grave e hiperactividad.

síndrome del maullido de gato Enfermedad genética humana causada por la pérdida de parte del brazo corto del cromosoma 5 y que se caracteriza por retraso mental, un llanto que se asemeja al maullido de un gato y muerte en la lactancia o infancia temprana.

síntesis moderna Explicación unificada exhaustiva de la evolución basada en la combinación de teorías previas, especialmente de las leyes mendelianas de la genética, con la teoría de la evolución mediante selección natural de Darwin; también denominada *teoría sintética de la evolución.*

síntesis por condensación Reacción en la que dos monómeros se combinan de forma covalente a través de la eliminación del equivalente a una molécula de agua. Compárese con *hidrólisis*.

sistema abierto Entidad que intercambia energía con su entorno. Compárese con *sistema cerrado*.

sistema activador reticular (SAR) Red difusa de neuronas del tallo encefálico; encargado de mantener la conciencia.

sistema aéreo Parte de una planta que se encuentra sobre el nivel del suelo, como tallos y hojas.

sistema binomial de nomenclatura Sistema para designar a una especie mediante la combinación del nombre del género y un epíteto específico.

sistema cerrado Entidad que no intercambia energía con sus alrededores. Compárese con *sistema abierto*.

sistema circulatorio Sistema del organismo que realiza el transporte interno y lo protege de enfermedades.

sistema circulatorio abierto Tipo de sistema circulatorio en el cual la sangre baña directamente los tejidos; característico de artrópodos y de muchos moluscos. Compárese con *sistema circulatorio cerrado*.

sistema circulatorio cerrado Tipo de sistema circulatorio en el que la sangre fluye por un circuito continuo de vasos sanguíneos; característico de anélidos, cefalópodos y vertebrados. Compárese con *sistema circulatorio abierto*.

sistema de control del ciclo celular Moléculas reguladoras que controlan los sucesos clave del ciclo celular; común a todos los eucariontes.

sistema de intercambio a contracorriente Mecanismo biológico que permite el máximo intercambio entre dos líquidos. Ambos deben fluir en sentidos opuestos y tener un gradiente de concentración entre ellos.

sistema de membranas internas Grupo de estructuras membranosas de las células eucarióticas que interaccionan a través de conexiones directas mediante vesículas; incluye el retículo endoplásmico, la membrana externa de la envoltura nuclear, el complejo de Golgi, los lisosomas y la membrana plasmática; también denominado *sistema endomembranoso.*

sistema de órganos Grupo organizado de tejidos y órganos que funcionan juntos para realizar un conjunto especializado de funciones, p. ej., el sistema digestivo o el sistema circulatorio.

sistema de raíz pivotante Sistema radicular que consiste en una raíz principal prominente, con raíces pequeñas que se ramifican a partir de ella; la raíz pivotante se desarrolla directamente de la radícula embrionaria. Compárese con *sistema radicular fibroso*.

sistema de retroalimentación negativa Sistema regulador en el que un cambio en algún estado estable dispara una respuesta que contraataca, o invierte, el cambio, restableciendo la homeostasis, p. ej., cómo los mamíferos mantienen la temperatura corporal. Compárese con *sistema de retroalimentación positiva*.

sistema de retroalimentación positiva Sistema en el que un cambio en algún estado estable acciona una respuesta que intensifica la condición cambiante. Compárese con *sistema de retroalimentación negativa*.

sistema de tejido dérmico Tejido que forma la cubierta externa de una planta; epidermis o peridermo.

sistema de tejidos vasculares Tejidos especializados para el desplazamiento de sustancias a lo largo de la estructura vegetal, es decir, el xilema y el floema.

sistema de transporte de electrones Serie de reacciones químicas durante las cuales los hidrógenos o sus electrones pasan a lo largo de una cadena de transporte de electrones, desde una molécula aceptora a otra, liberando energía.

sistema endocrino Sistema del organismo que ayuda a regular las actividades metabólicas; consta de glándulas sin conductos y tejidos que secretan hormonas.

sistema endomembranoso Véase *sistema de membranas internas*.

sistema excretor Sistema de los animales para la osmorregulación y la descarga de desechos metabólicos.

sistema integumentario Cubierta corporal, que incluye la piel y sus uñas, glándulas, pelo y otras estructuras asociadas.

sistema límbico En los vertebrados, un sistema de acción del encéfalo. En seres humanos, participa en respuestas emocionales, motivación, actividades autónomas y reacción sexual.

sistema linfático Subsistema del sistema cardiovascular; devuelve a la circulación el exceso de líquido intersticial (linfa); defiende al organismo frente a organismos patógenos.

sistema nervioso autónomo Parte del sistema nervioso periférico que controla las funciones viscerales del organismo, p. ej., regula el músculo liso, el músculo cardíaco y las glándulas. Se divide en sistema nervioso simpático y parasimpático. Compárese con *sistema nervioso somático*.

sistema nervioso central (SNC) En vertebrados, encéfalo y médula espinal. Compárese con *sistema nervioso periférico*.

sistema nervioso parasimpático División del sistemas nervioso autónomo relacionada con el control de los órganos internos; participa en la conservación o reposición de energía. Compárese con *sistema nervioso simpático*.

sistema nervioso periférico (SNP) En vertebrados, nervios y receptores que se localizan fuera del sistema nervioso central. Compárese con el *sistema nervioso central (SNC)*.

sistema nervioso simpático División del sistema nervioso autónomo; su efecto general es movilizar energía, especialmente durante las situaciones de estrés; prepara al cuerpo para la reacción de ataque o huida. Compárese con *sistema nervioso parasimpático*.

sistema nervioso somático Parte del sistema nervioso periférico de los vertebrados que ajusta las condiciones del organismo con el medio ambiente externo; incluye los receptores sensoriales de la superficie corporal y del interior de los músculos, así como los nervios que los unen al sistema nervioso central. Compárese con *sistema nervioso autónomo.*

sistema portal hepático Porción del sistema circulatorio que transporta sangre del intestino al hígado.

sistema radicular Parte subterránea de una planta, que la sujeta al suelo y absorbe agua y minerales disueltos.

sistema radicular fibroso Sistema radicular que consiste en varias raíces adventicias de tamaño aproximadamente igual que surge desde la base del tallo. Compárese con *sistema de raíz pivotante*.

sistema urinario Sistema orgánico de vertebrados que está compuesto de riñones, vejiga urinaria y conductos asociados.

sistema vascular de agua Sistema hidráulico sin igual en equinodermos; funciona en locomoción y alimentación.

sistemas de tejidos fundamentales Todos los tejidos del cuerpo de la planta excepto el sistema de tejidos dérmicos y el sistema de tejidos vasculares; formado por parénquima, colénquima y esclerénquima.

sistemática Ciencia que estudia la diversidad de organismos y sus relaciones evolutivas. La taxonomía es un aspecto de la sistemática. Véase *taxonomía*.

sistemática evolutiva Método de clasificación que considera tanto las relaciones evolutivas como el grado de divergencia que se ha producido desde que un grupo se separó de un grupo ancestral. Compárese con *cladística* y *fenética*.

sistemática filogenética Véase *cladística*.

sístole Fase del ciclo cardíaco en la que el corazón se contrae. Compárese con *diástole*.

sitio activo Región específica de una enzima (generalmente cerca de la superficie) que acepta uno o más sustratos y que cataliza una reacción química. Compárese con *sitio alostérico.*

sitio alostérico Sitio de una enzima que no es el sitio activo al cual se une una sustancia activa, cambiando de este modo la conformación y actividad de la enzima. Compárese con *sitio activo.*

sitio frágil Punto débil en una localización específica de un cromosoma donde parte de una cromátida aparece unida al resto del cromosoma por una delgada hebra de ADN.

sitio operador Una de las regiones de control de un operón; el segmento de ADN al que se une un represor, inhibiendo la transcripción de los genes estructurales adyacentes al operón.

sobrepoblación de consumo Situación en la que cada individuo en una población humana consume una parte demasiado grande de recursos; resulta en contaminación, degradación ambiental y en agotamiento de recursos. Compárese con *superpoblación humana*.

sociobiología Rama de la biología que se concentra en la evolución del comportamiento social a través de la selección natural.

solución ácida Solución en la que la concentración de iones de hidrógeno $[H^+]$ excede a la concentración de iones de hidróxido $[OH^-]$. Una solución ácida tiene un pH inferior a 7. Compárese con *solución básica* y *solución neutra*.

solución básica Solución en la que la concentraciones de iones hidróxido $[OH^-]$ excede la concentración de iones hidrógeno $[H^+]$. Una solución básica tiene un pH superior a 7. Compárese con *solución ácida* y *solución neutra*.

solución neutra Solución con pH 7; tiene concentraciones similares de iones hidrógeno $[H^+]$ y de iones hidróxido $[OH^-]$. Compárese con *solución ácida* y *solución básica*.

soluto Sustancia disuelta. Compárese con *solvente*.

solvente Sustancia capaz de disolver otras sustancias. Compárese con *soluto*.

somatomedinas Véase *factores de crecimiento similares a la insulina*.

somatotropina Véase *hormona del crecimiento.*

sombra de lluvia Región con muy bajas precipitaciones que se encuentra en una zona de sotavento de una cordillera.

somitos Serie de bloques pares de mesodermo que se desarrollan a cada lado del notocordio en cefalocordados y vertebrados. Los somitos definen la segmentación del embrión y, en vertebrados, dan lugar a vértebras, costillas y determinados músculos esqueléticos.

sonda genética de ADN Fragmento de ADN de una sola cadena y marcado, que se emplea para detectar un gen de interés en un experimento de hibridación.

sonograma Véase *imagen de ultrasonido*.

soplo En un cromosoma politénico, es una región descondensada que es un sitio de intensa síntesis de ARN.

soredio En líquenes, tipo de estructura reproductora asexual que consta de un grupo de células de algas rodeadas por hifas del hongo.

soro En los helechos, grupo de esporangios productores de esporas.

sucesión Secuencia de cambios en la composición de especies de una comunidad a lo largo del tiempo. Véanse *sucesión primaria* y *sucesión secundaria*.

sucesión ecológica Véase *sucesión*.

sucesión primaria Sucesión ecológica que ocurre en un terreno que antes no había estado habitado por plantas; inicialmente no hay suelo. Véase *sucesión*. Compárese con *sucesión secundaria*.

sucesión secundaria Sucesión ecológica que tiene lugar después de que una perturbación destruya la vegetación existente; ya hay suelo presente. Compárese con *sucesión primaria*.

suma Proceso que agrupa los potenciales excitatorios postsinápticos (PEPS).

sobrepoblación humana Situación en la que hay demasiadas personas en una zona geográfica determinada; provoca contaminación, degradación ambiental y agotamiento de recursos. Compárese con *sobrepoblación de consumo*.

sobrevivencia Probabilidad de que un individuo determinado en una población o cohorte sobreviva a una edad en particular; habitualmente, se representa como una curva de sobrevivencia.

surco central Ranura o depresión presente en la superficie del encéfalo, que separa las circunvoluciones.

surco de escisión Región constreñida del citoplasma que se forma y se hace progresivamente más profunda durante la citocinesis de las células animales, separando así las dos células hijas.

suspensorio En el desarrollo embrionario de plantas, estructura multicelular que sujeta el embrión y ayuda a la absorción de nutrientes del endospermo.

sustancia intercelular En tejidos conjuntivos, la combinación de la matriz y las fibras en que las células están inmersas.

sustancia P Neurotransmisor peptídico liberado por determinadas neuronas sensitivas en las vías del dolor; envía señales al encéfalo relacionadas con estímulos de dolor; también estimula otras estructuras, como el músculo liso del tubo digestivo.

sustentabilidad ambiental Capacidad de satisfacer las necesidades presentes de la humanidad sin comprometer la capacidad de generaciones futuras para satisfacer sus necesidades.

sustentabilidad Véase *sustentabilidad ambiental*.

sustrato Sustancia sobre la cual actúa una enzima; reactivo en una reacción catalizada por una enzima.

tabique o septo Pared o separación transversal, p. ej., las paredes que dividen una hifa en células.

tabla de vida Tabla que muestra los datos de mortalidad y sobrevivencia por edades de una población o cohorte.

taiga Véase *bosque boreal*.

tálamo Parte del encéfalo de los vertebrados que actúa como principal centro de conmutación, transmitiendo información entre la médula espinal y el cerebro.

talo Cuerpo simple de un alga, un hongo o una planta no vascular, que carece de raíz, tallos u hojas, p. ej., el talo de hepáticas o líquenes.

tasa de crecimiento Tasa de cambio del tamaño de una población en base *per cápita*.

tasa de fecundidad total Número promedio de niños nacidos de una mujer durante toda su vida.

tasa de mortalidad infantil Número de bebés muertos por cada 1000 nacimientos vivos (un niño es un bebé durante sus primeros dos años de edad).

tasa intrínseca de incremento ($r_{máx}$) Tasa máxima teórica de incremento en el tamaño de la población que tiene lugar en condiciones ambientales óptimas. También denominada *potencial biótico.*

tasa metabólica Producción de energía utilizada de un organismo por unidad de tiempo. Véase *tasa metabólica basal (TMB)*.

tasa metabólica basal (TMB) Cantidad de energía consumida por el organismo en condiciones de reposo, cuando no se digiere alimento ni se realiza trabajo muscular voluntario.

taxón Grupo taxonómico formal a cualquier nivel, p. ej., filo o división, o género.

taxones hermanos Grupos de organismos que comparten, con otros de otro taxón, un ancestro común más reciente que cualquier otro grupo mostrado en un cladograma.

taxonomía Ciencia que da nombre, describe y clasifica a los organismos; véase *sistemática*.

técnica de parche de sujeción Método que permite a los investigadores estudiar los canales iónicos de una zona pequeña de la membrana, mediante el sellado hermético de una micropipeta al parche y midiendo el flujo de iones a través de los canales.

tejido Grupo de células similares estrechamente asociadas que actúan en conjunto para realizar una función específica.

tejido adiposo Tejido en el que se almacena grasa.

tejido conjuntivo Tejido animal que consta principalmente de sustancia intercelular (fibras dispersas en una matriz) en la que las células se encuentran inmersas, por ejemplo, el hueso.

tejido conjuntivo denso Tipo de tejido rico en fibras de colágeno que puede ser irregular, como la dermis de la piel, o regular, como los tendones.

tejido conjuntivo laxo Tipo de tejido ampliamente distribuido en el organismo; está compuesto de fibras que atraviesan una matriz semifluida.

tejido epitelial Tipo de tejido animal que cubre las superficies corporales, reviste las cavidades corporales y forma glándulas; también denominado *epitelio*.

tejido nervioso Tipo de tejido animal especializado para la transmisión de señales eléctricas y químicas.

tejido óseo Tejido esquelético principal de los vertebrados; tipo de tejido conjuntivo.

telencéfalo Véase *prosencéfalo*.

telofase Última fase de la mitosis y de la meiosis I y II, en la que los cromosomas, que han alcanzado los polos, se condensan y se forma una membrana nuclear alrededor de cada grupo.

telomerasa Enzima especial de la replicación de ADN que puede alargar el ADN telomérico, añadiendo secuencias repetitivas de nucleótidos a los extremos de los cromosomas eucarióticos; presente típicamente en células que se dividen un número ilimitado de veces.

telómeros Extremos protectores de los cromosomas que consisten en secuencias de ADN cortas, simples y no codificadoras que se repiten muchas veces.

temperatura Energía cinética promedio de las partículas de una muestra de una sustancia.

tendón Estructura de tejido conjuntivo que une dos músculos o un músculo y un hueso. Los tendones transmiten la fuerza generada por un músculo.

tensión superficial Atracción que ejercen unas moléculas sobre otras en la superficie de un líquido.

teoría Explicación ampliamente aceptada, apoyada por gran cantidad de observaciones y experimentos. Una buena teoría relaciona hechos que parecen no estar relacionados, predice nuevos hechos y sugiere nuevas relaciones. Compárese con *hipótesis*.

teoría celular Teoría que sostiene que la célula es la unidad básica de la vida, de la cual están formados todos los organismos vivos y que todas las células provienen de células preexistentes.

teoría cromosómica de la herencia Principio básico en biología que establece que la herencia se puede explicar suponiendo que los genes se ordenan linealmente en localizaciones específicas a lo largo del cromosoma.

terapia génica Cualquiera de los métodos diseñados para corregir una enfermedad o aliviar sus síntomas a través de la introducción de genes en las células de la persona afectada.

terápsidos Grupo de reptiles parecidos a mamíferos del período Pérmico; dieron origen a los mamíferos.

teratógeno Cualquier agente capaz de interferir con la morfogénesis normal de un embrión, causándole malformaciones; son ejemplos, la radiación y determinados agentes químicos e infecciones.

terminación (de la síntesis proteínica) Etapa final de la síntesis proteínica que ocurre cuando se llega a un codón de terminación, lo que causa que la cadena polipeptídica completada se libere del ribosoma. Véanse *iniciación* y *elongación*.

termoclina Transición térmica pronunciada y abrupta en los lagos de regiones templadas entre el agua superficial cálida y el agua fría más profunda. Véase *estratificación térmica*.

termodinámica Principios que rigen la transferencia de energía (con frecuencia expresada en términos de transferencia de calor). Véanse *primera ley de la termodinámica* y *segunda ley de la termodinámica*.

termorreceptor Receptor sensitivo que responde al calor.

territorialidad Patrón de comportamiento en el que un organismo (generalmente un macho) se apropia de un territorio y lo defiende contra intrusiones de otros miembros de la misma especie y sexo.

testa Concha.

testículo En seres humanos y algunos otros mamíferos, gónada masculina que produce los espermatozoides y la hormona masculina testosterona; los testículos se localizan en el escroto.

testosterona Principal hormona sexual masculina (andrógeno); hormona esteroide producida por las células intersticiales de los testículos; estimula la espermatogénesis y origina las características sexuales primarias y secundarias del macho.

tétrada Complejo cromosómico formado por la sinapsis de un par de cromosomas homólogos (es decir, cuatro cromátidas) durante la profase I meiótica; también conocida como *bivalente*.

tetrápodos Vertebrados con cuatro extremidades: anfibios, reptiles, aves y mamíferos.

tiempo de duplicación Tiempo que necesita una población para duplicar su tamaño, suponiendo que la tasa actual de incremento no varíe. El tiempo de duplicación puede calcularse dividiendo 70 entre la tasa de incremento (porcentaje de aumento por unidad de tiempo).

tigmomorfogénesis Alteración del crecimiento de plantas en respuesta a estímulos mecánicos, como el viento, lluvia, granizo y contacto con los animales que pasan.

tigmotropismo Crecimiento de las plantas en respuesta al contacto con un objeto sólido, como el enrollamiento de zarcillos.

tilacoides Sistema interconectado de estructuras membranosas aplanadas (cisternas) que se encuentran dentro del cloroplasto.

timina Base pirimidínica nitrogenada que se encuentra en el ADN.

tipo silvestre Forma fenotípicamente normal (la que se encuentra en la naturaleza) de un gen u organismo.

tirosina quinasa Enzima que fosforila las partes de tirosina de las proteínas.

tolerancia Reducción de la respuesta a un fármaco con el tiempo.

tonoplasto Membrana que rodea a una vacuola.

topoisomerasas Enzimas que liberan las tensiones de la molécula de ADN, rompiendo y volviendo a unir las cadenas.

torpor Estado de conservación de la energía de baja tasa metabólica e inactividad. Véanse *estivación* e *hibernación*.

torsión Enrollamiento de la masa visceral característico de moluscos gasterópodos.

totipotente Término que describe una célula o núcleo que contiene las instrucciones genéticas completas, necesarias para dirigir el desarrollo normal de un organismo completo.

trabajo Cualquier cambio en el estado o movimiento de materia.

tracto Fascículo de fibras nerviosas dentro del sistema nervioso central.

transcripción Síntesis del ARN a partir de un molde de ADN.

transcriptasa inversa Enzima producida por retrovirus que cataliza la producción de ADN utilizando ARN como molde.

transducción (1) Transferencia de un fragmento genético de una célula a otra, p. ej., de una bacteria a otra mediante un virus. (2) En el sistema nervioso, conversión de energía de un estímulo en señales eléctricas.

transducción de señal Proceso por el cual la célula convierte y amplifica una señal extracelular en una señal intracelular que afecta a alguna función en la célula. Véase también *señalización celular*.

transferencia de embriones Véase *madre anfitriona.*

transferencia de tipo Northern Técnica en la que los fragmentos de ADN, previamente separados mediante electroforesis en gel, se transfieren a una membrana de nitrocelulosa o de nailon y se detectan mediante radiografía o quimioluminiscencia. Compárese con *transferencia de tipo Southern* y *transferencia de tipo Western*.

transferencia de tipo Western Técnica en la que las proteínas, previamente separadas por electroforesis en gel, se transfieren a papel. Normalmente se utiliza un anticuerpo específico marcado para resaltar la localización de una proteína en especial. Compárese con *transferencia de tipo Southern* y *transferencia de tipo Northern*.

transferencia tipo *Southern* Técnica en la que los fragmentos de ADN, previamente separados mediante electroforesis en gel, se transfieren a una membrana de nitrocelulosa o de nailon y se detectan mediante

radiografía o quimioluminiscencia. Compárese con *transferencia de tipo Northern o transferencia de tipo Western*.

transformación (1) Incorporación de material genético a una célula, cambiando así su fenotipo. (2) Conversión de una célula normal en célula cancerosa (denominada transformación maligna).

transformación maligna Véase *transformación*.

translación Conversión de información proporcionada por el ARNm hacia una secuencia específica de aminoácidos en una cadena polipeptídica; el proceso también requiere ARN de transferencia y ribosomas.

translocación (1) Movimiento de materiales orgánicos (alimentos disueltos) en el floema de una planta. (2) Anomalía cromosómica en la que una parte de un cromosoma se ha unido a otro. (3) Parte del ciclo de elongación de la síntesis de proteínas en la que un ARN de transferencia, unido a la cadena polipetídica en crecimiento, se transfiere del sitio A al sitio P.

transmisión independiente, principio de Principio genético, observado primero por Gregor Mendel, que expresas que los alelos de los *loci* no ligados se distribuyen al azar en los gametos.

transmisión nerviosa Conducción de un impulso nervioso a lo largo de una neurona o de una neurona a otra.

transpiración Pérdida de vapor de agua por las superficies aéreas de una planta (hojas y tallos).

transporte activo Transporte de una sustancia a través de una membrana que no depende de la energía potencial de un gradiente de concentración, por lo que requiere una fuente de energía adicional (a menudo ATP); incluye el transporte activo mediado por portador, endocitosis y exocitosis. Compárese con *difusión* y *difusión facilitada*.

transporte activo mediado por portador Transporte de una sustancia a través de una membrana desde una región de concentración baja a una región de concentración alta; requiere tanto una proteína transportadora con un sitio de unión para una sustancia específica como una fuente de energía (normalmente ATP).

transporte electrónico cíclico En la fotosíntesis, el flujo cíclico de electrones a través del fotosistema I; el ATP se forma por quimiósmosis, pero no hay fotólisis de agua y no se produce O_2 ni NADPH. Compárese con *transporte electrónico no cíclico*.

transporte electrónico no cíclico En fotosíntesis, flujo lineal de electrones, producido por la fotólisis del agua, a través de los fotosistemas II y I; da lugar a la formación de ATP (mediante quimiósmosis), NADPH, y O_2. Compárese con *transporte electrónico cíclico*.

transporte mediado por portador Cualquier forma de transporte a través de una membrana que utiliza una proteína de transporte limitada por una membrana, con un sitio de enlace para una sustancia específica; incluye difusión facilitada y transporte activo mediado por portador.

transporte tubular máximo (Tm) Rapidez máxima a la cual puede reabsorberse una sustancia desde los túbulos renales.

transposón Segmento de ADN capaz de desplazarse de un cromosoma a otro o a distintos sitios dentro del mismo cromosoma; también denominado *elemento genético móvil*.

tráquea (1) Vía aérea torácica principal de vertebrados terrestres. (2) Uno de los conductos aéreos microscópicos (tubos traqueales) que se ramifican por todo el cuerpo de la mayoría de los artrópodos terrestres y de algunos moluscos terrestres.

traqueida Tipo de célula conductora de agua y de sostén que se encuentra en el xilema de las plantas vasculares.

triacilglicerol Principal lípido de reserva de los organismos, compuesto de un glicerol combinado de forma química con tres ácidos grasos; también llamado *triglicérido*. Compárese con *monoacilglicerol* y *diacilglicerol*.

tricoma Pelo u otro apéndice que crece a partir de la epidermis de una planta.

trifosfato de guanosina (GTP) Molécula de transferencia de energía similar al ATP que libera energía libre con la hidrólisis de su grupo terminal de fosfato.

trifosfato de nucleósido Molécula formada por una base nitrogenosa, un azúcar pentosa y tres grupos de fosfato, p. ej., trifosfato de adenosina.

triglicérido Véase *triacilglicerol*.

triosa Molécula de azúcar que contiene tres carbonos.

triplete Secuencia de tres nucleótidos que constituye la unidad básica de información genética.

trisomía Tipo de aneuploidia en el que un individuo tiene dos copias de cada cromosoma, excepto por una que está presente por triplicado; se designa como $2n + 1$. Compárese con *monosomía* y *disomía*.

trofoblasto Capa externa de células de un blastocisto tardío, que en mamíferos placentarios da origen al corion y a la contribución fetal a la placenta.

trombocitos Véase *plaquetas*.

trompa de Eustaquio Conducto auditivo que pasa entre la cavidad del oído medio y la faringe en vertebrados; permite el equilibrio de la presión en el tímpano.

trompa de Falopio Véase *oviducto*.

tropismo En plantas, respuesta de crecimiento direccional provocada por un estímulo ambiental.

tropomiosina Proteína muscular implicada en la regulación de la contracción.

tubérculo Extremo engrosado de un rizoma, que es carnoso y expandido para almacenar alimento, por ejemplo la patata blanca.

tubo neural Estructura longitudinal hueca del embrión al comienzo del desarrollo de los vertebrados que da origen al encéfalo y a la médula espinal. Se forma a partir de la placa neural, una región plana engrosada del ectodermo que se arrolla y hunde bajo la superficie.

tubo polínico En gimnospermas y plantas con flores, conducto o extensión que se forma tras la germinación del grano de polen y a través del cual pasan los gametos masculinos (células espermáticas) hacia el óvulo.

tubo uterino Véase *oviducto*.

tubos traqueales Véase *tráquea*.

túbulo contorneado distal Parte del tubo renal que se extiende desde el asa de Henle al túbulo colector. Compárese con *túbulo contorneado proximal*.

túbulo contorneado proximal Parte del túbulo renal que se extiende desde la cápsula de Bowman hasta el asa de Henle. Compárese con el *túbulo contorneado distal*.

túbulos de Malpighi Órganos excretores de muchos artrópodos.

túbulos seminíferos Túbulos enrollados en los testículos, en los que tiene lugar la espermatogénesis en los machos vertebrados.

túbulos T Túbulos transversos; sistema de invaginaciones de la membrana plasmática de las fibras musculares.

túbulos transversos Véase *túbulos T*.

tumor Masa de tejido que crece de una manera incontrolada; neoplasia.

tundra Bioma carente de árboles, situado entre la taiga al sur y el casquete polar al norte, que consiste en planicies turbosas cubiertas con líquenes y plantas pequeñas. También denominada *tundra ártica*. Compárese con *tundra alpina*.

tundra alpina Ecosistema localizado en las elevaciones más altas de las montañas, por encima de la línea de árboles y por debajo de la línea de nieve. Compárese con *tundra*.

tundra ártica Véase *tundra*.

tunicados Cordados que pertenecen al subfilo Urochordata; ascidias.

ultraestructura Detalle fino de una célula, por lo general sólo observable mediante un microscopio electrónico.

umbela ARNm Nucleótido poco común, metilguanilato 7, que se suma al extremo 5' de un ARN mensajero eucariota. Las umbelas hacen posible que los ribosomas eucariotas se unan al ARNm.

unicontos Uno de dos clados principales de todos los eucariontes que tenía un ancestro común con un solo flagelo posterior. Compárese con *bicontos*.

unidad motora Todas las fibras del músculo esquelético que son estimuladas por una única neurona motora.

unidades de isopreno Monómeros de hidrocarburos de cinco carbonos que componen algunos lípidos como carotenoides y esteroides.

unión adherente Tipo de unión de anclaje entre células; pone en contacto células epiteliales.

unión de hendidura Estructura que consiste en regiones especializadas de la membrana plasmática de dos células adyacentes; contiene numerosos poros que permiten el paso entre ellos de moléculas pequeñas y de iones.

uniones estrechas Estructuras especializadas que se forman entre algunas células animales y que producen un sello hermético que evita que pasen sustancias a través de los espacios intercelulares.

uracilo Base nitrogenada pirimidínica que se encuentra en el ARN.

urea Principal producto nitrogenado de excreción de los mamíferos; uno de los productos finales hidrosolubles del metabolismo de proteínas.

uréter Una de las estructuras tubulares pares que conducen la orina del riñón a la vejiga.

uretra Tubo que conduce la orina de la vejiga al exterior del cuerpo.

urocordados Subfilo de los cordados; incluye a los tunicados.

útero Órgano muscular hueco del aparato reproductor femenino en el cual se desarrolla el feto.

utrículo Estructura situada en el vestíbulo del oído interno de los mamíferos que, junto con el sáculo, alberga los receptores de equilibrio estático.

vacuna Antígeno debilitado o muerto, producido comercialmente, asociado con una enfermedad en particular, que estimula la producción de anticuerpos en un organismo.

vacuola Saco membranoso lleno de líquido contenido en el citoplasma; participa en el almacenamiento, digestión o eliminación de agua.

vacuola contráctil Orgánulo rodeado de una membrana presente en ciertos protistas de agua dulce, como el *Paramecium*; parece que tiene una función osmorreguladora.

vagina Tubo muscular elástico que se extiende desde el cuello uterino hasta un orificio de salida, que recibe al pene durante la relación sexual y sirve como canal para el parto.

vaina de mielina Materia oleosa blanca que forma una vaina alrededor de los axones de determinadas células nerviosas que, en consecuencia, se denominan *fibras mielinizadas*.

valor predeterminado Condición normal mantenida por mecanismos homeostáticos.

válvula auriculoventricular (AV) (del corazón) Válvula entre cada aurícula y su ventrículo que evita el retroceso de la sangre. La válvula AV derecha es la válvula tricúspide; la válvula AV izquierda es la válvula mitral.

válvula mitral Véase *válvula auriculoventricular*.

válvula tricúspide Véase *válvula auriculoventricular*.

válvulas semilunares Válvulas situadas entre los ventrículos cardíacos y las arterias que conducen la sangre desde el corazón; válvulas aórtica y pulmonar.

variación neutra Variación que no parece conferir ventajas o desventajas selectivas al organismo.

variaciones de número de copia (VNC) Variación genética entre individuos de una población medida por segmentos de ADN que se han ganado o perdido, en comparación con un genoma de referencia.

vasoconstricción Reducción del diámetro de los vasos sanguíneos.

vasodilatación Expansión del diámetro de vasos sanguíneos.

vector (1) Cualquier portador o medio de transferencia. (2) Agente, como un plásmido o virus, que transfiere información genética. (3) Agente que transfiere un parásito de un hospedador a otro.

vector de clonación cósmido Vector de clonación con características tanto de bacteriófagos como de plásmidos y con la capacidad de llevar grandes segmentos de ADN.

vejiga natatoria Órgano hidrostático de los peces óseos, que les permite ascender o descender a la profundidad deseada.

vejiga urinaria Órgano que recibe la orina de los uréteres y la almacena temporalmente.

vellosidad Diminuta proyección alargada y multicelular de la superficie de una membrana epitelial, por ejemplo, las vellosidades de la mucosa del intestino delgado.

vena (1) Vaso sanguíneo que transporta sangre desde los tejidos hacia una de las cámaras del corazón (compárese con *arteria*). (2) Una rama del tejido vascular que es parte de la red de tejido conductor en una hoja.

vena central Vena principal o central de una hoja.

ventaja heterocigótica Un fenómeno en el que la condición de heterocigosis confiere ciertas ventajas especiales a un individuo sobre la condición de homocigosis (es decir, Aa tiene un mayor grado de adaptabilidad que AA o aa).

ventilación Proceso de desplazamiento activo de aire o agua sobre una superficie respiratoria.

ventral Hacia la superficie más interior o el vientre de un animal. Compárese con *dorsal*.

ventrículo (1) Cavidad de un órgano. (2) Una de las diversas cavidades del encéfalo. (3) Una de las cámaras del corazón que recibe la sangre de las aurículas.

vertebrados Subfilo de cordados que poseen columna vertebral; incluye peces, anfibios, reptiles, aves y mamíferos.

vesícula Cualquier saco pequeño, en especial un compartimento membranoso esférico pequeño contenido en el citoplasma.

vesícula biliar Pequeño saco donde se almacena la bilis.

vesículas de transporte Pequeñas vesículas citoplásmicas que llevan sustancias de un sistema de membranas a otro.

vesículas secretoras Pequeñas vesículas citoplásmicas que llevan sustancias de un sistema de membranas interno a la membrana plasmática.

vesículas seminales (1) En los mamíferos, sacos glandulares que secretan un componente del semen (líquido seminal). (2) En algunos invertebrados, estructuras que almacenan espermatozoides.

vestigial Rudimentario; remanente evolutivo de una estructura que anteriormente era funcional.

vía metabólica Serie de reacciones químicas en las que el producto de una reacción se convierte en el sustrato de la siguiente reacción.

vibrión Bacteria de forma espiral, parecida a una hélice corta. Compárese con *espirilo, espiroqueta, bacilo* y *coco*.

vida media Período requerido para que un radioisótopo cambie a un material diferente.

vigor del híbrido Superioridad genética de un híbrido F_1 sobre sus progenitores debido a la presencia de heterocigosis para varios *loci* distintos.

vínculo de pareja Relación estable entre animales de sexo opuesto que asegura un comportamiento de cooperación en apareamiento y cría de descendencia.

virion Partícula virus completa que está fuera de una célula.

viroide Partícula infecciosa diminuta, compuesta sólo por ácido nucleico.

virulencia Propiedades que hacen que un agente infeccioso sea patogénico (y a menudo letal) para su hospedador. Compárese con *avirulencia*.

virus Patógeno diminuto, compuesto por una partícula central de ácido nucleico normalmente contenida dentro de una cubierta proteínica y capaz de infectar células vivas; un virus se caracteriza por su dependencia total respecto de un hospedero vivo.

virus de inmunodeficiencia humana (HIV) Retrovirus que causa el SIDA (síndrome de inmunodeficiencia adquirida).

virus moderado Virus que se integra en el ADN del hospedador como un profago.

vísceras Órganos corporales internos, especialmente aquellos situados en las cavidades abdominal y torácica.

vitamina Molécula orgánica compleja, necesaria en cantidades muy pequeñas para un funcionamiento metabólico normal.

vivíparo Que da a luz a individuos vivos, que se han desarrollado dentro de la madre. Compárese con *ovíparos* y *ovovivíparos*.

volumen corriente Volumen de aire que entra y sale de los pulmones con cada respiración normal en reposo.

volumen residual Volumen de aire que permanece en los pulmones al final de una exhalación normal.

volumen sistólico Volumen de sangre bombeado por un ventrículo durante una contracción.

vulva Estructuras genitales externas de la hembra.

xilema Tejido vascular que conduce agua y minerales disueltos en plantas.

yema Brote incipiente que puede dar origen a flores, tallos u hojas. Las yemas están encerradas en escamas germinales.

yema axilar Brote incipiente que puede dar origen a flores, tallos u hojas. Las yemas están encerradas en escamas germinales.

yema terminal Yema del extremo de un tallo. Compárese con *yema axilar*.

zarcillo Hoja o tallo modificado para sostenerse o fijarse a otros objetos.

zona adaptativa Nueva oportunidad ecológica que no fue explotada por un organismo ancestral; utilizada por los biólogos evolutivos para explicar las vías ecológicas por las que evolucionan diferentes taxones.

zona de hibridación Área de solapamiento entre dos poblaciones, subespecies o especies muy relacionadas en la que tiene lugar entrecruzamiento.

zona eufótica Límites superiores del océano en los que penetra suficiente luz para realizar la fotosíntesis.

zona intermareal Zona costera marina entre la marca de marea alta y la de marea baja.

zona limnética Zona de aguas abiertas, lejos de la orilla de un lago o estanque, que comprende hasta la profundidad donde penetra la luz. Compárese con *zona litoral* o *zona profunda*.

zona litoral Región de agua somera a lo largo de la orilla de un lago o estanque. Compárese con *zona limnética* y *zona profunda*.

zona pelúcida Cubierta transparente gruesa que rodea la membrana plasmática de un óvulo de mamífero.

zona profunda La zona más profunda de un gran lago, localizada abajo del nivel de penetración de la luz del Sol. Compárese con *zona litoral* y *zona limnética*.

zooplancton Organismos no fotosintéticos presentes en el plancton, p. ej., protozoos, crustáceos diminutos y fases larvarias de muchos animales. Véase *plancton*. Compárese con *fitoplancton*.

zoospora Espora móvil flagelada producida asexualmente por algunas algas, mohos acuáticos y otros protistas.

zooxantelas Dinoflagelados fotosintéticos endosimbioticos que viven dentro de algunos invertebrados marinos; sus relaciones mutualistas con los corales contribuyen a la capacidad formadora de arrecifes de estos últimos.

Índice

booksmedicos.org

Nota
- Los números en cursivas se refieren a ilustraciones.
- Los números de página seguidos por una "t" indican tablas.

2,4-D y 2,4,5-T herbicidas, 808-809
5S ARNr. *Vea* subunidad pequeña de ARNr
16S ARNr. *Vea* subunidad ARNr pequeña

abeja reina, 1139, 1141
abejas
  abejas carpinteras, 429, *429*, *431*
  aguijones en, 670
  características, 663t, 668t
  determinación del sexo en, *252*
  pelos sensoriales en, 788, 924
  plantas polinizadas por, 429, *429*, *431*, 787
  seudocopulación en, 788
  Vea también abejas mieleras
abejas *(Apis mellifera)*, *786*
  comunicación olfatoria en, 1139
  declinación de la población de, en Estados Unidos, 1184, *1185*
  navegación u orientación en, 1136
  selección por parentesco, 1146
  sociedades en, 1141-1142
abejas carpinteras, 429, *429*, *431*
aberturas temporales en el cráneo, 693, 700
abeto blanco *(Abies concolor)*, *585*
abeto de Sitka *(Picea sichensis)*, *1191*
aborto, 1101
  cifra anual a nivel mundial, 1098
  Vea también aborto espontáneo
aborto espontáneo (no provocado), 1101
  de híbridos interespecíficos, 430
  por poliploidía, 352
  riesgo de, por amniocentesis, 362
aborto involuntario. *Vea* aborto espontáneo
abortos terapéuticos, 1101
abscisión de hojas, 594, 738, 742, 811
absorción: de nutrientes, 1013, 1023, 1032
Abu Hureyra (Siria), 478
abulón, 430
Acanthamoeba, 555
Acanthrocirrus retrisrostris (tenia pequeña), *651*
Acanthostega, 691
Acantilados o riscos blancos de Dover, 552
acantodianos, 687, *687*
Acarapis woodi (ácaro traqueal), 1184, *1185*
ácaro del polvo *(Dermatophagoides)*, *665*
ácaro traqueal *(Acarapis woodi)*, 1184, *1185*
ácaros, 663t, 666
  comensalismo y, 1184
  parasitismo en, 1184, *1185*
ácaros rojos (niguas), 666
ácaros varroa, 1184, *1185*
accidente cerebrovascular (ACV/apoplejía, ataque cerebral), 959
acción capilar, 38, *38*
acción por efectores (en la señalización neuronal), 862
acciones reflejas, 889-891, *890*
aceite de gaultería, 818
aceite(s)
  aceite de tiburón, 688
  como moléculas hidrofóbicas o hidrófobas, 38
  Vea también aceite (petróleo); aceites vegetales
aceites de cocina. *Vea* aceites vegetales
aceites vegetales (aceites de cocina), 110, 110-111, 1025
  hidrogenación de, 58, 1025-1026
acelomados, 632, *632*, 648
aceptores de electrones/transportadores de electrones
  en la fotosíntesis, 194-195, *195*, 200
  en la respiración aeróbica, 177-182, 185, 186
  en la respiración anaeróbica, 187
  en las reacciones redox, 161, *161*, 162
aceptores de protones, 40
Acer. *Vea* arces
acervo genético, 11, 15, 412, 424, 430
Acetabularia (copa de vinagre), 86, *86*
  experimentos de regeneración, *86-87*
acetaldehído, 188
acetil CoA (acetil coenzima A), 1025
  en el ciclo del ácido cítrico, 175, 177, *181*
  formación de acetil CoA, *174*, 175, 177
acetilcolina, 872, 873t, 904
  en el reconocimiento de señales de la célula, 139, 141, 148
  en la contracción muscular, 852, *854*
  en la frecuencia cardiaca, 951, *952*
acetilcolinesterasa, 852
acetiltransferasas: en la enfermedad de Huntington, 360
Achillea millefolium (milenrama), 423, *423*
acículas de coníferas (hojas en forma de agujas), 584, *585*
acidez. *Vea* valor(es) de pH
acidificación de océanos, 1204
ácido abscísico, *805*, 811-812, 818
  y apertura/cierre de estomas, 736, 811
  y germinación, 797
ácido araquidónico, 58
ácido butírico, 57
ácido carbónico, 42, 772, 1004
ácido clorhídrico, 40
ácido de baterías: valor del pH, *41*
ácido desoxirribonucleico. *Vea* ADN
ácido fólico, 168, *168*
ácido galacturónico, 714
ácido α-galactonúrico, 714
ácido gamma-aminobutírico. *Vea* GABA
ácido homogentísico, 283
ácido indoleacético (AIA), 807, 808
ácido jasmónico, 817-818
ácido láctico (lactato)
  acumulación en las células del músculo esquelético (miocitos), 189, 855
  y pH sanguíneo, 1003
ácido linoleico, 57, *57*, 58
ácido naftalenoacético, 808
ácido oleico, 57, *57*
ácido palmítico, 57, *57*
ácido pantoténico, 1027t
ácido para-aminobenzoico (PABA), 168, *168*
ácido ribonucleico. *Vea* ARN
ácido salicílico, 818
ácido úrico, 1035, *1036*, 1038
  excreciones de, 700, 1038, 1039
acidófilos, 528t
ácidos, 40-42, 43
  bases mezcladas con, 42
  disociación de, 40
  Vea también aminoácidos; ácidos grasos; ácidos nucleicos
ácidos grasos, 57-58, *57*, *58*
  como moléculas hidrófobas, 38, 56
  digestión de grasas/lípidos a, 1022, 1022t
  enlace éster al glicerol, 57, *57*, 525-526
  esenciales, 1025
  fragmentación o descomposición de, 94
  hormonas derivadas de, 1054, *1055*
  reensamble de, 1023
  rendimiento energético de , 187
ácidos grasos esenciales, 1025
ácidos grasos monoinsaturados, 57, *57*, 1025
ácidos grasos no saturados, 57-58, *57*, 110-111
ácidos grasos omega-3, 1025, 1026
ácidos grasos poliinsaturados, 57, *57*, 110-111, 1025
ácidos grasos saturados, 57, *57*, 58
ácidos grasos trans, 58, 1025-1026
ácidos nucleicos, 68-69, 70t, 265
  constituyentes, 50-51, 68
  en virus, 502
  enlaces en. *Vea* enlaces fosfodiéster
  función de, 70t
  Vea también ADN; ARN
acidosis, respiratoria, 1004
aclimatación a cambios estacionales, 837
Acoelomorpha (filo), 648
acomodación de visión, 929, *930*
acondroplasia: causa de, 353
acoplamiento de energía. *Vea* acoplamiento de reacciones
acoplamiento de reacciones (acoplamiento de energía), 158-159, 160
  enzimas en, 166
  quimiósmosis y la cadena de transporte de electrones , 184
acoplamiento (fijación) de virus a las células, 505, *506*, 507-508
acromegalia, 1066
Acropora (coral cuerno de alce), *647*
acrosoma, 1081
Acta de Especies Amenazadas (AEA), 1252, 1261
ACTH (hormona adrenocorticotrópica, HACT), 1054, 1062t, 1063, *1065*, 1073
Actias luna (polilla de luna), *668*
actina, 60, 99, 828, 848
Actinistia (clase), 686t, 689
actinomicetos, 522, 529t, 530, 531
Actinomycetes naeslundi, 529t
actinópodos, 542t, 551, *551*, 552, 559
  clasificación, *541*
Actinopterygii (clase), 686t, 689
activador tisular del plasminógeno (ATP o TPA), 339, 341
actividad de enzimas, *114*, 121
  condiciones óptimas para, 165-166, *165*
  en apoptosis, 96, 383
  en rutas metabólicas, 166, 167, *167*
  substratos para. *Vea* sustratos para actividad de enzimas
acuaporinas, 115-116, 765, *766*
acueducto cerebral, *889*
acuíferos, 1208
ACV(accidente cerebrovascular/ataque cerebral), 959
adaptación a la luz, 932, *932*
adaptación a la oscuridad, 932, *932*
adaptación sensorial, 912-913, 917, 926, 932
adaptación vocal y comunicación, 1138
adaptación(es), 5, *5*, 14, 15, 24, 394
  a ambientes locales, 422-423, *423*
  a ambientes terrestres: por animales, 443, 457, 628-629,690-692, 693, 694-695, 700-701, 1035, 1036, 1039-1040; por plantas, 562-565, *564*, *571*, 580, 587, 611
  a hábitats en agua dulce, 628, 1038-1039
  a hábitats marinos, 627-628
  a la endotermia, 836-837
  adaptación sensorial, 912-913, 917, 926, 932
  adaptaciones de defensa, 911, 1180-1182, *1181*, *1182*
  al intercambio de gas en aire/agua, 994, 1009
  comportamiento como, 1128-1131, 1134-1136, 1149
  de animales bilaterales, 641
  de artrópodos, 628, 662; insectos, 669-670, 673
  de gimnospermas, 587
  de insectos, 669-670
  de mamíferos, 629, 700-701
  de mieleros hawaianos (aves), 15, *15*, 441, *442*
  de patógenos, 532-534, 535
  de plantas con flores, 594, 599
  de primates, 466, *466*, 479, 704t
  de reptiles, 628, 693, 694-695
  de tenias pequeñas, 650-651
  preadaptaciones, 440
  selección natural y, 394, 417-420
  y éxito reproductivo diferencial, 14-15, 394, 395
  Vea también variación
adaptaciones estructurales. *Vea* adaptación(es)
adenilil o adenilato ciclasa, 143, *143*, *144*, 148, 1059
adenina (en ADN/ARN), 68, *68*, 267, *267*, 810
  poliadenilación, 291-292, 319
  unión con timina, 270-271, *270*
  unión con uracilo, 285
adenina (en ATP), 159, *159*
adenoides, 957
adenovirus, 502, *503*, 508, 508t
  como vectores, 361, 362
adhesión. *Vea* Adhesión de virus a las células diana
adhesión del agua, 754
  y transporte en tallos, 754
adición de fuerza en las contracciones musculares, 856, *857*
  de los potenciales postsinápticos, 877-878, *877*
adición espacial (de potenciales postsinápticos), *877*, 878
adición temporal (de potenciales postsinápticos temporales), 877, *877*
adiponectina: y diabetes, 1071
ADN (ácido desoxirribonucleico), 3, 6, *8*, 68, 70t, 72, 263-280, 450
  ADNc. *Vea* ADN complementario
  almacenamiento de información en, 271

amplificación de: clonación, 324-329, 620-621; técnica de reacción en cadena de la polimerasa, RCP, 329-331, *330*, 344
apareamiento o emparejamiento de bases complementarias en, 270-271, *270*, 273, 280
bases de nucleótidos, 269, *269*
bibliotecas, 326-328, *327*, 344
cadenas o hebras no templadas, 290, *291*
cadenas o hebras templadas, 285, *286*, 289, *289*, 290, *291*
cadenas. *Vea* cadenas de polinucleótidos de ADN
clonación de, 324-329, 620-621
como material genético, 264-265, *266*, 271, 279
composición química, 269-271
constituyentes del, 68, 267
corte del, 324, *325*
descubrimientos relacionados con, 267t
empaquetamiento, 214-215, *216*, 233
en células procariotas, *82*, 214, 273, *519*, 521
en células, 86; células procariotas, *82*, 214, 273, *519*, 521
en cloroplastos, 342
en mitocondrias. *Vea* ADN mitocondrial
en virus. *Vea* ADN viral
enlaces en. *Vea* enlaces fosfodiéster
enlaces o puentes de hidrógeno entre pares de bases, *270*, 271, 280
enzimas para dividir, 1021
estructura, 6, *8*, *216*, 265-271, 273, 279
estudios de difracción de rayos X, 268, *268*, 269, 270-271
evolución de, 451
hibridación de, 328, *328*
mecanismo de copia del, 271-273
mecanismos de reparación, 276-277, *278*, 280
modelo de la molécula de, 266-267, 269, *269*
molécula, 88, 214, 267, *269*, 273
nucleótidos en, 6, *8*, 267, 267t, *267*, *270*
Vea también cadenas de polinucleótidos de ADN
pares de bases/emparejamiento o apareamiento , 269, 270-271, *270*, 273, 276, 280
puntos calientes (de alta actividad) de mutación, 303
recombinantes. *Vea* ADN, tecnología recombinante de
región activa, *316*
región inactiva del, *316*
replicación de. *Vea* replicación de ADN
secuencia de bases. *Vea* ADN, secuencias de bases, 68, 267, 269; composición, 267-268, 267t
secuenciación. *Vea* secuenciación de ADN
síntesis de, 148; en replicación de ADN, 274-275, 275-276
traducción de. *Vea* traducción
transcripción o traducción de. *Vea* transcripción
transducción de, 522, 523
transferencia de información a proteínas desde, 285-287, 304. *Vea también* transcripción de secuencias de ADN); traducción(de secuencias de ARN)
unidades de información. *Vea* genes
ADN complementario (ADNc), 329, *329*
como etiquetas de secuencia expresadas, ESEs, 336
en análisis de microarrays (biochips) de ADN , 336-338, 337
ADNc. *Vea* ADN complementario
ADNcs (ADN de cadena simple o ADN monocatenario), 328-329, 502, *511*
virus con, 508t
ADN de cadena doble o bicatenaria. *Vea* ADNcd o ADNbc; ARN de cadena doble o bicatenaria. *Vea* ARNds O ARNbc
ADN de cadena simple. *Vea* ADNcs
ADNcd (ADN de cadena doble o doble hélice), 502, *511*
virus con, 508t
ADN de cloroplastos, 342
ADN mitocondrial (ADNmt), 94, 96, 288, 476
como evidencia de evolución, 476, 477, 690
genoma mitocondrial humano, 349
huella del ADN, 340
mutaciones en, 96
ADNmt. *Vea* ADN mitocondrial
ADN recombinante: formación de, 324, 325
ADN viral, 265, *265*, 502, *503*, *511*
replicación de, 506, *506*, 509
transcripción de, 509
ADP (difosfato de adenosina o adenosina difosfato), 100, 160
fosforilación de, 202, 203
y AMP, 160
y ATP, 160, *160*
adrenalina. *Vea* epinefrina
adultos (humanos): selección genética de, 364
AEA (Acta de Especies Amenazadas), 1252, 1261
Aegyptopithecus, 469, *469*
Aepyornis, 1243
aerobios, 453, 463
bacteria como, 174, 453, 524
Aesculus glabra (Castaño de Ohio), *730*
afecciones por mal funcionamiento endocrino, 1063t
hormona del crecimiento, 1066
hormonas de la corteza suprarrenal, 1073
hormonas tiroideas, 1067
insulina. *Vea* diabetes mellitus
áfidos, 668t, 669, 670, 757
aflatoxinas, 621-622
afloramiento marino, 1212, *1212*
África
evolución de homínidos en, 472-474; ancestros humanos, 462
modelo fuera de África, 476-477, 479
Agapornis (periquitos), 1129
agar, 553
agárico de mosca *(Amanita muscaria)*, *13*
Agaricus brunnescens, 612, 620
Agassiz, Louis, 667
agaves: reproducción de, 1162, *1162*
agente oxidante, 37
agente reductor, 37
agentes autocrinos, 968
agentes de señalización intracelular, 143-146
agentes paracrinos, 968
agentes subvirales, 513-514, 515
Aglaophyton major, 579, *579*
agnatos. *Vea* peces sin mandíbulas
agotamiento de los acuíferos, 1208
agotamiento del ozono, 1259-1261, *1259*, *1260*, 1262
Protocolo de Montreal, 1260
agotamiento mineral en el suelo, 777
agracejo japonés *(Berberis thunbergii)*, *405*
Agre, Peter, 115
agregación (distribución agregada), 1155, *1155*
agregaciones
de amebas mucilaginosas , *557*
y comportamiento social, 1137
agricultores. *Vea* agricultura
agricultura
agricultura de subsistencia, 1254-1255, 1261
cambio climático y, 1258-1259
deforestación y, 1254-1255
desarrollo de, 478
evolución y, 392
tala y quema en la, 1255, 1261
agricultura de roza y quema, 1255, 1261
agricultura de subsistencia, 1254-1255, 1261
agricultura molecular, 341-342, 343
Agrobacterium tumefaciens (causante de la corona del cuello en las plantas, tumor), 342
agua, 37-40, 43
acción capilar en, 38, *38*
acuíferos, 1208
adhesión del, 38; y transporte en tallos, 754
ciclo hidrológico, 1207-1208, *1207*
cohesión de, 38; y transporte en tallos, 754, *755*
como solvente, 36, *37*, 38
como una molécula polar, 34, *34*
composición química de, 31
concentración de, en el cuerpo. *Vea* osmorregulación
disociación de, 40
dispersión de semillas por, 796
en respiración aeróbica, 173
energía libre del, 754
enlace covalente en, 32, *34*
enlaces o puentes de hidrógeno en, 36, 37-38, *38*, 39, *39*, 40
enriquecimiento de nutrientes en, 1230-1231
estados (formas) del, 38-39, *39*
expulsión de, por plantas. *Vea* gutación (transpiración)
fórmulas del, 31
fosfolípidos en. *Vea* bicapa(s) de lípidos
fotólisis de (descomposición por acción de la luz), 200-201
ionización del, 40
masa molecular del, 31
ósmosis, 117-119, *117*, 131
polinización por el, 784
porcentaje de, en el peso corporal, 37
porcentaje tisular del, 37
reabsorción de. *Vea* reabsorción de agua
regulación de temperatura por, 38-40
salinidad del, 1228
subterránea. *Vea* aguas subterráneas
tensión superficial de, *38*
valor pH, 41, 41t, *41*
y evolución, 40
y germinación, 796, *796*
y organismos, 37, 40, 1034
agua de lluvia: valor pH, *41*
agua de mar: valor pH, *41*
agua edáfica (del suelo), 774
aguas abajo (de la cadena de ADN/ARN), 289
aguas arriba o corriente arriba (desde un punto de referencia del ADN/ARN), 289
aguas subterráneas, 774, 1208, 1229
contaminación por nitratos de las, 1206
humedales y, 1231
aguijones de abejas y avispas, 670
águilas calvas: esfuerzos de conservación, 1251-1252
agujero en la capa de ozono, 1259, *1260*
AIA (ácido indoleacético), 807, 808
Ailuropoda melanoleuca. Vea panda gigante
aislamiento conductual(aislamiento sexual), 429, *431*
aislamiento de especies. *Vea* aislamiento geográfico; aislamiento reproductivo
aislamiento del hábitat (de especies), 428-429, *431*
aislamiento físico. *Vea* aislamiento geográfico; aislamiento mecánico
aislamiento gamético (de especies), 429-430, 430, *431*
aislamiento geográfico (de especies) y especiación alopátrica, 432-433
aislamiento geográfico: riqueza de especies y, 1188
aislamiento mecánico (de especies), 429, *431*
aislamiento reproductivo (de especies), 427, 435, 1143
en zonas híbridas, 437
genes en, 430
mecanismos de, 428-430, *431*, 444
aislamiento sexual (de especies), 429, *431*
aislamiento temporal (de especies), 428, *431*
Akiapola ʼau *(Hemignathus munroi)*, *15*, *442*
álamo balsámico de California *(Populus trichocarpa)*, *571*
álamo temblón *(Populus tremuloides)*, 798
alanina, 62, *64*, 187
alantoides, 693, *693*
alargamiento/expansión células (en vegetales), 719, 721-722, *723*
hormonas de plantas y, 808, 809, 810
alas
de aves, 404. *Vea también* plumas
de insectos. *Vea* alas de insectos
de murciélagos, 402, *403*
de pterosaurios, 459
desarrollo de, 630
alas de insectos
evolución de, 404
tamaño de alas de la mosca de la fruta, 396, *397*
Alaska: deforestación en, 1255
albatros: reproducción del, 1162
albatros de cabeza gris: reproducción de, 1162
albatros de cejas negras: reproducción de, 1162
albinismo, *350*
árbol genealógico o pedigrí del, 349, *350*
albúmina(s), 940-941
desnaturalización de, 67
albura, 750, *751*
alcalinidad. *Vea* valor(es) pH
alcaptonuria, 283, *283*, 358
alcatraz marino de El Cabo *(Morus capensis)*, *1155*
alce, 514, *704*
alce: oscilaciones de población en, 1160
alcohol (alcohol etílico), 49, 188, 907t
abuso de, 905
desintoxicación de, 89, 94
fermentación de, 188-189, *188*
alcohol etílico. *Vea* alcohol (alcohol etílico)
alcoholes, 42
Vea también alcohol (alcohol etílico)
alcoholismo, 905
aldehídos, 49, *50*
aldosterona, 954, 959, 1047t, 1073
estimulación de, 1048
y reabsorción de sal, 1047-1048
alelos, 241-246
alelos múltiples, 256-257, 261
deriva genética (génica), 416
dominantes. *Vea* frecuencias de alelos dominantes
en cromosomas homólogos, 242-245
en cromosomas no homólogos, 245-246
en cruzamientos dihíbridos, 245, *245*
en cruzamientos monohíbridos, 242-245
expresión de, 361
interacción. *Vea* interacción génica (genética)
ligados. *Vea* genes ligados
loci de. *Vea* loci de genes
para células falciformes (en forma de hoz), 359, 421
recesivos. *Vea* alelos recesivos
secuencia de ADN de, 420
segregación de, 241, *241*, *413*
símbolos/notación de, 242
transmisión o distribución independiente, 245-246, 249
y características, 255
Vea también características; *y alelos específicos*
alelos dominantes, 241, 243, 413
alelos múltiples, 256-257, *261*
alelos recesivos, 241, 243, 413
ligados al X, 253
Alemania: demografía humana en, 1167
alerce (conífera), 584
alergias a alimentos, 988
alergias causadas por medicamentos, 988
alergias de la piel, 988
alérgenos, 987
aleta pélvica, 688, *690*
aletas
aleta pélvica, 688, *690*
aletas lobuladas, 689
evolución de, 687
miembros o extremidades evolucionados de, 684, *684*, 687
aletas lobuladas, 689
alga, 549, 550, *550*
alga marina verde *(Enteromorpha)*, 134-135, *134*

algas, 486t
ciclo vital, *232*, 233, 235
clasificación de, 485, *541*
como endosimbiontes, 454, 544, 551, 646
como productores primarios, 1198
origen, 456t
tipo de nutrición, 9-10, 208-209, 538
y hongos ascomicetos. *Vea* líquenes
Vea también algas pardas; algas doradas; algas verdes; algas rojas
algas calizas (carofitas), *553*, 564, 580
algas coralinas, 553, 646-647, 1234
algas doradas, 539, 542t, 550-551, *550*, 559
clasificación, *541*, 551
algas: en ambiente béntico, 1234, 1240
algas estramenópilos, 542t, 544, 548-551, 559
clasificación, *541*, 544
Vea también algas grises; diatomeas; algas doradas; mohos del agua (oomicetos)
algas pardas , 539, 542t, 549-550, *550*, 559, 1233, 1234
clasificación, *541*, 551
algas rojas, 542t, 552-553, *552*, 559
algas coralinas, 553, 646-647, 1234
clasificación de, *541*, *564*
como endosimbióticas, 544, 551
algas verdes, 542t, *542*, 553-554, *553*, 559
carofitas (algas verdes caráceas), *553*, 564, 580
clasificación, *541*, 553, *564*
como endosimbiontes, 551
y plantas: diferencias, 553, 562, *571*; algina, 550
algodón: contenido de celulosa en, 54
algodoncillo*(Asclepias tuberosa)*, *786*
algodoncillo *(Asclepias syriaca)*, 1181, *1181*
dispersión de semillas, *795*
mariposa monarca y, 1135
alimentación, 1013
alimentadores por suspensión (organismos), 642
crinoides como, 678
esponjas como, 642
alimento(s)
alimentos enmohecidos, 621-622
dinámica de redes tróficas o alimentarias, 1199
genéticamente modificadas (GM), 342-343
procesamiento de. *Vea* digestión
semillas como, 583
Vea también dieta; nutrientes; nutrición
aliso *(Alnus)*, *1191*
Allomyces arbuscula: ciclo de vida o ciclo vital, 607, *608*
almacenamiento de energía, 9, 54
en células eucariotas, 82-83
en células procarióticas, 82
almacenamiento de energía. *Vea* almacenamiento de energía
almacenamiento de información: en ADN, 271
almacenamiento en sistemas radiculares, 761-762
almeja cuello de caballo *(Tresus capax)*, *653*
almejas, 652, *653*, 655
anatomía interna, *655*
ataques de estrellas de mar a, 678
en ecosistemas de chimeneas hidrotermales, 1209
especies en peligro, 1253t
extinción de, 461
Vea también bivalvos
almidón animal. *Vea* glucógeno
almidón (en animales). *Vea* glicógeno
almidón (en plantas), 51, 54, *55*, 763
almacenamiento de, 54, 55, 209, 763, *764*
digestión de, 1021
hidrólisis de, 735
almidón (enlaces *a*), 54, *55*, 1021
Alnus (alisos), *1191*
alolactosa, 310
alopoliploidía, 434-435, *434*
alprazolam (Xanax), 875
alternancia de generaciones
en algas pardas, 550
en *Allomyces*, 607, *608*
en plantas, *232*, 233, 235, 562, *563*, 580, 782; coníferas, 587; helechos, 573, *576*; plantas con flores, 592; musgos, 566, *568*; plantas con semillas, 583
Altman, Sidney, 295
altruismo recíproco, 1148
alveolados, 542t, 544, 545-548, 559
clasificación, *541*
Vea también apicomplejos; ciliados; dinoflagelados
alvéolos
del pulmón, *1000*, 1001; difusión en, 1002-1003, *1002*
en alveolados, 544, 545
en pechos, 1088
Alzheimer, Alois, 874
amamantamiento, 1062, 1089
Amanita muscaria (agárico de mosca), *13*
Amanita phalloides (sombrero de la muerte), 620
Amanita virosa (ángel destructor), 620, *621*
amantadina, 512
amapola mexicana *(Eschsolzia mexicana)*, *1154*
amapolas: reproducción de, *1153*, *1162*
ambiente
adaptación a. *Vea* adaptación(es)
degradación de. *Vea* degradación ambiental
hojas adaptadas al, 734
impacto humano en, 1243
y fenotipos, 258-260, *259*, 1128
Vea también ciclos biogeoquímicos; ecosistemas
ambientes
extremos. *Vea* ambientes extremos
de plantas, *709*
Vea también hábitats
ambientes extremos
arqueobacterias en, 165, *165*, 486t, 526-527, *527*, 528
endosporas en, 520, *520*
ambientes terrestres
adaptaciones de animales a, 443, 457, 628-629, 690-692, 693, 694-695, 700-701, 1035, 1036, 1039-1040
adaptaciones de plantas a, 562-565, *564*, *571*, 580, 587, 611
ciclo del fósforo en, 1207
riqueza de especies en, 1188
Vea también biomas
Amborella trichopoda, 597-598, *597*
Ambulocetus natans, 398, *400*
Ambystoma mexicanum (ajolote salamandra), *441*
amebas, 542t, *542*, 551, 555, *556*, 559
clasificación, *541*, 551
experimento para la remoción del núcleo, 18-19, *18*
locomoción (movimiento), 4, 76-77, 100, 555
parásitas, 555
reproducción en, 5, *5*, 555
amebozoos, 542t, 555-558
Vea también amebas; moho amiboideo mucilaginoso
amiba *Chaos*, *556*
amígdalas, 897, *897*, 898
amilasa pancreática, 1021
amilasa salival, 1017
amilasas, 1021
amilasa *a*, 809
amilasa pancreática, 1021
amilasa salival, 1017
amiloide-beta, 874
amilopectina, 54
amiloplastos, 54, *55*, 97, 763, *764*
y gravitropismo, 805
amilosa, 54
aminas biogénicas, 873, 873t
aminoácidos, 51, 60-61, 71, 115
ARNt y, 286, *287*, 293-294, *293*, *296*
cadenas de. *Vea* polipéptidos
como caracteres (atributos hereditarios), 493
comunes, 61, 62-63
constituyentes, 49-50, 60-61
desaminación de, 187, 190, 1026
digestión de proteínas a, 1021, 1022t
esenciales, 61, 1026
hormonas derivadas de, 1054, *1055*
metabolismo de, 187, 358
neurotransmisores, 873t, 875
poco usual/rara, 61
reabsorción de (en riñones), 1044-1045
rendimiento de energía en, 187
secuenciación. *Vea* secuencias aminoácidas
tamaño, *76*
transporte y absorción de, 1023
y proteínas, 47, 60-61, 61-62, 293, 451
Vea también aminoácidos específicos
aminoácidos ácidos, *62-63*
aminoácidos básicos, *63*
aminoácidos esenciales, 61, 1026
aminoácidos no polares, *62*
aminoácidos polares, *62*
aminoacil sintetasa de ARNt, 293-294, *293*
aminoaciles ARNt, *287*, 293-294, *293*, *296*
amnesia retrógrada, 900
amniocentesis, 362-363, *363*, 367, 1117, 1121
amnios, 693
amniotas, 685, 686t, 693-703, 1117
adaptación a la vida terrestre de, 693, 694-695, 700-701, 706
clasificación, *684*, *694*
radiaciones adaptativas de, 693-694
ramas. *Vea* diápsidos; sinápsidos
Vea también aves; mamíferos; reptiles
amoniaco
como desecho metabólico, 1035, *1036*, 1046
como una base, 40
en chimeneas hidrotermales, 449
enlace covalente, 33
valor pH, 41t, *41*
amonificación: ciclo del nitrógeno, 1205, 1215
amortiguadores de la fluidez, 111
amortiguadores/sistemas de amortiguadores: para la regulación del pH, 42, 61
amplificación de genes, 317
amplificación de señal (en señalización celular), 143, 148, *151*, 152
amplificación: de microscopios, 77
ámpulas
en equinodermos, 676
en el oído interno, 920, *922*
Anabaena, 529t
anabolismo, 156, 172, 1024
anaeróbica, 187
anaerobios, 452, 453, 463
bacteria como, 453, 524
facultativos, 188, 524
obligados, 453, 524
anaerobias facultativas, 188, 524
anaerobias obligadas, 453, 524
corrientes oceánicas superficiales, 1211, 1215
anafase
control de metafase-anafase (mitosis), 225
en meiosis. *Vea* anafase I; anafase II
en mitosis, *219*, 221
anafase I (en meiosis), 229, 231
anafase II (en meiosis), 228, 231
anafilaxis sistémica, 988
analgésicos, 875
analgésicos narcóticos o a. opiáceos, 906t
análisis de ADN, 331-335
análisis de microarreglo o biochip de, 336-338, *337*, 345
análisis por RFLP, 331-332
electroforesis en gel, 331, *332*
mediante proteínas blot (inmunotransferencia Western), 331, *333*, 345
Vea también secuenciación de ADN
análisis de anillos de los árboles, 584, 751-753, *752*
análisis de costo-beneficio en ecología del comportamiento, 1128
análisis de grupo externo, 493, *495*
análisis de microarreglos o biochips del ADN, 336-338, *337*, 345
análisis de orina, 1046
análisis de pedigrí, 349
análisis PLFR (polimorfismo de longitud de los fragmentos de restricción), 331-332
Anarhichas lupus (pez lobo del Atlántico), 1012-1013, *1012*
anatomía, 822
Vea también anatomía comparativa
anatomía comparada: evidencia de evolución, 402-404, 409
ancestro común, 26, 47, 391, 405, 406, 426
características homólogas, 402-403, *403*
citocromo *c* en, 405
de animales y coanoflagelados, 151, 558, *629*
de aves y reptiles, 493, *494*, *684*
de ballenas e hipopótamos, 406, *407*
de deuteróstomos, 675, *676*
de humanos y simios, 465, *467*, y monos del Viejo Mundo, *467*, 469
de peces espinosos, 396
de pinzones de las Galápagos, 395
de plantas, 570; y algas verdes, 553, 561, 564
de todos los seres vivientes, 488, *488*
de vertebrados, 406
Vea también clados
ancestros
de animales. *Vea* coanoflagelados
de aves, 458, 461
de cocodrilos, 458
de dinosaurios, 458
de humanos, 462
de vertebrados terrestres. *Vea* peces dípneos
Vea también ancestro común
anclaje (de células a la matriz extracelular, MEC), 114, *114*
anélidos (gusanos segmentados), 648, 656-658, 673
atributos/características, 636t, 671t
clasificación de, 633, *635*, 636t, 661
esqueleto hidrostático en, 661, 845
metanefridios, 657, *657*, 1037-1038, *1037*
respuestas inmunes en, 964, 965
sistema circulatorio en, 939
sistema nervioso en, *657*, 658, 883, *884*
Vea también: lombrices de tierra; sanguijuelas, poliquetos (gusanos marinos)
anemia, 941
causas de, 941-942
Vea también anemia de células falsiformes (en forma de hoz)
anemia de células falciformes (en forma de hoz)
hemoglobina y, 67, 284, 358-359, *359*, 421
malaria y, 359, 421; distribución geográfica, *421*
prueba para, 363
tratamientos contra la, *359*
anemias hemolíticas, 942
Vea también anemia de células falsiformes (en forma de hoz)
anémonas, de mar, 630, 646
anestesia local, 867
aneuploidías, 352
en cromosomas sexuales, 354-355
trastornos genéticos debidos a, 352-355, 352t
aneuploidías de los cromosomas del sexo, 354, 355
anfetaminas, 905, 906-907t
Anfibia (clase), 685, 686t, 692
anfibios, 692-693, 706
características de, 686t
cerebro en, *887*, 888
clasificación de, *684*
corazón en, 946, *947*

deformidades en, 1245, *1245*
derivados de la piel, 692-693, 843; secreciones de, 842
disminución declive poblacional en, 606, 1245
especies en peligro de, 1253t
evolución de, 443, 456t, 457, 628, 690-692
fósiles de, 691
fósiles de, parecidos a salamandras (laberintodontes) 457
gastrulación en, 1113, 1124
grupos (órdenes) de, 692
huevos mesolecíticos en, 1111
intercambio de gases en, 692-693, 996
línea lateral (órgano) en, 919
osmorregulación y excreción en, 1038-1039
pulmones en, *996, 998*
radiación adaptativa en, 456t, 457-458
reproducción en, 628
respiración en, 946
sistema circulatorio en, 946, *947*
Anfinsen, Christian B., 66
anfioxos. *Vea* lancetas
anfisbenios (culebrillas ciegas), 695t, 697
ángel destructor, hongo *(Amanita virosa)*, 620, *621*
angina de pecho, 959
angioplastia, 959
angiospermas. *Vea* plantas con flores
angiospermas basales, 597-598, *597*
angiospermas, subclases principales, 598
angiotensina I, 1048
angiotensina II, 954, 959, 1047t, 1048
angiotensinógeno, 1048
anguilas eléctricas, 916
campos eléctricos: detección de, 916
órganos eléctricos en, 916
raya eléctrica y, 688, 916
anhidrasa carbónica, 1004
anillo contráctil de actomiosina, 222
anillo de glucosa, 53, *53*
anillo de la vida, 488, *488*
anillo de porfirina (en clorofila), 195, *196*
anillos anuales en madera. *Vea* anillos de los árboles
anillos de hada (hongos), 614-615, *617*
anillos de hidrocarbono (hidrocarbonados), *47*
anillos de los árboles, 751, *751*
animales
adaptaciones de defensa, 911, 1181-1182, *1182*
adaptaciones: a hábitats marinos y de agua dulce, 627-628; a ambientes terrestres, 443, 457, 628-629, 690-692, 693, 694-695,700-701, 1035, 1036, 1039-1040. *Vea también bajo* adaptación(es)
almacenamiento de energía, *9*, 54
antecesores. *Vea* coanoflagelados
atributos/características, 14, 486t, 627, 637
biogeografía, 1237-1238, *1238*
biomas. *Vea* biomas
biomasa terrestre, 517
cambio climático y efecto en el rango de, 1257
características homólogas, 402, *403*
características homoplásticas, 403-404, *404*
ciclo de vida o vital, *232*, 233, 235
clasificación, *13*, 486t, *541*, 626, 629, *635*, 641
color del pelaje, *254*, 255, 256, 257, *258*, 258-259, *259*
como consumidores, 10
como organismos multicelulares, 821-822
comportamiento. *Vea* comportamiento (de animales)
comunicación entre, 1138-1139, 1150
crecimiento de, 719, 1106
de bosque boreal, 1221
desarrollo de. *Vea* desarrollo animal
determinación de sexo en, *252*
disminución de la biodiversidad, 1243-1248
dispersión de semillas por, 794, *795*
distribución geográfica de, 440-402, *402*
domesticación de, 478
embriones. *Vea* embrión(es) animal(es)
en ambiente bentónico, 1234
en bosques caducifolios templados, 1222
en bosques de manglares, 1232
en chaparral, 1223
en ecosistema de agua en reposo (ecosistemas lénticos), *1228*, 1230
en ecosistema de humedales (ecosistemas lénticos), 1231
en ecosistemas de bosque de algas marinas, 1234
en ecosistemas de corrientes de agua (sistemas lóticos)1229-1230
en ecosistemas marinos, 1232
en el desierto, 1225
en la provincia oceánica, 1235, *1236*
en la sabana, 1225
en peligro. *Vea* especies en peligro
en praderas templadas, 1222
en reinos biogeográficos, 1238
en selva lluviosa templada, 1221
en selva lluviosa tropical, 1227
en tundra, 1220-1221
en zona intermareal rocosa (litoral), 1232
enfermedades fúngicas (micosis), 611, 621-622
enfermedades virales, 507-512
especiación simpátrica en, 435-437
estrategias de depredación en, 1180
evolución de. *Vea* evolución animal
explotación comercial, 1248, *1248*
extinción de. *Vea* extinción
fertilización en. *Vea* infertilidad
filo, 626
filogenia, 626, 630-637, 637-638
grupo más antiguo, 641
grupos principales, 633-*634*, *635*
hábitats: adaptaciones a, 627-629, 637
hormonas esteroides y, 139, 141, 148
ingeniería genética de, 340-342
interacciones entre. *Vea* comportamiento social
intercambio gaseoso en, 993-1010
interdependencias con las plantas con flores, 594, 595-596
movimiento de, 4. *Vea también* movimiento
navegación (orientación)de, 916, 1135-1136
orígenes, 151, 641
polinizadores. *Vea* polinizadores, animales
poliploidia en, 351-352
reproducción de, 1162
reproducción. *Vea* reproducción animal
ritmos circadianos, 894-895, 1134. *Vea también* ciclo de dormir-despertar o sueño-vigilia
selección artificial de, 394
síntesis de aminoácidos, 61
tamaño de, 821
termorregulación en, 835-838, *835*, *838*, *840*, 915
terrestres. *Vea* terrestres, animales
tipo de nutrición, 10, 209; adaptaciones a, 1013-1015, *1014*
Vea también invertebrados; vertebrados; *y animales específicos*
animales arborícolas, 466, 468-469, 701
animales bilaterales, 633-634, *635*, 638, 640-641
adaptaciones, 641
grupos (clados, organismos y sus descendientes), 634, *635*, 636-637t
Vea también deuteróstomos, ecdiozoos, lofotrocozoos, protóstomos
animales crepusculares, 1134
animales de células constantes en cada especie, 660
animales diploblásticos, 632
animales diurnos, 1134
animales ediacáricos, 455, 456t
animales híbridos, 238
animales nocturnos, 701, 1134
animales pulmonados, 654
animales sésiles, 4, 627
animales terrestres
evolución de, 443, 456t, 457, 628-629, 690-695
problema de desecación, 628-629, 692, 994
Vea también pérdida de agua (en animales terrestres)
animales terrestres. *Vea* animales terrestres
animales transgénicos, 323, 340-342, *341*, 384-385, *385*
animales triploblásticos, 632, 648
plano(s) del cuerpo, *632*
Animalia (reino Animal), 14, 483-485, 486t
aniones, 34-35
en organismos, 42
en suelos, 773
anís estrellado *(Illicium verum)*, *597*, 598
Ankylosaurus, 460
Annélida (filo), 656, 656t
ano
de vertebrados/humanos, *1016*, 1023
desarrollo del, 633, *676*
evisceración del pepino de mar , 680
anoles marrones*(Anolis sagrei)*, 1176, *1176*, 1178
anoles verdes *(Anolis carolinensis)*, 1176, *1176*, 1178
Anolis carolinensis (anolis verde), 1176, *1176*, 1178
Anolis sagrei (anolis pardo), 1176, *1176*, 1178
Anopheles (mosquito), 546, 621
anormalidades en cromosomas (humanos)
constitución de los cromosomas sexuales, influencia en , 252, 253-254, 352t, 354-355
en estructura, 355-356, *366*-367
en número, 351-355
prueba prenatal para, 362-364, *363*, *364*
Vea también afecciones/enfermedades genéticas
anquilostomas, 661, 1184
Antártida
adelgazamiento de la capa de ozono sobre, 1259, 1260
cambio climático y, 1257
antenas (de artrópodos), 662
crustáceos/langostas, 666, 667, *667*
insectos, 669, 924; sustitutos (de genes homeóticos) de las patas por, 380, *380*
anteras (de estambres), 591, *591*, 593, *710*, 782, 783
anteridióforos (hepáticas), 568, *569*
anteridios, 562, *563*
de antoceróps idas, 570, *570*
de helechos, 573, *575*, *576*
de hepáticas, 568, *569*
de musgos, *548*
Anthoceros natans, 570, *570*
antibióticos, 512, 529t, 534, 621
genes resistentes a los, 326, *326*, 534
microorganismos fuente de, 531
Vea también penicilina
anticoagulantes (de la sangre), 942
anticodón, 286, *287*, 288
anticoncepción, 1098
métodos para el control de natalidad, 1098-1101, 1099t
Vea también métodos específicos
anticoncepción de emergencia, 1100
anticuerpos, 65-66, 964, 975
afinidad de los antígenos con, 978
aplicaciones de la tinción celular , 79
clases de, 978
diversidad de, 979, *980*, 990
en humanos, 978
estructura y función, 977-978, *977*, 990
inmunoglobulinas como, 977, 978
maternos. *Vea* anticuerpos maternos monoclonales, 979
unión de antígenos a. *Vea* unión antígeno-anticuerpo; complejos antígeno-anticuerpo
anticuerpos maternos
inmunidad pasiva por, 982
por Rh incompatible, 987
anticuerpos monoclonales, 979, 988
antidepresivos, 875, 906t
antígeno D (antígeno Rh), 986
antígeno prostático específico (APE), 1082-1083
antígenos, *114*, 115, 414, 964
determinantes (epitopos), *977*, 978
en H1N1, 2
unión de anticuerpos a. *Vea* unión antígeno-anticuerpo; complejos antígeno-anticuerpo
antígenos CHM, 973
antihistamínicos, 988
antílopes, 1139
antioncogenes. *Vea* genes supresores de tumores
antioxidantes, 1027-1028
antiportadoras (proteínas transportadoras), 123
antocerofitas, 565, *565*, 566t, 570, *570*
Antocerophyta (filo). *Vea* antocerópsidas
antocianinas en abscisión foliar, 738
antozoos (Anthozoa), *643*, 644t, 646-647
Vea también coral(es)
ántrax, 533t
causa de, 520, 532, 533t
Antropoidea, antropoideos (suborden), 467, *467*
antropoides, 467-470, *467*, 479
Vea también simios; humanos; monos
antropología
antropología molecular, 470, 477
paleoantropología, 465-466
antropología molecular, 470, 477
anuales (plantas herbáceas), 709
Anura (orden), 692
anzuelo de cactus *(Ferocactus wislizenii)*; estructura de las espinas, *403*
aorta, 946, *947*, *948*
ramas principales, 955, *955*
aparato vestibular, 915t, 919-920, *920*
aparato yuxtaglomerular, 1048
apareamiento o emparejamiento(s)
consanguíneo, 365
controlado, 347
apareamiento no aleatorio: y frecuencias de genotipo, 415-416, *415*, 424
apareamiento o emparejamiento aleatorio: y equilibrio genético, 414
Vea también reproducción; copulación
apareamiento o aparejamiento de bases complementarias
anticodón a codón, 286
en ADN, 270-271, *270*, 273, 276, 280
en ARNt, 294
errores en, 303
apareamiento o emparejamiento aleatorio: y equilibrio genético, 414
apareamiento o emparejamiento consanguíneo, 365
apareamiento o emparejamiento controlado, 347
apareamiento o emparejamiento no aleatorio: y frecuencias de células que no se dividen , 660
apareamiento o emparejamiento selectivo: y frecuencias de genotipo, 24, 415-416
apareamiento o emparejamiento selectivo negativo, 416
apareamientos consanguíneos, efectos, 365
apéndice (apéndice vermiforme), *1016*, 1023
apéndice vermiforme, *1016*, 1023
apéndices
apéndices birrámeos, 663, 666
apéndices unirrámeos, 664, 669
de artrópodos, 662, 663t; quelíceros/arácnidos, 664-665; crustáceos/langostas, 666, 667, *667*; insectos, 669
de vertebrados, 684
Vea también miembros o extremidades (de tetrápodos)
apéndices birrámeos, 663, 666
apéndices unirrámeos, 664, 669
apetito: regulación del, 1029-1030
ápice de un brote, 719, *720*

apicomplejos, 539, 542t, 545-546, 559
clasificación, *541*
Vea también Plasmodium
Apis mellifera. Vea abeja
aplicaciones de los compuestos del cornezuelo, 621
aplicaciones médicas de tecnología del ADN, 338, 339-340
Apoda (orden), 692
apoenzimas y cofactores, 164
apomixis, 799
Vea también propagación asexual
apoptosis, 967
aprendizaje, 899-901
cambios neurobiológicos durante el, 900, 909
estimulación ambiental y, 900-901
experimento con chimpancés, 19, *20*
intuitivo, 1133-1134
memoria y, 899-900
por experiencia, 1129-1130, 1131-1134
Vea también inteligencia
aprendizaje perceptivo, 1133-1134
aprendizaje social, 1148-1149
aproximación a la sistemática fenética (taxonomía numérica), 493
aptitud en el comportamiento, 1162
depresión endogámica y, 415
directa, 1128, 1142, 1146
inclusiva, 1146
selección dependiente de la frecuencia y, 421-422
selección natural y, 414, 417
aptitud inclusiva, 1146, 1151
aptitud indirecta, 1146
aptitud inducida en complejos ES, 164
aquenios 792, 793
Arabidopsis thaliana (berro de oreja de ratón, organismo modelo)
autoincompatibilidad en, 784
como organismo modelo, 376, *377*, 386, *386*, 724, 725
crecimiento de, *721*; modificación del ARNmi y, *300*
cuerpo: órganos/sistemas de órganos, *710*; sistemas de tejidos, *711*
estudio de ritmo circadiano, 816
fitocromos en, 814
flor, *591*, *783*
genes reguladores, 763
genoma, 386, *571*, 724, 725
gravitropismo en, 805
hormonas producidas por mutantes con defectos, 805
investigación de apomixis en, 799
mutantes homeóticos, 386, *386*, 724, *725*
variedad tolerante a la sal, 778
aracnoides, 889, *889*
arácnidos (Arachnida), 663t, 664-666, 673
Vea también ácaros; escorpiones; arañas; garrapatas
araña cangrejo amarilla *(Misumena vatia)*, 1180, *1181*
araña de dorso rojo, 1143
araña violinista o reclusa *(Loxosceles reclusa)*, 666
araña viuda negra *(Latrodectus mactans)*, *665*, 666
arañas, 457, 664-666
araña cangrejo amarilla, 1180, *1181*
características, 663t
de dorso rojo, 1143
especies en peligro, 1253t
excreción en, 1038
población de iguanas y arañas, 1160, *1161*
pulmón laminar, 665
reclusa café, 666
seda, 64, 665-666
viuda negra, *665*, 666
arañas venenosas, *665*, 666
árbol de "cabello de ángel". *Vea Gingko biloba*
árbol de higuera estranguladora, 767
árbol de la goma dulce o liquidámbar *(Liquidambar styraciflua)*, *730*
árbol de la vida, 11-14, 426, 482, 483-488, *488*
como arbusto/anillo de la vida, 488, *488*
como un cladograma, 486-487, *487*
árbol de magnolia, 1161
árbol de té australiano *(Leptospermum laevigatum)*, *786*
árbol familiar (pedigrí) 349, *350*, 366
árbol mamane de Hawai, 1247
árbol ohi'a, 788
árboles
comensalismo y, 1184, *1184*
en bosques boreales, 1221, *1221*, 1239
en bosques caducifolios templados, 1222, *1222*
en bosques lluviosos templados, 1221, *1222*
en bosques tropicales, 1226–1227, *1226*
en chaparrales, 1223, *1224*
en humedales de agua dulce, 1231, *1231*
en la sabana, 1225, *1225*
en montañas, 1220
en pastizales templados, 1223, *1223*
lluvia ácida y, 1247
y ciclo del carbono, 1204
Vea también bosque; *y especies específicas*
árboles caducifolios, 1220, 1221
coníferas, 584
Vea también bosques caducifolios templados
árboles de haya, *730*
árboles filogenéticos, 486-487, 492, 494, *495*, *496*, *497*
Vea también cladogramas
árboles de secuoya, 584, *744*, 755-756
infecciones por el moho del agua, 549
reproducción de, 1162
árboles perennes, 1221
arbúsculos, 609, 770
arbustos del Cabo, 1223
arcaeplástidos (supergrupo), 542t, 552-554, 559
clasificación, *541*, *564*
arce azucarero*(Acer saccharum)*, *730*
arce de plata *(Acer saccharum)*, *223*, *739*
arces *(Acer)*
arce azucarero, *730*, *739*
arce plateado, 223, *739*
citoquinesis de células de hojas, *223*
comunicación entre, 135
dispersión de semillas, 794
disposición de hojas, *730*
infecciones por moho del agua (oomicto), 549
polinización de, 789
Archaea (reino), 13, 486t
Archaea (dominio), 13, *13*, 485, *485*, 486t, *487*, 525, *525*, 526t
filogenia, 526-527, 528t
Archaeopteris, 595, *596*
Archaeopteryx, 460, 461, 698, *698*
Archilochus colubris (colibrí garganta de rubí), 1135
arcosaurio, *694*, 695t, 696, 697
arcos branquiales, 1116
arcos neurales, 686
Arctium minus (bardana), 795
ardilla Abert *(Sciurus aberti)*, 433, *433*
ardilla gris *(Sciurus carolinensis)*, 1163t
ardilla Kaibab *(Sciurus kaibabensis)*, 432-433, *433*
ardillas, 704t
ardilla Abert, 433, *433*
ardilla Kaibab, 432-433, *433*
ardillas de tierra, 1147
ardillas grises, 1163t
ardillas de tierra, 1147
ardillas voladoras, *704*
homólogos marsupiales, *702*
Ardipithecus (género), 472-473
Ardipithecus kadabba, 473, *473*
Ardipithecus ramidus, 473, *473*
área de Broca (corteza cerebral), *894*, 898, 901
área de comprensión del lenguaje (corteza cerebral), *894*, *901*
área de Wernicke (corteza cerebral), *894*, 900, 901
área del pensamiento (corteza cerebral), 892, *894*, 900
área nuclear en células procariotas (nucleoide), 81, *82*, 518, *519*, 521
áreas de asociación (en el cerebro), 888, 892-893, *894*, 901
áreas del lenguaje (corteza cerebral), *894*, 898, 901
áreas motoras (corteza cerebral), 892, *894*, *895*
desarrollo de, 901
áreas protegidas, 1249
áreas sensoriales (corteza cerebral), 891t, 892, *894*, *895*
áreas somatosensoriales (corteza cerebral), 892, *894*, *895*
Argentinosaurus, 460
arginina, 61, *63*
Argyroxyphium sandwicense (espadas plateadas, Haleakala s.), *443*
Aristóteles, 392
armadillos, 462, 704t, *704*, 1238
armas de homínidos (lanzas), 475, *477*
Armillaria ostoyae, 601
armiños, 1159
ARN (ácido ribonucleico), 68, *69*, 70t, 72, 274, 285, *285*, 450
ADN como evolucionado a partir de, 451
ARN de transferencia. *Vea* ARN de transferencia, ARNt
clases de, en eucariotas, 298-300
como catalizador de reacciones bioquímicas, 450-451
constituyentes del, 68, 285, *285*, 304
en viroides, 513
en virus, 502, *503*
enlaces en. *Vea* enlaces fosfodiéster
enzima para dividir el, 1021
evolución de (in vitro), 450, *451*
mensajero. *Vea* ARN mensajero
moléculas de, *282*
ribosomal. *Vea* ribosomal, ARN
síntesis de, en virus, 509
translación de. *Vea* translación (de secuencias de ARN)
ARN cebador , 274-275, *275*
ARNcs (ARN de cadena simple o ARN monocatenario), 502
virus con, 508t
ARNcd (ARN de cadena doble), 502
virus con, 508t
ARN de cadena simple. *Vea* ARNcs
ARN de interferencia (ARNi), 299-300, 305, 336, 376
ARN mensajero (ARNm), 87, 88, 285, 299t
copias de ADNc de, 329, *329*
en bacterias, 290-291, *291*, 298, 304, 319
en células eucariotas, 290-291, 304; modificación post-transcripcional, 291-293, *292*, 319
en embriones *Drosophila*, 378
en señalización de células, *146*, 147
estabilidad, 319
pre-ARNm, 291, 319; modificación de, 291, *292*, 293
secuencias, 289, 290-291, *291*, *292*; secuencias interrumpidas, 292-293, 298. *Vea también* codones; exones
síntesis de, 289-290, *290*, *299*
sitio de enlace en ribosomas, 294, *294*
ARN nuclear pequeño (ARNnp), 298-299, 299t
ARN nucleolar pequeño (ARNnop), 299, 299t
ARN polimerasas, 289, 289-290, *290*, 304, 309, 509, 513
ARNi (ARN de interferencia de ARN), 299-300, 305, 336, 376
ARNm precursor. *Vea* pre-ARNm
ARNm. *Vea* ARN mensajero
ARNnop (ARN nucleolar pequeño), 299, 299t
ARNnp (ARN nuclear pequeño), 298-299, 299t
ARN ribosomal (ARNr), 89, 285, 299t
secuencias, 491, 525
Vea también subunidad pequeña de ARNr
ARN viral, 502, *503*, *511*
síntesis de, 509
ARNr
Vea también traducción (de secuencias de ARN)
ARNr 16S. *Vea* subunidad pequeña de ARNr
ARNr. *Vea* ARN ribosomal
ARNs de transferencia (ARNts), 285, 286-287, *287*, 299t, 304-305
anticodón, 286, *287*, 288
ARNt iniciador, 294-295, *295*
pares de bases en, 294
propiedades, 294
sitios de enlace en ribosomas, 294, *294*
y aminoácidos, 286, *287*, 293-294, *293*, *296*
ARNsi (ARNsi de interferencia pequeña [ARNip] o de silenciamiento), 299t, 300, 513
ARNts. *Vea* ARN simple de transferencia
aroma: de flores, 787
Vea también receptores olfativos; olfato
arqueas, 11, 485, 486t, 525-526, 527
células, 3. *Vea también* células procarióticas
clasificación, *13*, 485, *485*, 486t, 525-526, *525*
como fuente de enzimas, 531
división celular, 222-223, 522
en ambiente béntico, 1234
evolución de, 525
fijación del nitrógeno por, 525
flagelo, 521
formas, 518
grupos principales, 526-527, 528t, 535
halófilos extremos, 486t, 527, *527*
iniciación de traducción en, 526
Methanosarcina mazei, *13*
modo de nutrición, 524
nitrificación por, 531
paredes celulares, 519
respiración aeróbica en, 174
taxonomía, 525-526
termófilos extremos, 165, *165*, 486t, 526-527, *527*
tipo de nutrición, 524t
transferencia horizontal de genes entre, 427, 487, *488*, 522-523, 524, 525
vs. bacterias, 485, 525-526, 535
arquegonióforos (hepáticas), 568, *569*
arquegonios, 562, *563*
de antocerópsidas, 570, *570*
de helechos, 573, *575*, *576*
de hepáticas, 568, *569*
arquenterón, *1110*, *1111*, 1113-1114
arrecifes de coral, 545, 553, 646-647
en ambiente béntico, 1234, 1240
hipótesis de perturbación intermedia, 1192
origen, 456t, 457
riqueza de especies en, 1188
arrendajo de la Florida, 1146
arroyos, 1229
Vea también ríos
arroz, 338, 796
arroz GM, 343
arrurruz de la Florida *(Zamia integrifolia)*, *588*
arterias carótidas, 955, *955*
arterias coronarias, 955, 956
arterias ilíacas, 955, *955*
arterias mesentéricas, 955, *955*
arterias pulmonares, 955, *955*
arterias renales, 955, *955*, *1041*, 1043
arterias subclavias, 955, *955*
arterias, *944*, 945
pulmonares, 955, *955*
renales, 955, *955*, *1041*, 1043
Vea también aorta
arteriolas, *944*, 945
renales, *1042*, 1043, 1044, *1044*
arteriolas aferentes, *1042*, 1043, 1044, *1044*
arteriolas eferentes, *1042*, 1043, 1044, *1044*
articulaciones, 847-848, 858
articulaciones de movimiento libre, 848
articulaciones inmóviles, 848
articulaciones ligeramente movibles, 848
Artiodactyla (orden), 704t
artritis, 848

artritis reumatoide, 848, 986
artrópodos, 661-671, *673*
adaptaciones, 628, 662; insectos, 669-670
apéndices, 662, 663t; quelicerados/arácnidos, 664-665
Arum maculatum (Aro en España, Señores y señoras en Reino Unido), 183
arveja peluda o del pienso *(Vicia villosa)*, *582*
asa de Henle, *1041*, 1042, *1042*, *1043*
reabsorción de agua y sal en, 1045-1046, *1046*, 1046-1048
Ascaris (lombriz intestinal), 661, *662*
asci (ascos), 611, *613*, *614*
ascidia marina (ascidias), 681, *682*
ascidias (ascidiáceos, tunicados sedentarios), 681, 682
Asclepias syriaca. *Vea* algodoncillo
Asclepias tuberosa (algodoncillo), *786*
ascocarpos, 612, *613*, *614*, *620*
ascoesporas, 606, 612, *613*, *614*, 618
ascomicetos, 605, 606t, *606*, 611-612, 724
ciclo vital de, 605, 611-612, *613*
enfermedades causadas por, 611, 622-623
medicamentos derivados de, 621
relaciones simbióticas en, 611, 617
asesoramiento genético sobre anormalidad de, 364-365, 367
asesoría genética, 364-365, 367
asimilación: ciclo del nitrógeno, 1205, *1205*, 1215
asma, 987-988
causa de, 622
asparagina, *62*
aspartame (aspartamo), 358
aspartato (ácido aspártico), *62*, 187, 873t
aspectos éticos en ciencia, 22
Vea también asuntos éticos en genética humana
Aspergillus fumigatus, 621
Aspergillus nidulans, 620
Aspergillus tamarii, 620
aspergilosis, 621
asteres (en mitosis), 221, *222*
asteroides (Asteroidea), 677, *677*, 678, 678t
asteroides. *Vea* impactos de objetos extraterrestres en la Tierra
astrocitos, 863-865, *864*
ataque al corazón (infarto al miocardio), 959
ataque cerebral (accidente cerebrovascular/ACV), 96, 959
causa de, 96
aterioesclerosis, 958-959, *959*, 961
factores de riesgo, *959*-960
Atlántico Norte: vientos en, 1211, *1211*
atmósfera, 1210-1211, *1210*
agotamiento del ozono, 1259-1261, *1259*, *1260*, 1262
de la Tierra primitiva, 447
gases de efecto invernadero en, 1256, 1256t, 1262
oxígeno en, 447; acumulación, 452-453; producción, 10, 200-201, 209, 452. *Vea también* capa de ozono
relación carbono 14 a carbono 12 en, 400
átomos, 6, 27-31, 43
electronegatividad, 34
interacciones de luz con, 194-195, *195*
modelos de. *Vea* modelos de Bohr
núcleo, 27
ATP (activador tisular del plasminogénico), 339, 341
ATP (adenosina trifosfato o trifosfato de adenosina), 68, 72, 94, 159-160, 169
agotamiento de, 855
bombas potenciadas (impulsadas) por, 121-123, *122*, *123*
como una coenzima, 165
componentes del, 159
en fotosíntesis: reacciones de fijación del carbono, 204, 205, 208
en la contracción muscular, 100, 852, 852-855, *854*
hidrólisis de, 100, *159*, 160
nivel de concentración del, 160
síntesis de. *Vea* síntesis de ATP
y ADP o DPA (difosfato de adenosina), 160, *160*
ATP sintasa, 184, *185*, 203
atrapamoscas *(Empidonax)*, 428-429, *431*
atrapamoscas de Venus *(Dionaea muscipula)*, 4, *4*, 739-741
atria (vena del corazón), 946, *947*
en humanos, 948, *948*
en moluscos, 939, *939*
atrio (de tunicados), 682
audición: secuencia de eventos en la, 921-922, 934-935
Vea también oídos
aurículas
del corazón, 947
en gusanos planarios, 649, *649*
Australia
biogeografía, 401
demografía humana en, 1167
yacimientos/depósitos de fósiles , 451-452, *452*, 453-454, 455
australopitecino robusto, 474
australopitecinos, 472-474, 479
Australopithecus (género), 473-474
Australopithecus afarensis, 473, *473*, 474, *474*
Australopithecus africanus, 473, 474, *473*
Australopithecus anamensis, 473, *473*
autoconciencia, 1133
autoexamen en busca de síntomas de cánceres, 831
autofertilización en plantas, *238*, 415
autoincompatibilidad en plantas, 784
autopolinización, 784
autopoliploidía, 434
autorradiografía, 29, *29*, 217, 329
autorreconocimiento (en los sistemas inmunitarios), 964, 973, 986
autosomas, 251-252
como evidencia de evolución, 477
autotolerancia. *Vea* autorreconocimiento
autótrofos, 9-10, 208, 209, 452, 463, 524, 524t, 535, 1198
Vea también quimioautótrofos; fotoautótrofos; productores
aves marinas, 1039
aves, 686t
adaptaciones para obtener alimento, 1014-1015
adaptaciones para volar, 698, 699-700,706
ancestros , 458, 461, 698-699
aves dentadas, 456t, 460
aves marinas, 1039, 1141
aves que no vuelan, 462, *462*, 699
cantos. *Vea* cantos de aves
características compartidas, 490
cerebro, 700, 886, *887*, 888
clasificación de, 490, 493, *494*, *684*, 693, *694*
coloración en, 700
comercio ilegal de mascotas, 1248
como endotermos, 698, 836-837, *837*
comportamiento al anidar, 1155, *1155*
comportamiento durante el sueño, 894
corazón en, 700, 946, *947*, 1116
curva de supervivencia en, 1163-1164, *1164*
de tundra, 1221
determinación del sexo en, *252*
diversidad biológica, 699
emigración de, 700, 916, 1135-1136
era de las aves, 461-462
especies en peligro, 1253t
estructura de alas en, 404
evolución de, 456t, 460, 461, 490, *494*, 697-699, 706
flores polinizadas por, 787
fósiles de, 698-699
gastrulación en, 1113, *1114*, 1124
grupos (superórdenes/taxones), 699
impacto del DDT en, 1202, *1202*
impronta en, 1131-1132, 1132
intercambio de gases en, 998, 999
llamadas de , 700, 1138
miembros (extremidades), 699
músculos para volar, 699, 855
origen de, 456t, 458, 459, 460
osmorregulación y excreción en, 1039
plumas. *Vea* plumas
pulmones en, 998, *998*
radiación adaptativa, 441, *442*, 462
recolecta para el comercio de, 1248, *1248*
selección de pareja en, 1143
selección por parentesco, 1146
sistema circulatorio en, 700, 946, *947*
sistema nervioso en, 698, 700
sistema respiratorio en, 699-700, 997-998, 999
territorialidad en, 1140-1141
Vea también especies específicas
vuelo en. *Vea* vuelo (de aves)
auxina(s), 805-807, 805t, 807-809, 818
aislamiento de, 807
mecanismo de acción, 805-807, *806*, 818
movimiento de, 807-808, *808*
receptores de, 805, 806, 807
rutas para la transducción de señales de, *806*
y alargamiento de células, 808
Avery, Oswald T., 265, 267t, 523
ave del paraíso de satín *(Ptilonorhynchus violacens)*, 429, *429*, *431*
aves ápteras (no voladoras), 462, *462*, 699
aves del paraíso, 429, *429*, *431*
aves dentadas, 460, 698
aves marinas, 1141
aves sin alas, 404
aves tropicales: cría para mercado de mascotas, 1248
avirulencia (de bacterias), 265
avispa de mar *(Chironex fleckeri)*, 645-646
avispas papeleras, 1139
avispas parásitas: y polidnavirus, 512
avispas, 668t, *668*
aguijones, 670
avispas papeleras, 1139
avispas parásitas, 512
pelos sensoriales, 924
avispón de América del Norte *(Vespula maculata)*, *668*
Avogadro, Amadeo, 32
axila, 729, 750
axones, 98, 829-830, *830*, 862, *862*, *863*
membrana. *Vea* membrana de neurona
tractos (tractos nerviosos), 886, 889
axones mielinizados/nervios mielinizados, 862, *863*, 871, 889
axópodos, *551*, 552
AZT (azidotimidina), 985-986
azúcares de triosa, 52, *52*
azúcares hexosas, 52-53, *52*
azúcares pentosas, 52, *52*
azúcares simples. *Vea* monosacáridos
azúcares, 42, 51, 52-56, 71
síntesis de proteínas con, 113, *113*
tabla. *Vea* sacarosa
Vea también disacáridos; monosacáridos; polisacáridos; *y azúcares específicos*
azufre, 73, 452, 1028t
enlace covalente, 33t
función en organismos/plantas, 27t, 776, 776t
modelo de Bohr, *28*
azulejos , 1136

babade mohos mucilaginosos (del lodo), *557*
babosas, 652, 654
babosas marinas. *Vea* nudibranquios
bacilos/bacterias en forma de bacilos, 518, *518*, 531
Bacillus anthracis, *13*, 520, 532, 533t
Bacteria (dominio), 13, *13*, 485, *485*, 486t, *487*, 525, *525*, 526t
filogenia, 527, 528-529t
Bacteria (reino) 13, 486t
cromosomas bacterianos artificiales (CBA), 326
enfermedades bacterianas, 520, 532-534, 533t
estudios de bacteria: aplicabilidad a otros organismos, 26
plásmidos bacterianos. *Vea* plásmidos
promotores bacterianos, 289
vectores bacteriófagos, 326
virus bacterianos. *Vea* bacteriófagos
bacteria de branquias de corona *(Agrobacterium tumefaciens)*, 342
bacteria verde no sulfurosa, 524t
bacterias, 3, 11, 485, 486t, 525-526, 527
amonificación de bacterias, 1205
aplicaciones comerciales/tecnológicas, 531, 535
ARNm en, 290-291, *291*, 298, 304, 319
bacterias "inteligentes", 973-974
biopelículas, formación por. *Vea* biopelículas
clasificación de, *13*, 21, 427, 485, *485*, 486t, 525-526, *525*
cloroplastos como evolucionados de, 94, 454, *454*
como aerobias/anaerobias, 174, 453, 524, 535
como endosimbiontes, 454, 543, 617
como organismos descomponedores y recicladores, 10, *10*, 517-518, 524, 530-531
como organismos desnitrificantes, 1206
conjugación en, 523, *523*
controles postranscripcionales, 313-314
crecimiento poblacional de, 1157, *1157*, 1158
digestión de la celulosa por, 54-55, 543, 1013, 1023
división celular en, 222-223, *224*, *517*, 522
en ambiente béntico, 1234
en cadenas alimenticias o alimentarias, 1198
en ecosistemas de agua corriente (lóticos), 1230
en fagocitosis, 125, *125*
en suelo, 774
encerramiento por, 93
endoesporas, 520, *520*
enfermedades causadas por, 520, 532-534, 533t
estructura (componentes), 81-82, 518-521, *519*. *Vea también componentes específicos*
evolución de, 456t, 523-524, 525, 535
fermentación por, 188, 189
fijación de nitrógeno por, 525, 531
flagelo en, *4*, 521, *521*, 535
formas, 518
fotosintéticas. *Vea* cianobacterias
función ecológica de, 530-531
gramnegativas, 519, 527, 528t, 529t
grampositivas, 519, 527, 529t, 531
grupos principales, 526, 527, 528-529t, 535
inhibidoras de enzimas, 168-169, *168*
iniciación de traducción en, 294-295, *295*, 526
latencia en, 520
mitocondrias como evolucionadas de, 94, 454, *454*
movimiento de neutrófilos hacia, 148
mutualismo: con legumbres, 531; con rumiantes, 54-55, 530; con termitas, 55, 543
operones en, 309-312
organismos fijadores de nitrógeno, 525. *Vea también* dominios rizobiales
paredes celulares en, 519, *519*, *520*, 534
patógenas, 517, 524t, 528-529t, 532-534, 533t
percepción de quórum por, 134-135
porcentaje de especies identificadas, 481
producción de biomoléculas por, 531
producción de vitaminas y, 1023
regulación de genes en, 308-309, 309-314
replicación del ADN, 223
reproducción de, 521-523
respiración celular en, 524
síntesis de ATP en, 123
tamaño, *76*
taxonomía, 525-526
tipos de nutrición en, 9-10, 208-209, 524, 524t

traducción acoplada con la transcripción en, 297-298, *298*
transcripción (traducción) en, 289-291, 309-313; acoplada con la traducción, 297-298, *298*
transferencia de genes en, 487, 522-523
transferencia horizontal de genes entre, 427, 487, *488*, 522-523, 524, 525, 530
transformación de ADN en, 264-265, 279, 324, *325*, 327, 522-523, *522*
viroides. *Vea* bacteriófagos
vs. Arqueobacterias, 485, 525-526, 535
vs. macrófagos, 966-967
y el ciclo del nitrógeno, 1204-1206, *1205*
y la evolución de otras especies, 530
Vea también procarióticas; y bacterias específicas
bacterias de ácido láctico, 529t, 531
bacterias amonificantes, 1205
bacterias desnitrificantes, 1206
bacterias fijadoras del nitrógeno, 525
ciclo del nitrógeno y, 1204
leguminosas y, 1183, 1194
Vea también bacterias rizobiales
bacterias gramnegativas, 519, 527, 528t, 529t
infección por, 968
paredes celulares, 519, *520*, 534
respuestas inmunes a, 968
Vea también clamidias; cianobacteria; proteobacteria; espiroquetas
bacterias grampositivas, 519, *525*, 527, 529t, 531
paredes celulares, 519, *520*, 534
bacterias "inteligentes", 973-974
bacterias neumococos: transformación en, 264-265, 279
bacterias no azufradas, marrón/verde, 209, 452, 524, 524t
bacterias púrpuras
bacterias azufradas o sulfurosas, 452, 524t, 528t
bacterias no azufradas o no sulfurosas, 209, 452, 524, 524t
mitocondrias como evolucionadas a partir de, 454, 539
bacterias rizobiales
fijación de nitrógeno por, 531
mutualismo con leguminosas, 528t, 531, 771-772, *771*
bacterias verdes del azufre, 452
bacteriófago T4, 502-503, *503*
bacteriófagos (fagos), 265, 324, 502-503, *503*, 505, 515
estructura, 505
reproducción (replicación) de, 265, *266*, 505-506, *505*, *506*
transducción del ADN, *522*, 523
Vea también macrófagos
bacteriorrodopsina, 527
Bacteroides, 530
Badlands National Park (en Dakota del Sur), 458
Balaenoptera. *Vea* ballena azul
balance de electrolito, 1035
Balanus balanoides: competencia por recursos limitados, 1177, *1177*
ballena azul *(Balaenoptera)*, 398, *400*, 1013, 1157, 1245
ballena jorobada *(Megaptera novaeangliae)*, *703*, *704*
ballenas, 704t
adaptaciones para el buceo, 1006-1007
ballena azul, 398, *400*
comportamiento cultural, 1148
comportamiento para dormir, 894
comunicación entre orcas, 1138, 1148
e hipopótamos, 405-406, *407*
estructura de aletas, 402, *403*
evolución de, 398, *400*
excreción en, 1039
huesos vestigiales de extremidades posteriores, 398, *400*, 404
y parientes vivos más cercanos, 405-406, *407*
ballenas asesinas. *Vea* orcas
Baltimore, David, 300
Bambú: pandas gigantes y, 1245
banda A, 852
banda del hazen las hojas, *731*, 732, *733*, 734
en los tallos, *747*
banda I, 852
banda de profase, 721, *723*, *726*
bandas de Caspari, *764*, 765, *765*
Bangladesh
demografía humana en, 1167
tasa de fertilidad en, 1168t
baniyán australiano *(Ficus macrophylla)*, *769*
banteng: clonación del, 373
barbitúricos, 141, 875, 906t
bardana *(Arctium minus)*, *795*
barorreceptores, 954
barrera sangre-cerebro (hematoencefálica), 129, 863-865, 874
barrera sangre-testículos (hematotesticular), 1081
barreras: en biogeografía, 1237
barreras físicas para patógenos, *965*, *966*
barreras postcigóticas (en lareproducción), 430, *431*, 444
barreras precigóticas (en la reproducción), 428-430, *431*, 444
bases (compuestos), 40-42, 43
ácidos mezclados con, 42
disociación de, 40
bases (bases nucleótidas), 68
en ADN, 68, *267*, 269
secuencias. *Vea* secuencias en ADN; secuencias en ARN
Vea también pares de bases/apareamiento; apareamiento de bases bases complementarias (complementariedad de bases)
bases de datos. *Vea* bases de datos de ADN
bases de datos de ADN, 335
CODIS, sistema de índices combinados de ADN , 340
bases de nucleótidos. *Vea* bases (bases nucleótidas)
bases pares (complementarias)/apareamiento de bases
en ADN, 269, 270-271, *270*, 273, *276*, 280
en ARNt, 294
errores en, 301
basidios, 612, *615*, *616*
basiodiocarpos, 612, *615*, *616*
basidiomicetos, 605, 606t, *606*, 612-615, 624
ciclo vital o ciclo de vida, 605, 612-614, *616*
simbiosis en líquenes, 617
Vea también hongos carnosos, setas
basidiosporas, 612, *616*
Basilosaurus, 398, *400*
basófilos, *941*, 942, 942t
bastoncillos (receptores de retina), 914, 929-930, *931*
baya (fruto simple), *792*, 793
Beadle, George, 283-284
Beagle: viaje de Darwin en el, 393, *393*
Bednekoff, Peter A., 1147, 1148
Beeve, William, 461
Beijerinck, Martius, 501
bellotas, en comunidades, 1175, *1175*
benceno, *47*
Bennett, Joe Claude, 979
Benson, Andrew, 204
bentos, 1228, 1239
benzodiasepinas, 141, 875, 906t
Berberis thunbergii (agrecejo japonés, púrpura), *405*
Berg, Paul, 324
Bergey's Manual of Systemic Bacteriology (Manual de bacteriología sistemática de Bergey), 526
berro o mastuerzo de prado *(Cardamine pratensis)*, 795, 796
berro oreja de ratón. *Vea Arabidopsis thaliana (organismo modelo)*
Bézier, Annie, *513*
bianuales (plantas herbáceas), 709
floración en, 809
biblioteca ADNc, 329
bibliotecas de ADN genómico, 326-328, *327*, 344
biblioteca de cromosomas, 326-328, *327*, 344
bicapa de fosfolípidos. *Vea* bicapa lipídica
bicapa lipídica (bicapa fosfolipídica), *58*, 59, 107-114, *108*, *109*, *110*
como autosellante, 111
fluidez, 109-111, *109*
orientación de las proteínas de membrana en , 113-114, *113*, 130
permeabilidad, 115
separación de, *88*, *112*, 113
bifosfato de ribulosa. *Vea* BPRu
bifosfoglicerato, 1-3- *179*
bilis, 1020, 1021
excreción del pigmento, 1040
bioacumulación, 1202
Vea también ecosistemas
biodiversidad de comunidades, 1187-1190, *1187-1189*
diversidad de especies, 1187-1188, 1194
efecto de distancia, 1188, *1188*
índice de Shannon, 1187
índices de diversidad, 1187-1188
riqueza de especies, 1187, *1187*, 1188-1190, *1188*, *1189*, 1194
uniformidad de especies, 1187, *1187*
bioquímica, 26-27
biodiversidad: *Vea* diversidad biológica
biogeografía, 1237-1238, *1238*, 1240
evidencia de la evolución, 400-402, *402*, 409
reinos biogeográficos, 1238, *1238*, 1240
bioinformática, 338
biología
biología de sistemas (sistémica o sistemática), 21, 24, 135
como herramienta vital, 2
evolución como piedra angular de la, 391-392
reduccionismo, 6, 21
temas básicos, 2, 22. *Vea también* transferencia de energía; evolución; transferencia de información
Vea también biología de conservación; evo-devo (biología evolutiva y biología del desarrollo); biología molecular
biología de conservación, 1247-1253, 1261
Acta de Especies Amenazadas (AEA), 1252, 1261
conservación ex situ, 1249, 1251-1253, 1261
conservación in situ, 1249-1251, *1250*, 1261
Convención sobre Diversidad Biológica (CDB), 1253
Convención sobre el Comercio Internacional de Especies Amenazadas de Fauna y Flora Silvestres (CITES), 1253, 1261
deforestación, 1214, 1253-1255, 1261
necesidad de estrategia nacional de conservación, 1253
paisajes, 1164, *1165*, 1171, 1219, 1249, 1261
biología de sistemas, 21, 24, 135
biología del desarrollo, 720
evolutiva. *Vea* evo-devo
biología molecular, 26-27
evidencia de evolución, 404-406, *406*, 409
comparaciones de especies. *Vea* comparaciones moleculares
biólogos moleculares, 26
biólogos sistemáticos, 21
biomas, 1219-1227, *1219*, 1239
distribución geográfica, *1227*
ecotonos entre, 1189, 1194, 1236-1237, 1240
Vea también bosques boreales; chaparral; desiertos; sabana; bosques caducifolios templados; praderas templadas; selva lluviosa templada; selva tropical seca; selva tropical lluviosa; tundra
biomasa, 1198, 1199
de la Tierra, 517
pirámides ecológicas, 1198-1200, *1199*, *1200*, 1215
unidades de medida, 1199
biomoléculas: producción de, 531
biopelículas (formadas por bacteria), 134-135, 530
estromatolitos, 452, *452*
y enfermedades bacterianas, 534
biopelículas microbianas. *Vea* biopelículas
biorremediación, 392
bacterias y hongos utilizados en, 531, *531*, 617, 621
biorretroalimentación, 904
biosfera, 6
nivel de organización, 6, *7*
transferencia de energía/flujo de energía a través de , *10*
Vea también ecosistemas; ambiente
biosonar (ecolocación), 911
biotecnología, 324
bioterrorismo, 507
biotina, 1027t
bipedalismo en homínidos, 471-472, *471*
bisonte, 1163
bivalvos (moluscos), 653t, *653*, 655
ataques de estrellas de mar a, 678
evolución de, 455, 458
músculos en, 828, 848
Blanqueador o decolorante: valor pH, *41*
blanqueamiento del coral, 647, *647*
blastocisto(s), 341, 1095
blastodermo celular, 378
blastómeros, 1109, 1112
blastoporos (apertura en el embrión), 633, 638, *676*, 1113-1114
blastospoross (de hongos), 609
blástula, 627, 633, 1109, *1110*, 1112, *1112*, 1118
Blattodea (orden), 668t
blastodermo sincitial, 378
Blein, Thomas, *731*
Bliss, T. V. P., 899
Blissus leucopterus (chinche), *668*
bloqueadores beta, 951
bloqueadores de canales iónicos de calcio, 959
bloqueo cardiaco, 949
bloqueo rápido de la polispermia, 1108
Blumeria graminis, *602*
boa constrictor, 915
Corallus caninus, *395*
boa arborícola esmeralda *(Corallus caninus)*, 395, *696*
boca
desarrollo de la, 633, 676
de vertebrados/humanos, *1016*; partes y digestión en, 1017, 1022t
bocio, 1067, *1067*
bolo (bolo alimenticio), 1017, *1018*
bolo alimenticio regurgitado (de rumiantes), 1013
bolsa de pastor *(Capsella bursapastoris)*, *791*
bolsas faríngeas, 680, 1116
bomba(s) de sodio-potasio, 121, *122*, 123, 866-867, 871
bombas de iones, 123, 146
bombas de protones
con vacuolas contráctiles, 78
en el transporte activo, 121-123, *123*, *185*, 201, 202, 735
en los flagelos de las bacterias, 521
bongo, *1094*
Bordetella pertussis, 533t
Borlaug, Norman, 623
boro: función en organismos/plantas, 27t, 776, 776t
Borrelia burgdor, 533t
Bossiella, *552*
bosque: productividad, 1201t
bosques
decadencia de, 775
desforestación, 1214, 1253-1255
en el período Carbonífero, *458*, 574
origen, 456t

servicios de los ecosistemas de, 1253, 1261
Vea también bosques boreales; bosques caducifolios templados; bosques lluviosos templados; bosques tropicales secos; bosques tropicales lluviosos
bosques boreales, 1221, *1221*, *1227*, 1239
deforestación de, 1255
ecotonos, 1237
productividad de, 1201t
servicios ecosistémicos de, 1249
bosques caducifolios templados, 1222, *1222*, *1227*, 1239
abscisión de hojas, 738
productividad, 1201t
red trófica o alimentaria, *1198*
bosques caducifolios. *Vea* bosques caducifolios templados
bosques de algas, 1234
bosques de árboles frondosos en pantanos : como ecosistema de agua dulce, 1231
bosques de coníferas, 1239
deforestación de, 1255
bosques de hoja perenne. *Vea* bosques boreales; bosques lluviosos templados
bosques de manglares, 1232, *1232*, 1239
bosques de pinos
estructura de una comunidad ecológica, 1178
incendios en, 1213
bosques de robles: comunidades en, 1175, *1175*
bosques lluviosos: investigación sobre, *16*
Vea también bosques lluviosos templados; bosques tropicales lluviosos
bosques lluviosos templados; bosques tropicales secos; bosques tropicales lluviosos
bosques lluviosos tropicales, 1226-1227, *1226*, *1227*, 1239
deforestación de, 1254-1255, *1254*
especie clave en, 1186
estructura de comunidad en, 1192
hipótesis de perturbación intermedia, 1192
productividad de, 1200, 1201t
reproducción de árboles, 1162
riqueza de especies en, 1189-1190
bosques pantanosos, 457, *458*
bosques secos tropicales, 1225-1226, *1227*
bosques subalpinos, 1220
bosques templados lluviosos, 1221, *1222*, 1239
bosques tropicales, 1225-1227, *1226*, *1227*
deforestación de, 1253, 1254, *1254*
Vea también bosques lluviosos tropicales
botánica, económica, 590
Botox (exotoxina causante del botulismo), 534
botulismo, 533, 533t
causa de, 506, 529t, 533-534, 533t
Boveri, Theodor, 214, 247
Boyer, Paul, 184
Brachyptergius, *459*
brácteas, *739*, *740*
bradicardia, 1007
bradiquinina o bradicinina, 969
Branisella, 468
Branta sandvicencis (ganso hawaiano), *433*
braquiación (balanceo con un brazo), 470
branquias (de animales acuáticos), 628, *995*, 996
de crustáceos, 666
de moluscos, 996
de peces cartilaginosos, 688
de peces óseos, 996, *997*
de peces pulmonados, 996
dérmicas, 996; de estrellas de mar, 678, *679*
externas, 995; de salamandras, 440, *441*
filamentos, 996
internas, 995
branquias dérmicas, 996
en estrellas de mar, 678, *679*
branquias externas, *995*
de salamandras, 440, *441*
branquias internas, *995*
braquiópodos (conchas lámparas), 455, 658, *659*
Brasil
selva tropical lluviosa, 1254, *1254*
tasa de fertilidad en, 1168t
brasinosteroides (BRs), 139, 805, *805*, 812, *812*, 818
Brassica oleracea, 394, *394*
brea (resina), 584
Brenner, Sydney, 287, 381-382, 383-384
brezo *(Calluna vulgaris)*, 1154
Briggs, Robert, 372
Brinster, Ralph L., 341
briofitas, 564, 565-571, *565*, 580
adaptaciones a la vida terrestre, 562-564, *571*, 580
en estudios experimentales, 570, *571*
evolución de, 570-571
filo, 566t
fósiles de, 570-571
grupos de, 566t
Vea también antoceros; hepáticas; musgos
briozoos (extoproctos), 659, *659*
bromo, 31
bromuro de metilo: destrucción del ozono y, 1259, 1260
bronquios, *999*, 1001
bronquíolos, *999*, *1000*, 1001
bronquitis crónica, 1009
brotes axilares, *710*, 729, *729*, *739*, 750, *751*, 797
brotes, 709, 797
brotes de brezo, 1154
crecimiento/formación de, 719, 810
sistemas de protección, 797, *797*
Vea también tallo(s)
brote(s) o yemas, 719, 750, *751*
Vea también brotes o yemas axilares
brotes o yemas laterales. *Vea* brotes o yemas auxiliares
Brower, Lincoln, 1183
Brown, James H., 1189
Brown, Michael, 126
BRs. *Vea* brasinosteroides
Brunet, Michael, 472
buche
en aves, 700
en lombrices de tierra, *657*, 658, *1015*
búfalo africano *(Syncerus caffer)*, 3
búfalo de El Cabo *(Syncerus caffer)*, 3
búho leonado *(Strix aluco)*, 1162-1163
búhos
dinámica de la red alimentaria y, 1199
reproducción de, 1162-1163
búhos de la nieve, 1159
bulbo raquídeo, 886, 891t, *892*, *894*, 896
bulbos, 797, *798*
hojas de, *739*, *740*
bulbos flamígeros/células flamígeras (de los protonefridios), 649-650, 660, 1037, *1037*
bulbos olfatorios, *887*, 888, *897*, *927*
Bult, Carol J., 485
Burgess Shale (Canadá), *398*, 455, 629
fósiles de, *457*, 629, 663, 682-683
Burnet, Frank Macfarlane, 978-979
buteno, *47*

C. elegans. *Vea Caenorhabditis elegans*
CAB (cromosomas artificiales bacterianos), 326
caballos, 256, 704t
cabeza de violín (helechos), 573, *575*, *576*
cabezas de miosina, 852
cacería
en grupos (depredadores), 1137
impacto sobre la diversidad biológica, 1248
por humanos: y extinción de especies, 462
cacería ilegal: afecta diversidad biológica, 1248
cachorrito amargosa *(Cyprinodon nevadensis)*, *432*
cachorrito de manantial *(Cyprinodon)*, 432, *432*
cachorrito de Owens*(Cyprinodon radiosus)*, *432*
cachorros o crías: cuidado de, 700, 1144-1145, 1144-1145, *1145*
cactus 594
biznaga de agua, *403*
espinas del, *403*, 738-739
tuna del, *208*
cactus cardón *(Pachycereus)*, *786*
cactus ocotillo *(Fouquieria spendens)*, *787*
cadena de ganglios simpáticos, *903*, 904
cadena lateral de hidrocarbono (en la clorofila), 195, *196*
cadena líder de ADN, 275, *276*
cadena molde de ADN, 285, *286*, 289, *289*
cadena no codificante de ADN, 290, *291*
cadena retardada del ADN, 275, 276
cadenas alfa (hemoglobina), 66
cadenas alimentarias, 1197-1198, *1197*
y contaminación ambiental, 1202, *1202*
cadenas antiparalelas de polinucleótidos, 269, 275, 279-280
cadenas beta (hemoglobina), 66, 67
cadenas de ARN de interferencia, pequeña (ARNip), 299t, 300, 513
cadenas de carbohidratos, *110*, 113-114, *113*
cadenas de hidrocarbono (hidrocarbonadas), *47*, 48
e hidróxido de sodio, 42
en el jugo gástrico, 1018
valor pH, *41*
cadena(s) de transporte de electrones
en fotosíntesis, 200-202, *201*, 206t
en respiración aeróbica, 174t, 175, 177-184, *182*, *185*, 186
en respiración anaeróbica, 187
quimiósmosis (síntesis ATP) como acoplada a, 182-184; o no acoplada, 183
cadenas polinucleótidas del ADN, 267, *267*, 268-269
apareamiento de bases complementarias en las, , *270*, 271
cadenas adelantadas y retrasadas, 275, *276*
cadenas molde, 285, *286*, 289, *289*, 290, *291*
cadenas no codificantes, 290, *291*
como antiparalelas, 269, 275, 279-280
enlaces o puentes de hidrógeno entre pares de bases complementarias en, *270*, 271, 280
extremos. *Vea* extremo 3′; extremo 5′
horquillas de replicación, *263*, 273, 275, *276*, *277*
protectores de extremos (telómeros), 277-278, *279*, 280
cadherinas, 106, *106*, 127, 128
Caenorhabditis elegans (nematodo), 381-384, *382*, 661
apoptosis en, 382-384
como un organismo modelo, 376, *377*, 381-384, *389*
genes que prolongan la esperanza de vida en, 385
linaje de células, 382, *383*
mutaciones en el desarrollo de, 382
café: valor pH, *41*
cafeína, 907t
caimán de Yacaré *(Caiman yacare)*, *821*
caimanes, 695t, 697, *821*
caja TATA, 317, *317*
caja torácica, 846, 847
Cajal, Santiago Ramón y, 861, 862-863
Caladium (oreja de elefante), 797
calamar de aleta corta, septentrional *(Illex illecebrosus)*, *653*
calamar del norte de aleta corta *(Illex illecebrosus)*, *653*
calamar gigante, 652, 1235-1236
calamares, *653*, 655
calamar gigante, 652
Calamites, *577*
calcio, 1028t
absorción de, 1042
como un cofactor, 164
en fertilización, 1108, 1109
función en organismos/plantas, 27t, *776*, 776t
modelo de Bohr, *28*
niveles en la sangre. *Vea* concentración de calcio
Vea también iones de calcio
calcitonina, 1054, 1062t, 1067
calentamiento global
deforestación y, 1254
y océano, 1256, 1257
Vea también cambio climático
calidad de sonido, 922-923
calidad de vida: diversidad biológica y, 481-482
calidad del agua: enriquecimiento, 1230-1231
caliptra (de esporofitos del musgo), 566, *568*
caliptra o cofia, 719, *719*, 762, *763*, *797*, 804-805
cáliz (de flor), 591, 782
Caliza Solnhofen (Alemania), 458
callo (cultivo de tejido), 723
Calluna vulgaris (brezo), 1154
Callyspongia vaginalis (esponja de tubo), *626*
calmodulina, 146, 1060
calor, 39, 156
calor específico, 40
de vaporización, 39-40
fuente del calor corporal, 183
medición de energía como, 184
plantas que generan, 183
calor de vaporización, 39-40
calor específico, 40
calorías, 40
kilocaloría(s), 155, 1024
calostro, 1089
Calvin, Melvin, 204
Camarhynchus pallidus (pinzón carpintero), *396*
camarones, 663t, 667
cambio climático, 1204, 1255-1258, 1262
deforestación y, 1254
efecto invernadero, 1256, 1262
efecto invernadero acentuado, 1256, *1257*, 1262
gases de invernadero y, 1256, 1256t, 1262
patrones de datación por anillos en el tronco (dendrocronología), 751-753
y agricultura, 1258-1259
y ciclos de crecimiento poblacional, 1159-1160
y especiación, 433
y extinción en masa, 442, 462
y gama de efectos en los organismos, 1257-1258, *1258*
y nivel promedio del mar, 1257, 1258
y patrones de precipitación, 1257
y salud humana en países en desarrollo, 1258
y temperatura mundial anual media, *1255*
Vea también calentamiento
cambio climático mundial, 1159-1160, 1204, 1254, 1255-1258
cambio de paradigma, 21
cambio(s) ambiental(es): y radiación/extinción adaptativa, 441
Vea también cambio(s) ecológico(s)
cambio(s) ecológico(s)
datación, 751-753
y especiación simpátrica, 435-437
Vea también cambio(s) ambiental(es)
cambio evolutivo (en poblaciones), 411, 413, 415
características nuevas. *Vea* modelos de tasa de novedades evolutivas, 438-439
factores responsables del, 412, 415-420
principio de Hardy-Weinberg, 412-414, *413*, 423
Vea también variación
cámbium del corcho, 711t, *717*, 719, *720*, 746, 750, *750*, 758
en raíces, *767*
cámbium vascular, 719-720, *720*, 758
en raíces: de eudicotiledóneas herbáceas, 766; de plantas

cámbium. *Vea* cámbium del corcho; cámbium vascular
Cambodia: demografía humana en, 1167
camellos, 406, *407*, 462
caminar apoyándose en los nudillos, 470
Campbell, Keith, 373
campos magnéticos
detección de, 916
y migración, 1136
Canadá
cambio climático y agricultura, 1258
demografía humana en, 1167
riqueza de especies en, 1189
tenencia de tierras para madera, 1255
yacimientos de fósiles/depósitos, 452. *Vea también* Burgess Shale
canal central (médula espinal), 889, *890*
canales. *Vea* canales de iones (iónicos)
canales de compuerta ligando. *Vea* receptores ligados a canales
canales de cloruro, 351, 735, *736*, 866
canales de iones (c. iónicos), 115, 120, 136, 148, 866, *866*, *868*, 912
canales de iones de cloro, 351, 735, *736*
de compuerta ligando. *Vea* receptores ligados a canales iónicos
estudios de, 867. *Vea también* técnica de parche de sujeción (*patch-clamp)*
pasivos, 866
tipos, 866
activados por voltaje. *Vea* activado por voltaje/canales iónicos de compuerta
Vea también canales de potasio; canales de sodio
canales de compuerta ligando. *Vea* canales iónicos
canales de potasio, 148, 735, *736*, *869*
canales de sodio, 866, *869*
canales inguinales, 1081
canales iónicos activados por voltaje/ por compuerta ligando, 139, 141, 735, *736*, 742, 867, *876*
estudios de, 867. *Vea también* técnica de *patch-clamp* (parche de sujeción)
Vea también canales de potasio; canales de sodio
canales iónicos pasivos, 866
canales iónicos regulados por compuertas de voltaje, 867
canales semicirculares, 919, *920*, 922
cáncer cérvico, 1087
causa de, 508t, 1087, 1101-1102
cáncer colorrectal, 831, 1023, *1024*
causas de, 277, 1023
cáncer de colon. *Vea* cáncer colorrectal
cáncer de estómago, 532
cáncer de pecho, 1088, 1090
cáncer de pulmón, 387, 1009
causa de, 831
cáncer en la próstata, 278, 1083
cáncer pancreático, 278
cáncer(es), 831, 982
causas de, 96, 135, 141, 213-214, 277, 304, 621-622, 905, 1056; genes, 148, 224, 338, 353, 387-388; virus, 300, 360-361, 508t
como enfermedad de células madre, 388
medicamentos anticancerígenos, 225, 621, 983
muertes por, 831
mutaciones relacionadas con, 277, 304, 388
recomendaciones para evitar el, 831, 1029
tratamientos para el, 831, 979, 983
vacunas contra, 340, 983
Vea también células de cáncer; *y cánceres específicos*
cánceres de la piel, 277
causa de, 277, 831, 844
Candida, 621
candidiasis genital (infecciones por levaduras), 621, 1102t
cangrejo azul, 1036
cangrejo de río, 667, 872, 919
sistema circulatorio, 939
cangrejo esponja *(Criptodromia octodenta)*, *666*
cangrejo violinista, 440, 1134-1135
cangrejos, 216, 663t, 667
en ecosistemas de chimeneas hidrotermales, 1209
herradura, 663t, 664, *665*
violinista, 1134-1135
cangrejos herradura, 663t, 664, *665*
canguro gris oriental *(Macropus giganteus)*, *702*
canguros, *702*
cánidos: cladograma, *491*
Vea también coyote; perro doméstico; lobos
caninos (dientes), 1017, *1017*
Canis familiares/Canis lupus familiaris. Vea perro doméstico
Canis latrans. Vea coyote
Canis lupus. Vea lobos
Cannon, Walter, 834
Canthidermis maculatus (pez ballesta áspero), *1235*
cantidades de espermatozoides, bajas, 1083
cantos de aves, 700
como medio de comunicación, 1138
desarrollo del, en gorriones, 1130
neurogénesis en, 863
territorialidad y, 1140-1141
cantos. *Vea* canto de aves
capa de células (glicocáliz), 74, 101-102
capa de ozono, 209
formación de, 453, *453*
capa de proteínas en los virus, 502-503
capa de valencia, 31
capa frontera (de aire, en las hojas), 754
capa mucilaginosa de procariotas, 519
capa muscular del tracto digestivo, 1017, *1017*
capacidad de aprendizaje
de cefalópodos/octópodos, 656, 884
de planarias, 649
capacidad de carga de oxígeno, 1003
capacidad de sostenimiento, 1157-1158, *1158*, 1170
de población humana, 1166-1167
capacidad reproductiva/potencial reproductivo
de insectos, 670
de gusanos redondos *(Ascaris)*, 661
de tenias, 651
capacidad vital, 1002
capacitación del espermatozoide, 1108
caparazón de langostas, 667, *667*
capas de tejido embrionario. *Vea* capas germinales
capas electrónicas, 30-31
capa de valencia, 31
capas germinativas (de células), 1113
capilares, 939, 940, *944*, 945, *945*
capilares linfáticos, 956, *957*
en la respuesta inflamatoria, 969
glomerulares, *1042*, 1043, 1044
peritubulares, *1042*, 1043
plasma forzado a través de, 957, *958*
pulmonares, *1000*
capilares glomerulares, *1042*, 1043, 1044
capilares linfáticos, 956, 957, *957*
capilares peritubulares, *1042*, 1043
Capsella bursa-pastoris (bolsa del pastor), *791*
cápside, 502, *503*
capsómeros, 502, *503*
cápsula (fruto simple), 792, 793
cápsula de Bowman, *1041*, 1042, *1042*, *1043*, *1044*
cápsula(s)
cápsula de la articulación, 848
de bacteria, 519
de esporofitas del musgo, 566, *567*, *568*
de procariotas, *82*, 519
Vea también cápsula de Bowman
captaciones, 1214, *1214*
capucha (prepucio), 1083
capullos
de lombrices de tierra, 658
de polillas, *670*
cara de luna"síndrome cri du chat", 355-356
cara externa E (de las membranas celulares), *112*
cara P (de membranas de células), *112*, *129*
cara protoplásmica (de membranas celulares), *112*, *129*
cara trans del complejo de Golgi, 91, *91*
caracol misterio *(Pomacea bridgesi)*, *653*
caracol nautilus, cámaras, 655
caracoles de concha en espiral, *1200*
caracoles, 652, *653*, 654
Cepaea nemoralis, *411*
especies en peligro, 1253t
evolución de, 455, 458
caracteres (atributos/características hereditarios)
aminoácidos como, 493
compartidos. *Vea* caracteres compartidos
control poligénico de, 418
en cladogramas, 493
en experimentos de Mendel, 239, *239*
Vea también rasgos
caracteres ancestrales compartidos (plesiomorfías), 489, 490, 493
caracteres (cambio de), 395, 1179-1180, *1180*, 1193
caracteres derivados, 651
Vea también caracteres derivados compartidos
caracteres derivados compartidos (sinapomorfías), 493
cladogramas en, 494-496, *495*, *496*
de aves y reptiles, 490
de cordados, 680-681, *680*, 705
de deuteróstomos, 676, 705
de vertebrados, 683-685, 705
características compartidas, 11, 486
caracteres ancestrales, 489, 490, 493
derivadas. *Vea* caracteres derivados compartidos
características dominantes, 240
características homólogas, 402-403, *403*, 409, 489
características homoplásticas, 403-404, *404*, *405*, 409, 489
características juveniles retenidas en la etapa adulta, 440, *441*
características noveles. *Vea* novedades evolutivas
características primarias del sexo: en hombres, 1084; en mujeres,1089
características sexuales secundarias: en hombres, 1084; en mujeres, 1089
carbohidratos, 51-56, *57*, 70t, 71
almacenamiento de energía en, 199
cadenas carbonadas en, *110*, 113-114, *113*
digestión de, 1021, 1022t
funciones de, 70t
requerimientos nutricionales, 1024
ruta catabólica, *187*
síntesis de proteína con, 90, 113, *113*
síntesis de, 89, 204-205
y lípidos. *Vea* glicolípidos
Vea también celulosa; almidón; azúcares
carbohidratos complejos, 1024
Vea también polisacáridos
carbohidratos refinados, 1024
carbón del maíz, *622*, 623
carbón: causa de, *622*, 623
carbón: formación de, 572, *573*, 574
carbonato de calcio, 55
carbono, 31
carbono alfa, 60-61
enlace covalente, 32-34, 33t, *34*, 47-48, *47-48*
función en organismos/plantas, 27t, 775, 776t
isómeros, 48, *49*
isótopos. *Vea* carbono 12; carbono 14
modelo de Bohr, *28*
propiedades del, 47, 71
radioisótopos del, 29
reducción de. *Vea* fase de reducción del carbono
carbono 12, *29*, 400
carbono 14, 29, *29*, 400
carbono alfa, 60-61
carboxilasa FEP o PEP, 207, 208
carboxipeptidasa, 1021
carcinógenos (agentes que causan cáncer), 304, 621-622
descomposición de, 89
Vea también cáncer(es), causas de
carcinomas, 831
Carcharodon carcharias (gran tiburón blanco), *688*
Cardamine pratensis (berro o mastuerzo de prado), *795*, 796
carga de floema, 756-757, *757*
carga de sacarosa, 756-757, *757*
cariogamía (en hongos), *604*, 605, 623
en ascomicetos, 605, 612, *613*
en basidiomicetos, 605, 612-613, *616*
en cigomicetos, 607, *610*
Cariópsides (granos), 792, 793
cariotipo X0 (síndrome de Turner), 252, 352t, 354
cariotipo XXX (triple-X), 352t
cariotipo XXY (síndrome de Klinefelter), 252, 352t, 354
cariotipo XYY, 352t, 354-355
cariotipos (de cromosomas humanos), 221, 348, *349*, 366
anormalidades de cromosoma sexual , 252, 253-254, 352t, 354-355
prueba genética para, 364, 367
cariotipo de cromosomas humanos, 348-349, *349*
carne de animales salvajes, 1248
Carnegiea gigantea (saguaro), *1224*
carnero de las montañas, borrego cimarrón *(Ovis canadensis)*, 419-420, *419*
Carnívora (orden), 704t
carnívoros, 1013, *1014*, 1198
dientes, *1017*
carofitos (algas caráceas), *553*, 564, 580
carotena *b*, *59*, *59*, 343
carotenoides, 59, *59*, 70t, 1029
como se ve en abscisión de hoja, 738
en cloroplastos, 196, 738
carragenina, 553
Carson, Rachel, 1202
caroteno beta (o *b*-carotenos), 59, *59*, 343
carpelos (de flor), 386, 591-592, *591*, *592*, 594, *595*, 782-783, *783*
evolución de, 595, *595*, 596-597, *596*
cartílago, 55, *827*, 828
hueso vs., 689
cascada trófica, 1187
cascarón del huevo: como adaptación a la vida terrestre, 628, 694-695
caspasas, 96, 383
casquete fibroso del floema, 745, *746*
castaño de Indias, Ohio *(Aesculus glabra)*, *730*
castores, 704t
castración, 1084
catabolismo, 156, 172, 1024
catafilos o pérulas en las yemas, 750, *751*
catalasa, 94, 162
catalizadores, 162
ribosomas, 68, 293, 295, 450-451
Vea también enzimas
Catalogue of Life, (Catálogo de la vida) 482
catalpa del sur *(Catalpa bignonioides)*, *730*
cataratas, 1260
catecolaminas, 872-873, 1071
catídido de cola horquillada *(Scudderia furcata)*, *668*
cationes, 34-35
en organismos, 42
en suelos, 773
Caudipteryx, 697, *698*
causas próximas del comportamiento, 1128, 1135, 1149
causas últimas del comportamiento, 1128, 1149
Cavalier-Smith, Thomas, 555, 609
cavidad anterior del ojo, 928, *930*
cavidad corporal en insectos. *Vea* hemocele
cavidad corporal o del cuerpo: en esponjas, 641
Vea también celoma

cavidad de médula ósea, 828
cavidad de la pulpa (de dientes), 1017, *1018*
cavidad digestiva. *Vea* cavidad gastrovascular
cavidad gastrovascular
en cnidarios, *643*, 644, *645*, 646, *646*, 938, *938*, 1015, *1015*
en gusanos planarios, 649, *649*, 938, *938*, 1015, *1015*
cavidad pericardial, 947
cavidad peritoneal, 1017
cavidad pleural, 1001
cavidad posterior del ojo, 928, *930*
cavidad torácica, 1001
cavidades nasales, 998-999, *999*
caza excesiva: afecta diversidad biológica, 1248
caza ilegal de rinocerontes, 1247
CCK (colecistoquinina), 1022-1023, 122t, 1029
Cdqs (quinasas dependientes de ciclina), 224, *226*
cebada alpina *(Hordeum comosum)*, *1174*
cebra de Burchell *(Equus burchelli)*, 5
cebras, 704t, 1137
cebra de Burchell, 5
Cebus capucinus (mono de cara blanca), *468*
cecilias, anfibios , 686t, 692
Cech, Thomas, 295
Cdk-M, 224-225, *226*
cedro, rojo del oeste *(Thuja plicata)*, *618*
cefalización, 630, *648*, *672*, 884
en vertebrados, 683-684
cefalocordados. *Vea* lancetas
cefalópodos (Cephalopoda), 653t, *653*, 655-656
células especializadas de, 656
corazón de, 940
evolución de, 455, 457
gigantes, 457
ojos en, 927
sistema circulatorio, 654, 940
sistema nervioso de, 884
cefalópodos gigantes, 457
cefalosporina (antibiótico), 621
cefalotórax: de langostas, 667, *667*
ceguera, causas de, 93, 96, 343, 529t
ceguera al color, 253-254, *253*
ceguera al color, 253-254, *255*, 932
celacantos, *684*, 686t, 690, *691*
celoma (verdadero celoma), 632, *632*, 638, 648, 672
en artrópodos, 662
en equinodermos, 676, *678*
en lofotrocozoos, 648, 652
en moluscos, 652
evolución de, 632, 652
formación de, 633, *634*
Vea también seudoceloma
celoma verdadero. *Vea* celoma
celomados (verdaderos celomados), 632, *632*, 648
plano del cuerpo, *632*
Vea también seudocelomados
celomados verdaderos. *Vea* celomados
célula ancla, 382
célula basal de embrión de plantas en flor, 790, *791*
célula enjambre, 555-556
célula huevo, 373
cascarón. *Vea* cascarón del huevo
de plantas con flores, 592-593, 783
en reproducción sexual, 5
experimentos de trasplante nuclear, 372, *373*
formación de, 800
masas de, rana de la madera, *14*
oosferas, *548*
tamaño, *76*
Vea también oocitos
yema y patrón de división o escisión, 1109-1111, 1124
célula generativa (de grano de polen), 586, 593, *593*, 782, 784
célula pancreática, 83
células, 2-3, 74-104
ADN en, 86; células procariotas, 82, 214, 273, *519*, 521
cáncer. *Vea* células de cáncer
capas germinales de, 631-632
células neuroendocrinas, 1055
células que no se dividen, 660
como antenas receptoras, 99
conversión de energía en. *Vea* conversión de energía en células
cubiertas de, 101-102, 104
de animales. *Vea* células animales
determinación de. *Vea* determinación de células
diferenciación de. *Vea* diferenciación
diversidad de , *76*, 370
en plantas. *Vea* células vegetales
envejecimiento de las, 1123
estructura (componentes), 3, 60, 74-75, 75; técnicas bioquímicas para estudiar, 79-81, *81*. *Vea también* membranas celulares; paredes celulares; citoesqueleto; área nuclear en células procariotas, núcleo/núcleos (en células eucariotas); orgánulos; membrana plasmática (del plasma)
etiquetas de identificación de, *114*, 115
eucariotas. *Vea* células eucariotas
exportación en las, 92
formación de patrones. *Vea* formación de patrón
formas y función de, 76-77
formas, 76; movimiento/función y, 76-77, 100
fosfatos y, 1206
fraccionamiento celular, 79-81, *81*, 108
limitación en tamaño en, 75-76
mecanismos de control del crecimiento de, 387-388, *387*
membranas. *Vea* membranas de células (m. celulares)
modelo del funcionamiento de, 21
muerte de. *Vea* muerte de células
nivel de organización, 6, 7
orígenes de las, 75, 446, 449-454, 463
oxidación en, 37
patrones de expresión de proteínas, 339
pH en, 41
primeras células, 452-453
procariotas. *Vea* células procariotas
reducción en, 37
regulación de enzimas en, 147-148, 166-168, 170
respiración. *Vea* respiración celular
somáticas. *Vea* células somáticas
tamaños, 76, *76*
tinción de, 77-78, *78*, 79
transformación maligna de, 387, 388
unidades de medida, 75
uso de energía en. *Vea* ATP
célula(s) apical(es)
en el embrión de la planta con flores, 790
en helechos, 578
células acompañantes (componentes de tubos cribosos), 711t, *715*, 716-717, *716*, *747*
células alfa (páncreas), 1067-1068, 1069
células amacrinas (de retina), 930, *931*, 933
células ameboideas (en esponjas), 642, *642*
células animales, *83*, *85*
centrosoma, 98. *Vea también* centriolos
citocinesis en, 222, 223
complejos de Golgi en, 91
componentes de, 82-83, *83*, *85*. *Vea también* membranas celulares; citoesqueleto; núcleo (en células eucariotas); orgánulos; *y otros componentes específicos*
compuestos de la superficie de, 55
interfase en, *218*, *228*
mediadores químicos en, 59-60
meiosis en, *228-229*
membranas en, 59
mitosis en, *218-219*
tamaño de, 76
tiempos de generación de, 223
valor pH, 41
Vea también células; células eucariotas; células especializadas
cognición animal, 1133
células asesinas naturales (células Natural Killer, NK), 967
células B, 971-972, *972*, *973*, 975
activación y expansión clonal de, 975, *975*, *976*
diversidad de, 979
segmentos de genes de las regiones V, J y C, 979, *980*
células B de memoria, 972, *972*, 977
supervivencia, 979-980
células beta (páncreas), 1067-1068
células bipolares (de la retina), 930, *931*, 933
células caliciformes, 823, *823*
células cancerosas, 278, 300, 352, 356, 387, 982
células T_C destructoras, *983*
el sistema inmune y, 982-983, 991
locomoción, 100
metástasis, 387, 831, *831*
células CD4. *Vea* células ayudadoras T
células CD8. *Vea* células citotóxicas T
células cerebrales: transferencia electrónica en, 186
células ciliadas (sensoriales), 915t
receptores de corrientes de agua, 919, *919*
receptores de sonido, 921, 922-924, *923*
Vea también receptores de la gravedad
células clonadas: colonias, 327-328
células con dos flagelos (bicontes o biflagelados), 542t, 555, *555*
Vea también arqueoplástidios (arqueoplástidos), cromalveolados; excavados; rizarios
células con pigmentos sensibles a la luz (cromatóforos), 656
células conductoras en floemas, *715*, 716-717, *716*
células conductoras en xilema, *715*, 716, *716*
células constructoras de hueso (osteoblastos), 847
células contráctiles en cnidarios, 644, 845, *845*
células de collar (coanocitos), 641, *642*, 672
células de corcho, 711t, *717*, 718, 720, 750, *750*
células de cresta neural, 683, *684*, 1116
células de guarda (de estomas), 711t, *717*, 718, *731*, 732, *732*
en eudicotiledóneas vs. monocotiledóneas, 733, *734*
células de la glándula mamaria, *124*
células de la piel, 101, *106*, 127
tiempo de generación de, 223
Vea también células epiteliales/tejidos epiteliales
células de la retina, 927, *929*
células de levadura, *188*, 602, *603*
células de la raíz: potencial hídrico en, 754
células de la teca, 1086, *1087*
células de línea germinal, 233, 370
Vea también gametos
células de los tubos polínicos (de los granos de polen), 586, 593, *593*, 788
células de Merkel, 917, *917*
células de mohos mucilaginosos , 542t, 556-558, 559
señalización celular en, 135, *135*
clasificación, *541*
células de plasma (plasma celular), 971, 972, 975
células de riñón: transferencia de electrones en, 186
células de Schwann, 862, *862*, 865, *872*
células de Sertoli, 1081, *1081*, 1084
células del corazón (cardiacas): transferencia de electrones en, 186
células del cuerpo. *Vea* células somáticas
células del hígado (hepáticas), 54, 89, 1021
desintoxicación o detoxificación en, 94
transferencia de electrones en, 186
células del músculo esquelético (fibras musculares), 60, 308, 850,*851*
activación de, 144
acumulación de lactato en, 189, 855
almacenamiento de energía, 54, 189, 855, 858
características de las, 855t
potencial de acción en, 852
potencial de membrana plasmática. *Vea* potencial de membrana
tiempo de generación en, 223
tipos de , 855, 858
transferencia de electrones en, 186
células del músculo(miocitos), 60, 308
potencial de membrana de las. *Vea* potencial de membrana
Vea también células del músculo esquelético
células del sistema inmune
en respuestas inmunes específicas, 971-973, *972*, 990
en respuestas inmunes no específicas, 966-967
transferencia de información entre, 8
células dendríticas, 942, 967, *972*, 973
vacunas para el cáncer hechas de, 983
células diana o células blanco
de hormonas, 1053, 1057
de señalización, 135-136
células diferenciadas, 370
de células madre, 373-375
Vea también diferenciación celular; órganos; tejidos
células diploides, 227, 231, 233, 234, 1109
células en cadena con forma de rayos (en xilema/floema secundario), 748-750, *749*
células ependimales, *864*, 865
células epidérmicas/epidérmicas (de plantas), 711t, *717*, 718, *718*
en hojas, 730, *731*, *732*, 733
en raíces: de eudicotiledóneas herbáceas, 763, *763*, *764*; de monocotiledóneas, 766, *767*; de plantas leñosas, 767
en tallos: de eudicotiledóneas herbáceas, 745, *746*; de monocotiledóneas, 746, *747*; de plantas leñosas, 750
células eucariotas, 3, 82-86, *83*, *84*, *85*, 103, 537
ADN, 214, 273, 521
almacenamiento de energía en, 82-83
ARNm en, 290-291, 304; modificación posttranscripcional, 291-293, *292*, 319
célula ancla, 382
estructura (componentes/compartimientos), 82-83, *83*, *84*, *85*, 90t; ultraestructura, 539, 558. *Vea también* membranas celulares; citoesqueleto; núcleo/núcleos(en células eucariotas); orgánulos; *y otros componentes específicos*
estructura génica de, 292-293, 298
iniciación de la translación en, 295
moléculas de ADN en, 273
regulación génica o genética en, 308-309, 314-320, *315*, 321
tamaño, *76*, 82
tiempo de generación de, 223
transcripción en, 289, 289-293, *292*, 298, *298*; regulación de, 317-319, *319*
ultraestructura, 539, 558
Vea también células animales; células; eucariotas; células vegetales
Células F^+, células F^-, 523
células fundadoras, 382
células ganglionares (de retina), 930, *931*, 933
células gliales, 829, *830*, 860, *860*, 861, 862, 863-865, *864*, 879
células granulosas, 1085-1086, *1087*, 1108
células haploides, 227, 229, 231, 233, 234
células híbridas: experimento humano-ratón, 109-110, *109*
células horizontales (interneuronas de la retina), 930, *931*, 933
células intersticiales (en testículos), 1083-1084
células lisogénicas, 506
células madre adultas, 374
células madre embrionarias(células ME), 22, 336, 339, 374, *375*, 388

células madre pluripotentes, 374
inducidas (células CMPi o iPS), 375
células madre pluripotentes inducidas (CMPi), 375
células madre, 373-375, 388, 719, 1107
cáncer como enfermedad de, 388
células madre embrionarias, 22, 336, 339, 374, *375*
células madre pluripotentes inducidas CMPi, 375
clonación en terapia humana y, 375
como tejidos de reposición, 989
desarrollo de linfocitos a partir de, 972
en terapias de enfermedad cardiovascular, 959
investigación sobre, 22, 374
células ME. *Vea* células madre embrionarias
células meristemáticas. *Vea* células madre
células MPi (células madre pluripotentes inducidas), 375
células multinucleadas, 222
células nerviosas. *Vea* neuronas
células neuroendocrinas, 1055
células NK. *Vea* células asesinas naturales
células óseas. *Vea* osteocitos
células parietales (glándulas gástricas), 1018, *1019*
células presentadoras de antígeno. *Vea* CPA
células principales (de las glándulas gástricas), 1018, *1019*
células procariotas, 3, 81-82, *82*, 103, 517-533
ADN, *82*, 214, 273, *519*, 521
almacenamiento de energía en, 82
cadena de transporte de electrones, 177
división de, 222-223, *224*, *517*, 522
estructura (componentes), 81-82, *82*, 518-521, *519*, 534. *Vea también componentes específicos*
tamaño, *76*, 81, 518
tiempo de generación, 223
Vea también células procariotas
células sanguíneas blancas (CsSB/leucocitos), 828, *941*, 942-943, 942t
cáncer: linfoma difuso de células grandes B, 338
en fagocitosis, 125, *125*, 942
movimiento, 76-77, 100
Vea también neutrófilos
células sanguíneas rojas (CSR/eritrocitos), 118, 308, 700, 828, 941-942, *941*, 942t, *944*
glucosa en, 120-121
membrana plasmática en, 108
producción de, 941
tamaño de, *76*, 941
Vea también hemoglobina
células sanguíneas. *Vea* células rojas de la sangre (eritrocitos); células blancas de la sangre (linfocitos)
células sensoriales, células epiteliales como, 843
células sinérgidas (en saco embriónico), 593, *593*, 789
células somáticas, 233, 265, 339, 370
cromosomas en, 226-227
división de. *Vea* mitosis
divisiones como limitadas en número en, 278
mutaciones en, 304, 416
vías de desarrollo, *371*
células subsidiarias (por estomas), 732, *732*
células T ayudadoras, (células T_a/CD4), *972*, 973, 974
activación de, 974, *974*, 975, *975*; y expansión clonal, 974, *974*
células T citotóxicas (células T_c/CD8), 972, 973, 974
activación y expansión clonal de, 974
células T de memoria , *972*, 973, 979
células T_c efectoras, 974
células T reguladoras, 973
células T, 971, *972*
desarrollo y selección de, 973
destrucción de células infectadas por, 973-974, *974*
diversidad de, 979
y factor de necrosis tumoral, 968
células T_c efectoras, 974
destrucción de células cancerosas, *983*
células totipotentes, 370, 372, *372*
célula apical, 578
células urticantes (cnidocitos), 644, *644*, *645*
células vegetales, 82, *83*, *84*, 370
célula(s) apical(es), 578, 790
citocinesis en, 222, 223
complejos de Golgi en, 91
componentes, 82-83, *83*, *84*, 562. *Vea también* membranas celulares; citoesqueleto; núcleo/núcleos en (en células eucariotas); orgánulos; vacuolas; *y otros componentes específicos*
determinación de, 722-723, 726
diferenciación de, 713, 722-723, 726
división de, 721, *722*. *Vea también* división celular
en células de los tubos de polen, 593, *593*, 782
en células generativas, 593, *593*, 782
en las paredes celulares. *Vea* pared de las células vegetales
esteroides en, 111
expresión génica diferencial en, 723
fuerza mecánica en , 93
interfase en, *218*, *228*
meiosis en, 228-229
membranas de, 59
mitosis en, *218-219*
presión de turgencia en, 93, 118–119, *119*
receptores de superficie en, 139
sistemas inmunitario y, 817
uniones en, 129-130, *130*
valor pH, 41
Vea también células; células eucariotas
celulosa, 51, 54-55, *56*, 102, 619, 714
digestión de, 54-55, 543, 1013, 1023
en protistas, 544, 545, 548, 553
centrifugación diferencial, 80, *81*
centrifugación, gradiente de densidad, 80-81, *81*, 271-272
centrifugación por gradiente de densidad, 80-81, *81*, 271-272
centriolos, *85*, 90t, 98, 99, *99*
en meiosis, *228-229*, 230
en mitosis, *218-219*, 219-220
centro de aprendizaje (cerebro), *897*
centro de evaluación de amenazas (cerebro), *897*
centro de origen (de especies), 1237, 1240
centro del impulso sexual (en el cerebro), 897
centro emocional (cerebro), 897
centros de reacción de clorofila, 200, *200*
centros organizadores de microtúbulos (COMs), 98, 219-220, *219*
centros respiratorios (en el bulbo raquídeo), 1004
centrómeros (de cromosomas)
en meiosis, 230
en mitosis, 218, *218*, *219*, 221
centros de control cardiaco (en el cerebro), 950-951
centrosomas, 98
Vea también centriolos
Cepaea nemoralis (caracol de bosque), *411*
cepas mutantes: estudio de, 310-311
Cerastium arvense (oreja de ratón), *1174*
Ceratitis capitata (mosca de la fruta del Mediterráneo), *929*
cerca de ahogamiento, 1007
cerdo hormiguero (*Orycteropus afer*), 403, *404*
cerdos, 404, *407*, 704t
órganos de transplante provenientes de, 989
regulación génica en, 308-309, *308*
cerebelo, 886-888, 886t, *887*, 891t, *892*, *893*, *894*
cerebro, 700, 886-888, 886t, *887*, 891t, *892*, 908-909
hemisferios, 893
lóbulos, 892, *894*
cerebro
cerebros grandes de primates/antropoides /homínidos, 466, 468, 472, *472*, 474, 475
desarrollo enbrionario del, 886, 886t, *886*, 888, 908
en anfibios, *887*, 888
en *Archaeopteryx*, 698
en aves, 700, 886, *887*, 888
en cefalópodos, 884
en invertebrados, 883, 884
en mamíferos, 700, *887*, 888
en peces, *887*, 888
en reptiles, *887*, 888
en vertebrados, 684, *885*, 886-888, 886t, *886*, *887*, 908
evolución de, 683-684, 884, 886-888, *887*
experiencia traumática y, 898
humano. *Vea* cerebro humano
neurogénesis en, 861, 862-863
señalización celular en, 865
sistema de recompensa/circuitos, 144-145, 897-899, 905, 1030
cerebro humano, 6, 684, *885*, 886-888, 886t, *886*
sección frontal, *889*
hemisferios del, 893
sección sagital media, 889, *893*
efecto de la reversión en el control del 892
nivel social y, 1140
Certhidia olivacea (pinzón mosquitero), *396*
Cervarix, 1102
cerveza: valor de pH, *41*
césped o grama de Bermudas *(Cynodon dactylon)*, *730*
Cestodos (clase), 648, 648t
Vea también tenias
Cetáceas (orden), 704t
cetáceos, 1138, 1148
evolución de, 398
Vea también delfines; ballenas
cetoacidosis, 1070
cetonas, 49, *50*
chacales, *491*
Chain, Ernst Boris, 17
chaparral, *1188*, 1213, 1223-1224, *1224*, *1227*, 1239
chaperonas moleculares, 66, 90-91, 297
chaperonas moleculares, 66, 90-91, 297, 314
Chara, *553*
Chargaff, Erwin, 267t
Chase, Martha, 265, 267t
Chatton, Edouard, 485
Chelonia mydas (tortuga verde), *696*, 1245
Chengjiang (China), 455, 629
fósiles de, 629, 682-683
chimeneas del océano profundo. *Vea* chimeneas hidrotermales
chimeneas. *Vea* chimeneas hidrotermales
chimpancé bonobo *(Pan paniscus)*, *470*
Vea también chimpancés
chimpancé *(Pan troglodytes)*
clasificación, *12*
comportamiento cultural en, 1149
experimento de aprendizaje, 19, 20
jerarquías de dominio en, 1139
secuenciación de genomas, 338, 470
y homínidos: antecesores comunes, *467*, 472
y humanos: cercanía, 405, *406*, *467*, 470
chimpancés *(Pan)*
bonobo, *470*
clasificación, *12*, *467*, 469
orígenes, 470
Vea también chimpancé *(Pan troglodytes)*
Chimpancés. Vea chimpancés
China
tasa de fertilidad en, 1168, 1168t
yacimientosde fósiles/depósitos, 455, 458, 460, 461, 697, 698. *Vea también* Chengjiang
chinches, 668t, *668*
chinches de cama, 668t
Chironex fleckeri (avispa de mar), 645-646
Chiroptera (orden), 704t
Chlamydomonas, *538*, *571*
ciclo vital, *554*
CHM(complejo de histocompatibilidad mayor), 973
Chondrichthyes (clase), 686t, 687-688
Vea también peces cartilaginosos
choque séptico, 968
Chrysaora fuscencs (ortiga de mar), 643
Chrysops vittatus (tábano), *668*
Chthamalus stellatus: competencia por recursos limitados, 1177, *1177*
chupones, 798-799, *799*
cianobacterias, 452-453, *452*, 524, 524t, 527, 529t, 531
clasificación de, 525
cloroplastos en, como evolución de, 454, *454*, 529t, 539
como organismos productores primarios, 1198
en simbiosis en los líquenes, 602, 617
fijación de nitrógeno por, 525, 1204
filamentosas, 1204
origen de, 45t
cianobacterias filamentosas, 1204
cicadofitas, 584, 587, *588*, 599
clasificación de, *585*
especies en peligro, 1253t
origen de, 456t, 458, 595
cíclidos, 436
en el lago Tanganika, 421-422, *422*
en el lago Victoria, 436-437, *436*, *437*, 441
cíclidos, 436-437, *437*
datos a partir de, 15-16; integración de un conjunto grande de datos, 21
en clonación, 373, *374*
en genómica comparativa, 491, *491*, 570, *571*
descubrimiento casual en, 17
en evolución de plantas con flores, *598*
en evolución in vitro (de ARN), 450, *451*
en fototropismo, 807-808, *807*, *808*, 818
experimentos de reproducción endogámica de Mendel, 237-238, 238-241, 240t, *240*, 245
grupo experimental y de control en, 18
interpretación de, 19
la formación de moléculas orgánicas (atmósfera primitiva), 448, *448*, 449
mutación de genes y efecto en el color de las flores, *788*, 789
observaciones en, 16-17
sobre aprendizaje de chimpancés, 19, *20*
sobre células totipotentes, 372, *372*, 723
sobre clorofila y fotosíntesis, *197*
sobre determinación del genotipo, *244*
sobre endogamia, 415, *415*
sobre evolución de eucariotas, 555
sobre evolución de plantas, 570, *571*
sobre evolución rápida, 407-408, *408*
sobre fosforilación oxidativa, *183*
sobre fusión de membrana humano-ratón, 109-110, *109*
sobre la hipótesis de un gen, una enzima, 283-284, *284*
sobre ligamiento de genes, *250*
sobre micorrizas y crecimiento de plantas, 617, *618*
sobre microtúbulos del huso, 222
sobre moléculas de señalización ERQ 1 y ERQ 2, *150*
sobre polidnavirus, 512, *513*
sobre ratones transgénicos, 341, *341*, 384-385, *385*
sobre regeneración, *86-87*
sobre remoción del núcleo, 18-19, *18*
sobre replicación de ADN, 271-272, *272*
sobre reproducción viral, 265, *266*
sobre selección dependiente de la frecuencia, 421-422, *422*
sobre selección natural, 407-408, *408*, 421-422, *422*
sobre transformación (de ADN), *264*
sobre transplante nuclear/totipotencia nuclear, 372, 373, *373*, *374*
ciclinas, 224
ciclo CAC o CAT. *Vea* ciclo del ácido cítrico o ciclo de los ácidos tricarboxílicos
ciclo de Calvin (rutaC_3), *199*, 204-206, *205*
Ciclo de Krebs. *Vea* ciclo de ácido cítrico

ciclo de la urea, 1035-1036
ciclo de luz-oscuridad, 1135
ciclo del ácido cítrico, 174t, *174*, 175, 177, *181*
ciclo del ácido cítrico, 175, 177, *180*, *181*; cadena de transporte de electrones, 177, 180, *182*, 184; glicólisis, 175, *176*, *179*
en fermentación, 188, 189
NADPH vs., 198-199
producción de, 161-162, *161*
ciclo del ácido tricarboxílico. *Vea* ciclo del ácido cítrico
ciclo del carbono, 453, 1203-1204, *1203*, 1215
actividades humanas y, 1204
ciclo del fósforo, 1206-1207, *1206*, 1215
actividad humana y, 1207
ciclo del nitrógeno, 187, 531, 1204-1206, *1205*, 1215
actividades humanas y, 1206
ciclo hidrológico (del agua), 1207-1208, *1207*, 1215
desforestación y, 1254
ecosistemas de agua dulce en, 1228
transpiración en, 737, 1208
ciclo lisogénico, 506, *506*, 515
ciclo lítico, 505-506, *505*, 515
ciclo lunar; y comportamiento animal, 1134-1135
ciclo menstrual: regulación de la hormona del, 1089-1093
ciclo vigilia-sueño (dormir-despertar), 894-896, *896*, 909
ciclopentano, *47*
ciclos biogeoquímicos, 1203-1208, 1215
ciclo del carbono, 1203-1204, *1203*, 1215
ciclo del fósforo, 1206-1207, *1206*, 1215
ciclo del nitrógeno, 1204-1206, *1205*, 1215
ciclo hidrológico (del agua), 1207-1208, *1207*, 1215
ciclos de materia. *Vea* ciclos biogeoquímicos
ciclos de vida de los virus tumorales de ARN, 300, 301
ciclos de vida sexual. *Vea* ciclos vitales
ciclos del estro (c. estral), 1093
ciclos sexuales y feromonas sexuales, 1139
ciclo(s) celular(es) (eucariotas), 217-223, *217*, 234
fase M. *Vea* mitosis
interfase, 217, *218*, *227*, *228*, 255
promotores e inhibidores, 224-225
puntos de control, 224, *225*
regulación de, 223-225, *225*, *226*, 234
sincronización del núcleo donador y los ciclos celulares del óvulo, 373
ciclos vitales (de eucariotas), 214, *232*, 233, 235
de animales, *232*, 233, 235; duela sanguínea hepática, *650*; mosca de la fruta, *378*; hidrozoos, 645, *646*; insectos, 669, 670; planarias , *649*, tenias, *651*
de hongos, *232*, 233, 235, *604*, 623; ascomicetos, 611-612, *613*; basidiomicetos, 612-614, *613*, *616*; quitridiomicetos, 607, *608*; glomeromicetos, 609-611; cigomicetos, 607-609, *610*
de plantas, *232*, 233, 235, 562-563, *563*; coníferas, 585-587, *586*, 598; helechos, 573-574, *576*, 580; plantas con flores, 592-594, *593*, 599, 782-784; plantas heterospóricas, 576-578, *578*; equisetos, 575; musgos, 566-567, *568*, 580
de protistas, 232, 233, 235; *Chlamydomonas*, *554*; *Plasmodium (falciparum)*, *546*; moho del agua, 548-549, *548*
ciclosporina, 621, 989
cicuta occidental*(Tsuga heterophylla)*, *1191*
ciego, *1016*, 1023
ciempiés, 457, 663t, 664, *665*
ciencia (proceso), 15-22, 24, 396, 398
asuntos éticos, 22. *Vea también* aspectos éticos en genética humana
como de autocorrección, 348, 579
honestidad en, 22
método. *Vea* método científico
procesos de razonamiento, 16
y tecnología, 22
Vea también experimentos; hipótesis; predicciones; método ciencia ambiental, 1154
científico; teorías
ciervo, 514, 704t, 1143
productividad primaria, 1200
comunicación mediante el olfato, 1139
cigarras, 668t, *669*
cigomicetos, 606t, *606*, 607-609, *609*, 624
ciclo vital, 607-609, *610*
Vea también microsporidios
cigosporangios, 607, *610*
cigosporas, 607, 609, *610*
cigoto totipotente, 1109
cigoto(s), 214, 226, 227, *242*, 627, 1078
cigueña de cabeza pelada (*Myctetia americana*), *696*
ciliados, 542t, 544, 547-548, 559
clasificación, *541*
Vea también Paramecium
cilindro vascular. *Vea* estela
cilio primario, 99
cilios, 4, 90t, 98-99, *100*, 104
en bronquios, 1001; como quimiorreceptores, 1007
de protistas, 538; *Paramecium*, *3*, 547, *547*
cinetocoras
en meiosis, 230, *231*
en mitosis, 217, *218*, *219*, *220*, 221
cinetocoras hermanas, 231
cinetoplastos, 543-544
cintura escapular, 846
cintura pélvica, 846, *847*
Ciona intestinalis (tunicados), 683
circuitos neurales, 862, 878
circulación: sin estructuras circulatorias, 938-939, 960
Vea también flujo sanguíneo; sistema(s) circulatorio(s); circulación pulmonar; circulación sistémica
circulación pulmonar, 693, 946, 954, *954*, 955, 961
circulación sistémica, 693, 946, 954, *954*, 955-956, 961
Círculo Ártico, 1219
círculo cardiaco, 949-950, *950*, 961
Cirripedia (clase), 663t
cirugías de bypass (derivación), 959
cirugía de bypass coronario, 959
clasificación con base en, 11-14, *13*, 483-487, *485*, 488, 489, 493, *494*
representación de. *Vea* cladogramas
Vea también clados específicos
cis caras del Complejo de Golgi, 91, *91*, *92*
cisteína, *63*
cisternas (sacos membranosos), 91, 92
cistos (de protistas), 555
de *Giardia*, 542
cisuras (en corteza cerebral), 888
CITES (Convention on International Trade in Endangered Species of Wild Flora and Fauna, Convención sobre el comercio internacional de especies amenazadas de fauna y flora silvestre), 1253, 1261 clados, 11, 486
citocinesis, 217
citocromo *c* oxidasa, 180, *182*
citocromo *c*, 96, 180
en ancestros comunes, 405
citocromos, 162, 180, 182
citoesqueleto, 74, *74*, 90t, 97-101, 104
avances en investigación, 75
funciones, 90t
respiración aeróbica, 174, *174*, 175
Vea también microfilamentos; microtúbulos
citosol, 82, 102
citoplasma, 82
división de. *Vea* citocinesis
en células procariotas, 518-519
Vea también orgánulos
citoquinas, 966, 967-968, 990
después de meiosis, 229, 231
después de mitosis, *219*, 222, 223, *223*
en la respuesta inflamatoria, 969, 970-971
Vea también quimiocinas; interferones; interleucinas; factor de necrosis de tumor
citoquinina(s), 225, 342, 772, *805*, 810, 818
citosina (en ADN), 68, *68*, 267, *267*
unión a guanina, 270-271, *270*
citrato (ciclo de ácido cítrico), 175, 177, *180*, *181*
cladistas (sistemática filogenética), 493-497
cladogramas, 11, 13, 486-487, 492, 494, *495*, *496*, *497*
amniotas, *694*
análisis de organismos diferentes en, 493, *495*
animales, *635*
árbol de la vida, 486-487, *487*
ballenas y parientes vivos más cercanos, 405-406, *407*
clados, *491*
construcción de, 493-494, *495*; parsimonia en, 496-497, *497*
cordados, *680*, *684*
dominios, *13*, *485*, *487*, 525
en características derivadas compartidas, 494-496, *495*, *496*
estilos, 496, *496*
eucariotas, *541*, *555*
gimnospermas, *585*
hongos, *606*
interpretación de, 496
invertebrados, *635*
mamíferos, *701*
nodos en, 487
parsimonia en la construcción de, 496-497, *497*
plantas con flores, *597*
plantas con semillas, *585*
plantas vasculares sin semillas, *573*
plantas, *564*, *565*
primates, *467*
protistas, *541*
ramas en, 487, 494-496
reinos, *13*
relaciones evolutivas como se muestra en, 486-487, *487*, 491-492, *492*, 496, *496*
reptiles, *694*, *701*
supergrupos, *541*
vertebrados, *684*
clamidia (STD), 1102, 1102t
causa de, 533t
cíados, 11, 486
clamidia (bacteria), *525*, 527, 529t, 533t
clase IgA (anticuerpos), 978
clase IgD (anticuerpos), 978
clase IgE (anticuerpos), 978
clase IgG (anticuerpos), 978
clase IgM (anticuerpos), 978
clases (en taxomonía), 11, 483
clasificación (de organismos), 11-14, 482-488
aislamiento reproductivo y, 427
basada en categorías tradicionales de Linneo (similitud fenotípica), 11, *12*, 483, *484*
basada en clados (ascendencia común/caracteres compartidos), 11-14, *13*, 483-487, *485*, 488, 489, 493, *494*
cambio de paradigma, 21
clasificaciones de cinco reinos, 485
Vea también relaciones evolutivas; *y bajo especies o tipos específicos de organismos*
clasificación de cinco reinos de la vida, 485
clasificación jerárquica. *Vea* sistemática; taxonomía
clatrina, proteína 126, *126*
Claviceps purpurea (ascomiceto), 621
clavículas, 846, *847*
Clemens, Frederick E., 1192
clima
microclimas, 1213
y ecosistemas, 1212-1213, *1212*
Vea también precipitación; temperatura
clinas (variación clinal), 422-423, *423*
clitelo (en lombrices de tierra), *657*, 658
clítoris, 1088, *1088*
clivaje o segmentación del cigoto/embrión, 627, 633, 637, 1109-1112, 1124
en aves, 1109, 1111, 1124
clivaje radial, 633, *633*, *676*, *1110*, 1111
clivaje determinado, 633
clivaje en espiral, 633, *633*, 1111
clivaje indeterminado, 633, 676
en deuterostómeros, 633, *676*
en humanos, *1096*, *1118*
en protóstomos, 633
en reptiles, 1109, 1111
yema y el patrón de, 1109-1111, 1124
clivaje o segmentación determinada, 633
clivaje o segmentación en espiral, 633, *633*
clivaje o segmentación indeterminada, 633
clivaje o segmentación radial, 633, *633*, *676*
cloaca
en aves, 700
en tiburones, 688, *689*
clonación
de ADN, 324-329, 620-621
de especies en peligro de extinción, 373, 1251
de zanahorias, 372, *372*, 723
problemas éticos, 375
clonación reproductiva /clonación terapéutica, en humanos, 375
de mamíferos, 373, *374*
clonación de ADN, 324-329, 620-621
clonación para la terapia humana , 375
clonación reproductiva en humanos, 375
clones, 226, 372
Vea también clonación
cloro, 31
enlace iónico, 35
función en organismos/plantas, 27t, 776, 776t
modelo de Bohr, *28*
clorofila *a*, 195-196, *196*, *197*
clorofila *b*, 195-196, *196*, *197*
clorofila (en cloroplastos), 96, 195-198
aceptores de electrones, 200
estructura, 195, *196*
excitación de, 196
organización de, 200, *200*
y fotosíntesis, 31, 195, 196-198, *197*, 200, *200*
clorofluorocarbonos (CFCs)
y cambio climático, 1256, 1256t
y destrucción del ozono, 1259, 1260
cloroformo de metilo: destrucción del ozono y, 1259, 1260
cloroplastos, 74, 82, 83, *83*, *84*, 90t, *94*, 96-97, *96*, 104, 195-198, *196*
división de, 222
evolución de, 94, 454, *454*, 529t, 539, *540*
fotosíntesis en, *95*, 96-97
genes en, 342
membranas, *96*
síntesis del ATP en, 123
tamaño, *76*
y mitocondrias, 209
cloroquina, 546
cloruro, 1028t
cloruro, cambio o desplazamiento en el plasma , 1004
cloruro de sodio. *Vea* sal
clostridios, 529t
Clostridium botulinum, 506, 529t, 533-534, 533t
Clostridium perfringens, 520
Clostridium tetani, 520, 533t
cnidarios, 630, 643-647, 672
atributos/características, 636t, 671t
cavidad gastrovascular, *643*, 644, *645*, 646, *646*, 938, *938*, 1015, *1015*
células especializadas, 644, *644*, *645*
circulación en, 938
clasificación, *635*, 636t
esqueleto hidrostático, 644, 845, *845*
formas corporales, 643-644, *643*, *646*
grupos, 644t, 645-647, 672
importancia ecológica, 640
ocelos (mancha ocular), 927
órganos/sistemas de órganos *643*, 644, *645*, *646*

redes nerviosas, 644, 883, *883*
respuestas inmunes en, 965
Vea también anthozoa; cubozoa; hidrozoa; medusas (scifozoa)
cnidocitos (células urticantes), 644, *644, 645*
CO_2. *Vea* dióxido de carbono
coagulación sanguínea, 943, *943*, 960
factor VIII, 339, 361
prevención de, 942
y trombosis, *959*
coanocitos (células collar), 641, *642*, 672
coanoflagelados, 106, 542t, 558, *558*, 559
clasificación, *541*, *629*, *635*
vs. esponjas, 641
y evolución animal, 151, 558, 629
cobalto, 27t
cobertura corporal como barrera a patógenos, 966
adaptada a la a vida terrestre, 628, 692, 693
Vea también pelo; piel
cobertura gelatinosa del huevo, 1108
cobre
función en organismos/plantas, 27t, 776, 776t
nutriente inorgánicos para animales, 1028t
cocaína, 867, 875, 904, *905*, 906t
cochinillas de humedad, 667
cóclea, 700, 920-921, *923*
cocodrilo del Nilo *(Crocodilus niloticus)*, *696*
cocodrilos, *696*, 697
ancestros, 458
características de, 686t, 695t
clasificación de, *694*
cuidado de los progenitores , *1145*
orígenes de, 458, 459
cocodrilianos, 695t, 696, 697
corazón en, 695, 946
Vea también cocodrilos
cocolitofóridos, *550*, 551
cocos/cocobacterias, 518, *518*
codeína, 875, 906t
código de colores para capas germinales, 113
código genético, 6, 285, *286*, 304
descifrado del, 287-288
orígenes del, 451
redundancia del, 288
universalidad del, 288, 401-405
código de barras de, ADN, 490
código triplete, 285
repeticiones en enfermedad de Huntington, 360
Vea también codones
CODIS (Combined ADN Index System, Sistema de Índice de ADN combinado), 340
codominancia, 256, 261
codón de iniciación, 290, *291*
codón de terminación, 291, *291*
mutaciones y, 301-303
codones, 285, *286*, 288, 404-405
codón de iniciación, 290, *291*
codón de terminación, 291, *291*
mutaciones y, 301-303
coeficiente de consanguinidad (parentesco), 1146
coeficiente de sedimentación, 491
coeficientes en ecuaciones químicas, 32
Coelophysis, 460
coenzima A, 165, *180*, *181*, 1025
succinil-coenzima A, *181*
Vea también acetil CoA
coenzima Q (CoQ/ubiquinona), 180, 186
coenzimas, 164-165
coevolución, 1180, 1193
de plantas con flores y polinizadores animales, 594, 595-596, 784-785, 788, 800
cofactores (para enzimas), 164, 776
cognición animal, 1133, 1150
Cohen, Joel, 1166
cohesinas, 218, *219*, *220*, 221, 230-231
cohesión de agua, 38, 754
y transporte en tallos, 754, *755*
cohorte (grupo de individuos): tabla de vida y, 1163, 1163t, 1170
coitus interruptus (para control de natalidad), 1099t
cola de caballo (*Equisetum*), 566t, 574-575, *577*
clasificación, 571-572
origen, 456t, 457
cola de pavo, seta *(Trametes versicolor)*, *615*
cola de zorro (de raíces superficiales), 1179
cola post-anal, musculatura de la, 680, *680*
cola prensil, 468, 469
colágeno(s), 61, 66, *67*, 102, *102*, 823
colapso híbrido, 430, *431*
colas poli-A, 291-292, 319
colaterales del axón, 862, *862*
coleóptilos, 797, *797*
fototrofismo en, 807-808, *807*, *808*
cólera, 533t
causa de, 150, 533t
colesterol, *59*, *60*, *110*, 125
como molécula hidrofóbica, 38
hormonas sintetizadas a partir de. *Vea* hormonas esteroides
ingesta/transporte de, 125-127, *126*, 1025
síntesis de, 89
y enfermedad cardiovascular, 126, 1025
y fluidez de membrana, 111
colchicina, 348
colecistoquinina (CCQ), 1022-1023, 1022t, 1029
Coleoptera (orden), 668t
colibrí garganta de rubí *(Archilochus colubris)*, 1135
colibrí de pico ancho, *787*
colibríes
calor generado por, 183
de pico ancho, *787*
flores polinizadas por, 787, 788, 789
garganta de rubí, 1135
colículos inferiores, 886t, 888
colículos superiores, 886t, 888
colículos: superior e inferior, 886t, 888
colina, *58*, *59*
Colmenilla amarilla *(Morchella esculenta)*, *620*
colocación de un stent coronario, 959
Colombia: riqueza de especies en, 1189
colon, *1016*, 1023
colonias *Volvox*, 553
colonias
de álamo temblón, 798
de briozoos, 659, *659*
de células clonadas, 327-328
de corales. *Vea* arrecifes de coral
de hidrozoos, 645, *646*
de insectos, 669
de protistas, 538, *538*
tunicados, *681*, *682*
colonización
efecto fundador, 417
y especiación, 432
color de pelaje, *254*, *255*, 256, 257, *258*, 258-259, *259*
color morado percibido por las abejas, 787
coloración. *Vea* color
coloración(es) de color(es)
aposemática (señal de advertencia), 692, 1131
críptica. *Vea* coloración críptica
de anfibios, 692
de aves, 700
de flores, 787
de plumas, 698
experimentos agrícolas con acolchados de colores, *815*
Vea también color del pelaje
coloración aposemática, 1131, 1181
coloración críptica, 670, 1181, 1182
células con pigmentos que reflejan la luz (cromatóforos), 656
coloración de advertencia (coloración aposemática), 1131
coloración de advertencia, 1181
Columbia Británica: depósitos/yacimientos de fósiles, *398*, 452, 455, 629, 663
columna espinal. *Vea* columna vertebral
columna vertebral, 683, 846, 1115
comadrejas, 704t
combinación de exones: evolución por, 298
combustibles, fósiles. *Vea* combustibles fósiles
combustibles fósiles, 1204
combustión de, 1204, 1206, 1256
combustión: de combustibles fósiles, 1204, 1206, 1256
comensalismo, 530, 538
en comunidades, 1178t, 1182, 1184, *1184*, 1194
comparaciones moleculares (de especies), 338, 404-406, *406*, 490-491
compartir un electrón, 32-33, *33*
compensación de dosis (cromosomas X), 254-255, 354
competencia, 1175, 1177-1180, 1178t, *1178*, 1193
competencia de explotación, 1160
competencia de interferencia, 1160
competencia interespecífica, 1177, 1178, 1193
competencia intraespecífica, 1160, 1177, 1193
exclusión competitiva, resultado de la, 1178, 1193
por recursos limitados mediante lucha (suficiente para unos/insuficiente para otros), 1160
por recursos limitados tipo concurso (ganadores/perdedores), 1160
repartición de recursos, 1179, 1193
tamaño de población y, 1158, 1160
competencia de explotación, 1160
competencia interespecífica, 1177, 1178, 1193
desplazamiento de caracteres como consecuencia de la, 1179-1180, *1181*, 1193
competencia intraespecífica, 1160, 1177
competencia mediante lucha, 1160
competencia por interferencia, 1160, 1193
competencia tipo concurso (por recursos), 1160
complejo apical (de microtúbulos), 546
complejo ALH (complejo de antígenos de leucocitos humanos), 973
complejo de antígenos de leucocitos humanos (complejo ALH), 973
Complejo de Golgi, 74, *83*, *84*, *85*, 90t, 91-93, *91*, 92, 103
síntesis y transporte de proteínas, 91-92, *92*, 113-114, *113*
complejo de histocompatibilidad mayor (CHM), 973
complejo de iniciación (en traducción), 294-295, *295*, 297
complejo promotor de anafase (CPA), 224-225
complejo ribonucleoproteínico nuclear pequeño (RNPnp), 293
complejo sinaptonémico, 230, *230*
complejos antena de clorofila, 200, *200*
complejos antígeno-anticuerpo, 977, *977*
complejos de ciclina Cdc, 224
M-Cdc, 224-225, *226*
complejos dependientes de ciclina, 224, *226*
complejos de enzima-substrato (complejos ES), 163-164, *164*
complejos de genes. *Vea* operones (en bacterias)
complejos de transporte de electrones, 180, *182*, 184, *185*
complejos multienzimas, 166
complejos ribonucleoproteínicos nucleares pequeños (RNPp), 293
complejos SE. *Vea* complejos de sustrato-enzima
componentes de las bases nucleótidas del ADN, 267-268, 267t
comportamiento alimentario(forrajeo), 1136-1137
comportamiento altruista, 1146-1148, 1151
comportamiento aprendido: como cultura, 19, 478
comportamiento colectivo, 1161
comportamiento cooperativo, 1146-1148
comportamiento (de animales), 1127-1152
altruista (ayuda a otros), 1146, 1148
aprendizaje por experiencia y, 1129-1130, 1131-1134
causas próximas del, 1128, 1135, 1149
causas últimas del, 1128, 1149
como adaptación, 1128-1131, 1134-1136, 1149
comunicación y, 1138-1139, *1138*
interacción genes-ambiente, 1128-1130, 1149
para el forrajeo (aprovisionamiento de alimento), 1136-1137
ritmos biológicos y, 1134-1135
selección sexual y, 1142-1146
social, 1137, 1137-1142
sociedades altamente organizadas y, 1141-1142
territorialidad y, 1140-1141, *1140*
comportamiento de anidación en aves, 1155, *1155*
comportamiento de ayuda (altruismo), 1146-1148
comportamiento de peces en cardúmenes, 1155, *1155*
comportamiento humano: y feromonas, 1139
comportamiento innato, 1128
comportamiento para el aprovisionamiento de alimento (forrajeo), 1136-1137, 1148
comportamiento social, 1137-1149, *1138*, 1150
oxitocina y, 1061
para evitar depredadores, 1181
compuestos (compuestos químicos), 31
covalentes, 32
iónicos, 35-36
masa molecular de, 31-32
moles en, 32
Vea también ácidos; bases; compuestos inorgánicos; compuestos orgánicos
compuestos covalentes, 32
compuestos inorgánicos, 27, 46
compuestos iónicos, 35-36
disociación de, 35, 40
Vea también ácdos; bases
compuestos orgánicos, 27, 46-72, 70t
diversidad de, 46-47
moléculas en. *Vea* moléculas orgánicas
Vea también carbohidratos; hidrocarburos; lípidos; ácidos nucleicos; proteínas
compuestos químicos. *Vea* compuestos
comunicación, 8
en grupos (animales), 1137-1142
entre animales, 1138-1139, 1150
entre células del sistema inmune, 8
entre células. *Vea* señalización celular
entre insectos, 669, 670
entre plantas e insectos, 135
entre plantas, 135
y homeostasis, 134-135
comunicación celular. *Vea* señalización celular
comunidad clímax, 1191, 1192
comunidad de matorrales espinosos, 1187
comunidades biológicas, 6, 1154, 1173, 1192
alteración y, 1189, 1191-1192, 1194
ancestro común de todos los seres vivientes, 488, *488*
biodiversidad. *Vea* biodiversidad de comunidades
comensalismo en, 1178t, 1182, 1184, *1184*, 1194
competencia en, 1175, 1177-1180, 1178t, *1178*, 1193
comunidad en clímax, 1191-1192
de plantas: avances y retrocesos latitudinales, 462
deforestación, 1214, 1253-1255, 1261
depredación en, 1175, 1178t, 1180-1182, 1193
ecotonos, 1189, 1194, 1236-1237, 1240
efecto de borde, 1189, 1246
especies clave, 1173, 1185-1186, 1194

especies dominantes, 1173, 1185, 1186, 1194
estabilidad, 1190
estructura y funcionamiento, 1174-1185
etapas de desarrollo, 1190-1192
función de los descomponedores en, 1175, 1198, 1207, 1215
función de los organismos consumidores en, 1175, *1197*, 1198, 1215
función de los organismos productores en, 1175, 1197
hipótesis de la perturbación (de Gleason) intermedia, 1192, *1192*
interacciones en, 1175, *1175*, 1193-1194
modelo individualista, 1192, *1193*, 1194
modelo organísmico (de Clements), 1192, *1193*, 1194
mutualismo en, 1178t, 1182, 1183-1184, *1183*, 1194
nicho ecológico, 1175-1177, *1176*, *1177*
nichos en. *Vea* nichos ecológicos
nivel de organización, 6, *7*
parasitismo en, 1178t, 1182, 1184, *1185*, 1194
procesos abajo-arriba (ascendentes), 1185, 1186-1187, *1186*, 1194
procesos arriba-abajo (descendentes), 1185, 1186, *1186*, 1187, 1194
servicios de un ecosistema, 1231, 1239, 1249, 1261
simbiosis en, 1175, 1178t, 1182-1184, *1183*, *1184*, 1194
sucesión de, 1190-1192
comunidades de plantas: avances y retrocesos latitudinales, 462
comunidades del océano profundo: ecosistema de chimeneas hidrotermales, 1209, *1209*
comunidades del bosque: perturbación y, 1192
comunidades ecológicas. *Vea* comunidades
comunidades isleñas: riqueza de especies en, 1188
concentración de calcio: regulación de, 1053-1054, *1054*, 1067, *1068*
concentración de glucosa
en diabéticos, 1070
regulación de, 1068-1069, *1070*
concepción (en reproducción), 1093
concepto de especies biológicas, 427, 444
concepto de especies morfológicas, 427
concepto de mole (mol), 32
concepto evolutivo de especies, 427-428
concepto filogenético de especies, 427-428
conchas de caracol, *411*
conchas lámpara (braquiópodos), 455, *658*, *659*
conchas o testas, 843
cáscaras de huevo, 628
de actinópodos, *551*, 552
de moluscos, 652, *653*, 654, 655
pruebas de organismos calcáreos, 551, *551*, *552*
valvas, 655
Vea también cutículas; conchas de electrones
condensación (reacciones de condensación), 51, *51*
entre aminoácidos, 61
condensina, 215
condicionamiento
clásico, 1132
operante, 1132-1133, 1136
condicionamiento clásico (pavloviano), 1132
condicionamiento clásico, 1132, 1150
condicionamiento operante, 1132-1133, *1133*, 1136, 1150
condiciones ambientales
aclimatación a cambios estacionales, 837
confórmero a, 834
y expresión génica, 258-260, *259*, 803, 1128-1130, 1129-1130
y germinación, 796
y reproducción sexual, 804
condiciones meteorológicas: tamaño de la población y, 1160-1161, 1160-1171
condones, 1099t, 1100
cóndor; amenaza de extinción, 1245
condrocitos, 828
conducción continua (de impulsos nerviosos), 871, 879
conducción saltatoria (de impulsos nerviosos), 871, *872*, 879
conductos de Havers, 828, *829*, 847
conductos deferente de, *1080*, 1081, 1100
conectivos, tejidos/células, 823-828, *826-827*, 839, 846-847, *848*
cánceres de, 831
Vea también sangre; hueso(s); linfa
conejillos de Indias, 704t
cruzamientos de prueba, 244-245, *244*
cruzamientos dihíbridos, 245, *245*
cruzamientos monohíbridos, 242-243, *243*
conejos, 258-259, *259*, 433, 704t, 1023
conejos de Porto Santo, 433
conejos del Himalaya, 258-259, *259*
conejos del Mediterráneo, 433
conexina, 129, *129*
conexiones sinápticas: reforzamiento/debilitamiento de, 900
configuraciones de electrones en elementos. *Vea* modelos de Bohr
conformación de proteína (plegamiento). *Vea* plegamiento o conformación de proteína , plegamiento
conformación de proteínas, 61, 66-68
confórmero, animal (dependiente del entorno) , 834
Confuciusornis, 460
conidióforos, 604, 611, *612*, *613*
conidios, 604, 611, *613*
coníferas, 584-587, 599, 734
aplicaciones de, 585
ciclo vital, 585-587, *586*, *598*
clasificación, 584, *585*
coníferas caducifolias, 584
conos o piñas (estróbilos), *583*, 586-587, *587*
en bosques boreales, 1221, 1239
especies en peligro, 1253t
estructura de una comunidad ecológica de, 1178
evolución de, 456t, 458, 460, *585*, 595
hojas (en forma de agujas o acículas), 584, *585*, 734, *735*
madera, 584, 751
procesos de crecimiento, 746
zona de distribución, 585
Vea también gimnospermas; pinos; plantas leñosas
conjugación
en bacterias, 523, *523*
en ciliados, 547-548, *547*
Connel, Joseph H., 1192
Connochaetes taurinus (ñu), *703*, *1225*
cono cristalino, 927, *929*
cono de fertilización, 1108
conodontos, *685*
conos (de la retina), 914, 929-930, *931*, 932
conos de polen, 586, *586*, 587, *587*
conos o piñas(hojas modificadas en plantas). *Vea* estróbilo/estróbilos
conservación in situ, 1249-1251, *1250*, 1261
consumidores primarios, 10, *10*
consumidores secundarios, 10, *10*, *1197*, 1198, *1199*, 1200, *1200*, *1202*
contaminación
contaminación biótica, 1247-1248
contaminantes en el océano, 1236
del aire. *Vea* contaminación del aire
efecto invernadero aumentado, 1256, *1257*, 1262
efecto invernadero, 1256, 1262
emisiones de gases invernadero, 1256, 1256t
escorrentía de fertilizantes, 1231
protección del hábitat y, 1247
y tratamiento de biorremedación , 392, 531, *531*, 617
contaminación de alimento: causas de, 528t
Vea también botulismo; hongos venenosos
contracción(es) muscular(es) (músculos esqueléticos), 35, 100, 848-857, 858
acción antagonista, 849, *849*
adición de fuerza en la, 856, *857*
almacenamiento de energía en, 54, 189, 855, 858
ATP en, 100, 852, 852-855, *854*
contracciones asincrónicas, 849
determinantes operacionales de la(s), 855-856, 858
fuerza vs. resistencia en, 855
iones de calcio y, 115, 852
mecanismo de fuerza motora en la, 852, *854*
modelo de filamento deslizante, 852, *853*
receptores sensoriales en, 918, *918*
sodio y, 139
contracción simple (tic), 856, *857*
contracción(es) muscular(es) (músculos lisos), 59, 146, 856
contraceptivos inyectables, 1099t
contraceptivos orales, 1098, 1099t
control de caracteres poligénicos, 418
control de nivel de transcripción, 308
control de plagas
métodos biológicos en el, 621, 817-818
señalización de plantas en, 817-818
control G_1-S, 225
control genético del desarrollo embrionario, 375-387
desarrollo en mosaico (determinado) de, 382, 384, 389, 1111-1112
desarrollo regulado, 384, 389, 1112
genes de desarrollo/reguladores, 376-381, 440
Vea también apoptosis; expresión génica diferencial; regulación génica; organismos modelo; genes reguladores
control negativo (de transcripción), 312, 314t, 321
control positivo (de transcripción), 312, 314t, 321
del operón de lactosa (operón lac), 312, *313*
control post-traduccional (en la expresión génica), 313-314, 314, 320, 321
control post-transcripcional (en la expresión génica)
en bacterias, 313-314
modificación ARNm eucariota, 291-293, *292*, 319
consanguinidad, coeficiente de, 1146
conservación ex situ, 1249, 1251-1253, 1261
constipación, 1023
controles de traducción, 313, 314
consumidores (heterótrofos), 9, 10, *10*, 486t, 1175, *1197*, 1198, 1215
consumidores de detritus (detritívoros)
cadena trófica y, 1198
y productividad, 1200
consumo de recursos: crecimiento de la población humana y, 1169-1170, *1169*
contaminación ambiental: cadenas alimentarias y, 1202, *1202*
contaminación biótica, 1247-1248
contaminación del agua
en el lago Victoria, 436
explosión de población de algas, 545, *545*, 1230
contaminación del aire
árbol resistente a la, 587
líquenes como indicadores de la, 618
lluvia ácida por la, 775
mecanismos de defensa del cuerpo contra la, 1007-1008, 1009
óxidos de nitrógeno y, 1206
Vea también contaminación
contaminantes en el océano, 1236
contenido de energía: de alcohol y lactato, 189
Vea también rendimiento de energía
contenido de oxígeno, 1003
continentes en la Tierra, 401-402, *401*, *402*
conversión de energía en células, 35, 75, 82-83, 94, 154
eficiencia, 156
Vea también respiración celular; fotosíntesis
conversión lisogénica, 506, 515
contracciones musculares asíncronas, 849
Convención sobre el Comercio Internacional de Especies Amenazadas de Fauna y Flora Silvestres (CITES), 1253, 1261
Convención para la Diversidad Biológica, 482, 1253
convergencia de entrada neural, 878, *878*
convoluciones (en corteza cerebral), *887*, 888
copa de vinagre. *Vea Acetabularia*
COPD (enfermedad pulmonar obstructiva crónica), 1009
copépodos (Copepoda), 663t, 667
copias de genes de ARN, 285
copulación
en reptiles, 695
por crustáceos, 666-667
seudocopulación en abejas, 788
CoQ (coenzima Q/ubiquinona), 180, 186
coral cuerno de alce *(Acropora)*, *647*
coral pétreo *(Pocillopora)*, *1183*
coral(es), *643*, 646-647
blanqueamiento de coral, 647, *647*
clasificación, 626
evolución de, 455
mutualismo con algas, 454, 646, 1183-1184, *1183*, 1194
Vea también briozoos
Corallus caninus (boa esmeralda, arbórea o arborícola), *395*, *696*
corazón de cuatro cámaras, 946
corazón fetal, 947
corazón humano, *937*, 946-951, *948*, 961
ciclo cardiaco, 949-950, *950*, 961
sistema de conducción del, 857, 949, *949*
Vea también frecuencia cardiaca; latido
corazón(es)
compartimentos o divisiones del, 946
corazón de cuatro cámaras, 946, *948*
corazón fetal, 947
"corazones" de la lombriz de tierra, 939
corazones linfáticos, 957
en anfibios, 693, 946, *947*
en artrópodos, 939, *939*
en aves, 700, 946, *947*, 1116
en cefalópodos, 940
en humanos. *Vea* corazón humano
en mamíferos, 946, *947*, 1116; desarrollo de, 1116
en moluscos, 939, *939*
en peces, 946, *947*
en reptiles, 695, 946, *947*
en vertebrados, 684, 946, *947*
evolución del, 946, *947*
Vea también sistema cardiaco
"corazones" linfáticos, 957
cordados
caracteres/características, 637t, 680-681, 705, 705t
clasificación, 633, 635, 637t, *680*
filogenia, 682-683
grupos/subfilos, 680, 705
invertebrados. *Vea* invertebrados, cordados
organismo modelo para estudio, 683
origen de, 456t
plano del cuerpo, 680-681, *680*, 705t
vertebrados. *Vea* vertebrados
cordillera del Atlántico medio, 402
cordón nervioso dorsal y tubular, 490, 680, *680*
cordón nervioso ventral. *Vea* cordón nervioso
cordón umbilical, 1096, 1118
cordones nerviosos, 844
cordón tubular dorsal, 490, 680, *680*
en anélidos/lombrices de tierra, *657*, *658*, 883, *884*
en anfioxos, 682
en artrópodos, 662, 883, *884*

en platelmintos, 883, *883*
Vea también cordón espinal
corión, 693, *693*, 1116, 1117, *1117*, 1118
Coris gaimard (pez budión payaso), *675*
córnea (del ojo), 928
coroides (del ojo), 928
corola (de flor), 591, 782
coronavirus, 508t
corpora allata, 1060
corpora cardiaca, 1060
corpúsculo de Pacini, 917, *917*
corpúsculos de Meissner, 917, *917*
corpúsculos o bulbos de Ruffini, 917, *917*
corredores de hábitat, 1250-1251, *1251*
Correns, Carl, 246, 247, 255
correpresores, 311-312
corriente de California: cambio climático y, 1257
corrientes oceánicas, 1211-1212, *1211*
corrientes oceánicas superficiales, 1211, 1215
corrosión (del hierro), 37
corte del ADN, 324, 325
cortejo de apareamiento (por grupo de machos que se exhiben) 1143
córtex (de tallos), 745, *746*, *748*
corteza, 720, *720*
Vea también peridermo; floema secundario
corteza adrenal o suprarrenal, 1045, 1071, *1071*, 1072-1073
hormonas, 1062t, 1072-1073, 1075; trastornos por mala función, 1063t, 1073
corteza (de raíces)
en eudicotiledóneas herbáceas, 763, *764*, *765*, *766*
en monocotiledóneas, 766, *767*
en plantas leñosas, 767
corteza celular, 90-100
corteza cingulada (estructura), *897*
corteza, cerebral. *Vea* cerebro, corteza
corteza cerebral, 700, 874, *887*, 888, 891t
áreas, 891-893, *894*, *895*
convoluciones, *887*, 888
neocorteza, 700, 888
paleocorteza, 888
corteza visual primaria, 933, *933*
corteza exterior. *Vea* peridermo
corteza interior. *Vea* floema secundario
corteza, de asociación cingulada, *897*
corteza, olfatoria, 926
corteza renal, 1040, *1041*, *1042*, *1046*, *1047*
corteza, renal. *Vea* renal, corteza
corteza, suprarrenal. *Vea* corteza suprarrenal
corteza visual, primaria, 933, *933*
corteza/área(s) prefrontal, 860-861, 892, *892*, *894*
Corti, órgano de, 921, *923*
cortisol, 59, *60*, 141, 1054, *1055*, 1073
Corynebacterium diphtheriae, 506, 533, 533t
costa continental de barlovento, 1212
cotiledones, 590, 790, 791, *791*, 793
CsOMT/MTOCs (centros organizadores de microtúbulos), 98, 219-220, *219*
Cowlishaw, Guy, 1136
coxis, 846
coyote *(Canis latrans)*, 427, *491*
en comunidades, 1186
CPA (complejo promotor de anafase), 224-225
cráneo, 683
cráneo(s), 846
aberturas temporales, 693, 700
cráneo de *Homo erectus*, 474, *475*
crestasupraorbital o arco superciliar, 472, *472*, 473, 474
en humanos, 846, *847*; vs. simios, 471-472, *471*, *472*
craniates (Craniata), 685
Crataegus mollis (espino rojo), *405*
cráter de Chicxulub (México), 460-461
crecimiento, 3
crecimiento alométrico, 440, *440*
de animales, 719, 1106
mecanismos de control del crecimiento celular, 387-388, *387*
Vea también desarrollo; crecimiento de las plantas; crecimiento de la población
crecimiento alométrico, 440, *440*, 444
crecimiento biológico. *Vea* crecimiento
crecimiento determinado, 719
crecimiento direccional en plantas. *Vea* fototropismo
crecimiento de la población humana, 1165-1170, *1166*, 1171
crecimiento cero de población, 1166, 1171
emigración/inmigración y, 1156, 1170
en países desarrollados/en países en desarrollo, 1167-1168, 1167t, 1168t, *1169*, 1171
ímpetu de, 1168, 1171
tiempo de duplicación, 1167
y consumo de recursos, 1169-1170, *1169*
y degradación ambiental, 478, 1169-1170
crecimiento de las plantas, 718-720, *721*, 726
ARNmi y, *300*
desarrollo de la forma en el. *Vea* desarrollo de plantas
micorrizas y, 609-611, *611*, 617, *618*
primario, 719, *719*, *720*, 726
secundario. *Vea* crecimiento secundario (en plantas)
crecimiento exponencial de población, 1157, *1157*, 1170, *1170*
crecimiento indeterminado, 570, 719
crecimiento logístico de población, 1157-1158, *1158*, 1170, *1170*
crecimiento poblacional, 1154
capacidad de carga, 1157-1158, *1158*
de tipo logístico o sigmoidal, 1157-1158, *1158*, 1170, *1170*
exponencial, 1157, *1157*, 1170, *1170*
factores dependientes de la densidad y, 1158-1160, *1159*, 1161, *1161*, 1170
humano. *Vea* crecimiento de la población humana
límites en, 394, 395
naturaleza cíclica, 1159-1160
sobrepoblación 1169-1170, 1171
tasa de crecimiento, 1170
tasa de natalidad/tasa de mortalidad, 1158, 1159
tasa intrínseca del , 1157, *1157*, 1170
y selección natural, 14, 394, *395*
crecimiento poblacional cero, 1166, 1171
crecimiento primario (en plantas), 719, *719*, *720*, 726, 745
crecimiento secundario (en plantas), 719-720, *720*, 726, 745
en raíces, 767, *768*, 778
en tallos, 746-750, *748*, *749*, 758
Crenarchaeota, 525, 526-527, 528t
cresta supraorbital (en cráneos), 472, *472*, 473, 474
crestas
en ampollas del oído interno, 920, *922*
en mitocondrias, *84*, *85*, 95, *95*
cretinismo, 1067
cribado
cribado genético, 358, 364, 367
cribado mutagénico, 336
cribado de mutagénesis, 336
cribado genético (para genotipos/cariotipos), 364, 367
para fenilcetonuria (PKU), 358, 364
Crick, Francis, 6, 267t, *269*, 287
modelo ADN, 266-267, 269, *269*, 273, 287
crinoides (Crinoidea), 677, *677*, 678, 678t
fósiles, *399*
criofractura, vista al microscopio electrónico (ME), *88*, *112*, 113
criptocromo(s), 138, 816-817, 819
Criptodromia octodenta (cangrejo esponja), *666*
crisálida, 376, 669, *670*
crisálida de *Drosophila*, 376, *378*
crisantemos, 1181
cromalveolados (supergrupo), 542t, 544-551, *559*
clasificación, *541*, 544
cromáticas hermanas. *Vea* cromátidas
cromátidas (cromátidas hermanas)
en meiosis, 227, *227*, *228-229*, 230, *230*, 231, *231*
en mitosis, 218, *218-219*, *220*, 221
sitios frágiles en, 356, *356*
cromatina, *83*, *84*, *85*, 88, *88*, 214, 215, *216*, *218*, 230, 537
y transcripción, 315
cromatóforos (células con pigmentos que reflejan la luz), 656
Cromodoris porterae (nudibranquios), 654, *654*, 1077, *1077*
cromoplastos, 97
cromosoma Y, 251-253, *252*, 260, 348
como evidencia de evolución, 477
evolución de, 252
cromosoma(s) X, 251-253, *252*, 260, 348
compensación de dosis, 254-255, 354
cuerpo de Barr, *254*, 255, 315, 316, 354
evolución de, 252
inactivación/activación, 254-255, *254*
metilación del ADN, 316
y retardo mental, 361
cromosomas del sexo, 251-255, *260*, 348
constituciones anormales, 252, 253-254, 352t, 354-355
evolución de, 252
Vea también cromosoma X; cromosoma Y
cromosomas (eucariotas), 88, 90t, 213, 214-216, *214*
anormalidades. *Vea* anormalidades de cromosomas
como cromátidas. *Vea* cromátidas
condensación (aglutinamiento)del ADN en, 214-215, *216*, 233
condensación/descondensación de: en meiosis, *228*, 231; en mitosis, 218, 221
cromosomas (procarióticas), 223
duplicación de 217, 218-220, *218-219*, *220*, 227, 234
duplicación de, durante la fertilización: híbridos interespecíficos, 434; como reducido en la meiosis, 226-227, 232
en la *Drosophila*, *29*, 247, 348
homólogos. *Vea* cromosomas homólogos
humanos. *Vea* cromosomas humanos
mapeode, *347*
movimiento hacia el polo: en la meiosis, *228*, *229*, 231; en tapones del extremo de los (telómeros), 277-278, *279*, 280
cromosomas homólogos, 226-227, *227*, *228-229*, 230-231, 233, 234, 242
alelos en, 242-245
combinación de, 227, 231
cromosomas del sexo (sexuales) como/como no, 252
loci en. *Vea* loci de genes
separación de, 228, 229, 231, 241, *241*
sinapsis, 230; en híbridos interespecíficos, 430, 434
Vea también entrecruzamiento
cromosomas humanos, 348
anormalidades. *Vea* anormalidades en cromosomas
cariotipos, 348-349, *349*
composición. *Vea* cariotipos
cromosoma, 22, 350, 351
deleciones en. *Vea* deleciones en los cromosomas
duplicaciones en, 355, *355*
inserciones en. *Vea* inserciones en cromosomas
inversiones en, 355, *355*
sitios frágiles en, 356, *356*
traslocación recíproca entre, 355, *355*
Vea también cromosomas
cromosomas no homólogos, *242*
alelos en, 245-246
Crustacea (subfilo), 663t, 666
crustáceos, 666-667, 673
características, 636t, 663t
clasificación, 636t
especies en peligro, 1253t
fósiles, *457*
intercambio gaseoso en, 939
sistema circulatorio, 939
crustáceos/langostas, 666, 667, *667*; insectos, 669
atributos/características, 636t, 663t, 671t
clasificación de, 633, *635*, 636t, 663, 663t
corazón en, 939, *939*
divisiones del cuerpo, 662, 663t, 669
evolución de, 456t, 628, 662-663
exoesqueleto en, 55, *56*, 662, 669
fósiles de, 457, *457*, 662-663, *664*, 667-669
grupos/subfilos, 663, 663t, 673
hábitats, 663t
intercambio gaseoso en, 662, 663t, 665, 666
muda (ecdisis) en, *662*, 845, *846*
músculos en, 828, 848, 849
ojos en, 662, 927-928, *929*
órganos sensoriales en, 662, 666
respuestas inmunes en, 965
sistema circulatorio en, 662, 939, *939*
sistema nervioso en, 662, 883, 884, *884*
Vea también arácnidos; ciempiés; crustáceos; cangrejos de herradura; insectos; milpiés, trilobites
crustáceos/langostas, 666, 667, *667*; insectos, 669
apéndices birrámeos, 663, 666
apéndices unirrámeos, 664, 669
de vertebrados, 684
Vea también miembros o extremidades (de tetrápodos)
cruzamiento de prueba de dos puntos, 249-250, *250*, 260
cruzamientos de prueba, 244-245, *244*, 260
de dos puntos, 249-250, *250*
cruzamientos dihíbridos, 245, *245*, 248, 260
cruzamientos monohíbridos, 242-245, *243*, 248, 260
CsPA (células presentadoras de antígeno), 973, *974*, 975, *975*
CsRS. *Vea* células rojas de la sangre (eritrocitos)
CsSB. *Vea* leucocitos (células sanguíneas blancas)
Ctenocephalides canis (pulga del perro), *668*
ctenóforos o tenóforos(medusas de peine), 630, 641, 647, *647*
atributoss/características, 636t, 671t, 672
clasificación, *635*, 636t, 647
importancia ecológica, 640
cuadro de Punnett, 243, 248
cuadrupedalismo en antropoides, 469, 470
cubiertas celulares, 101-102, 104
cubozoa, 644t, 645-646
cucaracha americana *(Periplaneta americana)*, *668*
cucarachas, 457, 663t, 668t, *668*, 669
endosimbiontes en, 543
cucarachas, 663t
Vea también cucarachas
cuello del útero (cérvix), *1086*, 1087
cuellos de botella (en poblaciones): y deriva génica, 416, 417
cuenca del océano profundo, 1235
cuerdas tendinosas del corazón (fibras del corazón), 948, *948*
cuerpo calloso, 893, *893*
cuerpo celular/cuerpo de neurona(s), 862, *862*, *863*
cuerpo ciliar (del ojo), 928, *930*
cuerpo de Barr, *254*, 255, 315, 316, 354
cuerpo de paramylon, *544*
cuerpo de una planta (plantas vasculares), 709-718, *710*, *711*
órganos/sistemas de órganos, *709*, *710*, 725. *Vea también* sistema(s) de raíces (sistema radicular); raíces; sistema aéreo(s); tallo y hojas
sistemas de tejido (s. tisular), 709, 711t, *711*, 725-726. *Vea también* sistema de

tejido dérmico; sistema de tejidos fundamentales ; sistema de tejido vascular
tejidos. *Vea* tejidos vasculares en plantas
cuerpo esponjoso (en el pene), *1080*, 1083, *1083*
cuerpo estriado, *887*, 888
cuerpo lúteo, 1086, *1087*, 1095, 1118
desarrollo del, 1092-1093
cuerpo prolamelar, *83*
cuerpo vítreo (del ojo), 928, *930*
cuerpos aórticos, 1005
cuerpos basales, 99, *100*
cuerpos carótidos, 1005
cuerpos cavernosos (del pene), *1080*, 1083, *1083*
cuerpos cetónicos, 1025
cuerpos embrioides, 372
cuerpos fructíferos
de hongos, *602*, 603, 612; ascocarpos, 612, *613*, *614*, *620*; basidiocarpos, 612, *615*, *616*
de mixobacterias, 528t
de moho mucilaginoso (del lodo), *557*
cuerpos polares, 233, 352, 1086, *1095*
cuidado de los cachorros o crías, 700, 1144-1145, *1145*
culebrilla (varicela zoster), 508t
cultivo de cereales, 342
cultivo de tejido (plantas), 372, *372*, 723
sustancia inductora de la división, 810, *810*
cultivos, 251, 589-590
de cereales, 342
genéticamente modificados (CGM), 206, 342-343
infecciones por hongos y parásitos, 622-623
insectos y, 670
investigación de apomixis para, 799
tolerancia a la sal, 778
Vea también cosechas específicas
Cultivos agrícolas: productividad, 1201t
cultivos genéticamente modificados (GM), 206, 342-343
cultura
comportamiento aprendido como, 19, 478
en sociedades animales, 1148-1149, 1151
humana. *Vea* cultura humana
cultura humana
ventajas en (etapas), 478, 489
y degradación ambiental, 478
cúmulo de células, 555-556
Curculio (gorgojo de la bellota), *1014*
cursos de cabecera, 1228-1229, *1228*
curruca de Blackburn, *1179*
curruca de cola amarilla (curruca del mirto), *1179*
curruca del mirto (curruca de cola amarilla), *1179*
curruca verde de garganta negra, *1179*
currucas, 1136, 1179, *1179*
currucas de Cape May, *1179*
currucas pecho de bahía, *1179*
curva de sobrevivencia, 1163-1164, *1163*, *1164*, 1170
curvas de disociación de oxígeno-hemoglobina, 1003, *1004*
cutículas (de invertebrados), artrópodos, 845
ecdisis (nematodos), 661
lombrices de tierra, 658
cutículas (de plantas), 14, 562, 718, 737
disolución de hongos, 622
en hojas, 730-732, *731*
en tallos, 745, 746
cutina, 732
cutinasa, 622
Cyanea (medusa), 645
Cynodon dactylon (grama o césped de Bermudas), *730*
Cynognathus, *402*
Cyprinodon (pez de manantial), 432, *432*
Cytisus scoparius (flor de retama negra), *786*
D. melanogaster. Vea Drosophila melanogaster
DAF (dinucleótido de adenina y flavina). *Vea* FAD
da Vinci, Leonardo, 392
DAL o LSD (dietilamida de ácido lisérgico), 907t
dalton (unidad de masa atómica), 28-29
Dalton, John, 28-29
Danaus plexippus. Vea mariposa monarca
Danielli, James, 108
Danio rerio. Vea pez cebra
Danza circular de las abejas, 1142
danza en ocho (de las abejas), 1142
daño oxidativo, 1027-1028
Darwin, Charles, *391*
experimentos de fototropismo, 807, *807*
influencias sobre, 394, 408
observaciones en las islas Galápagos/Cabo Verde, 393-394, 401, 408
On the Origin of Species by Natural Selection (El origen de las especies por selección natural), 14, 395
sobre selección sexual, 436
teoría de la evolución, 14-15, 391, 394-395
The Descent of Man (El origen del hombre), 465
viaje del *Beagle*, 393, *393*
datación de cambios ecológicos, 751-753
datación de fósiles, 29, 398-400
datación de fósiles con carbono, 400
datación de fósiles con potasio 40, 400
datación de yacimientos prehistóricos, 751
datos (en ciencias), 16
datos, experimentales, 15-16
integración de un conjunto de datos grande, 21
Daubautia scabra (espadas plateadas de Haleakala s.), *443*
Daucus carota. *Vea* zanahorias silvestres
Davson, Hugh, 108
decápodos (Decapoda), 667
decepción en ciencia, 22
DDT: cadenas tróficas y, 1202, *1202*
dedos de zinc, 318, *318*, 380
defecación, 1023
defectos del desarrollo: causa de, 99
Vea también afecciones por disfunción endocrina; afecciones/enfermedades genéticas desarrollo
defectos de enzimas/deficiencia de enzimas: en afecciones/enfermedades genéticas, 358, 363
defensa, interna. *Vea* respuestas inmunes; sistema inmune
defensas químicas
de animales, 1181
de plantas, 1180-1181, *1181*
defensinas, 966
deficiencia de proteínas, 1031, *1031*
deficiencia de yodo, 1067
deforestación, 1214, 1253-1255, 1261
degeneración progresiva del músculo: causas de, 96, 101
degradación ambiental
crecimiento de la población humana y, 478, 1169-1170
cultura humana y, 478
degradación de proteínas, 320, *320*
dehidrogenasa *a*-cetoglutarato, *181*
dehiscencia explosiva: dispersión de semillas por, 795, 796
Deinonychus, *459*
deleciones en cromosomas (genes supresores), 355, *355*
afecciones genéticas por, 355-356, 356-358, *357*
mutación por, 301-303
delfines, 704t
adaptaciones para el buceo, 1006-1007
clasificación de, 489-490, 493, *497*
como reptiles. *Vea* ictiosaurios
comportamiento cultural en, 1148
comunicación en, 1138
excreción en, 1039
vs. peces, 489-490, 493, *497*
y señales auditivas, 1138
delfines de nariz de botella, 1138, 1148
demencia (enfermedad de Alzheimer), 874
demografía humana, 1167, 1171
demosponjas, 643
Dendraster excentricus (dólar de arena), *677*
dendritas, 829, *830*, 862, *862*
Dendrobates (rana punta de flecha), 1181
densidad de población, 1154
tamaño de población y, 1154, 1161, 1170
dentina (de dientes), 1017, *1018*
dependencia psicológica a las drogas, 904, 906-907t
Depo-Provera (contraceptivo), 1099t
deposición ácida 1214
depósitos de iridio, 460
depredación, 1193
adaptaciones de defensa en la, 911, 1180-1182, *1181*, *1182*
coevolución en, 1180, 1193
en comunidades, 1175, 1178t, 1180-1182
evolución rápida con base en la , 407-408, *408*
tamaño poblacional y, 1158, 1159, 1160
y selección natural, 407-408, *408*, 421-422, *422*
depredadores. *Vea también* depredación; *y depredadores específicos*
depresión: causa de, 873
depresión de largo plazo (DLP), 900
depresión por endogamia, 415
DEPT(Desorden de estrés postraumático), 898
deriva continental, 401-402, *401*
deriva genética (en poblaciones), 414, 416-417, 424, 432
derivados aminoácidos (hormonas), 1054, *1055*
Vea también epinefrina; norepinefrina; hormonas de la tiroides
derivados de ácidos grasos (hormonas), 1054, *1055*
derivados de la piel, 843
dermatitis: causa de, 622
Dermatophagoides (ácaro del polvo), *665*
dermis, 843, *844*
Dermochelys coriacea. Vea tortuga laúd
desaminación de aminoácidos, 187, 190, 1026
desarrollo, 3, 370, 430
de agricultura, 478
evolución y, 369-370
Vea también desarrollo animal; desarrollo de plantas
desarrollo animal, 1106-1126
características novedosas. *Vea* novedades evolutivas
crecimiento alométrico, 440, *440*, 444
de crustáceos, 666-667
desarrollo regulativo en, 384, 389, 1112
diferenciación y, 1107, 1124
el cerebro de, vertebrados, 886-888, *886*
embrión(es). *Vea* desarrollo embrionario (en animales)
en humanos. *Vea* desarrollo humano
en mosaico, 382, 384, 389, 1111-1112
estimulación ambiental y, 900-901
gastrulación en, 1112-1114, 1115
hueso(s) en, 847
insectos, 1060, *1061*, 1074
inviabilidad híbrida/esterilidad/colapso, 430, *431*
mamíferos, 384-386
organogénesis en, 1115-1116, 1118, 1120
y fertilización , 1107-1109, 1124
Vea también genética de desarrollo
desarrollo biológico. *Vea* desarrollo
desarrollo de hoja: silenciamiento de genes y, *731*
desarrollo de hueso intramembranoso, 847
desarrollo de plantas, 720-725, 805-817
Arabidopsis como modelo de, 386, *386*, *721*, 724, *725*
controles moleculares en el, 729-730, *731*
durante el crecimiento temprano, 797
flores, 386; iniciación de floración, 782
hormonas y, 805-813
inviabilidad de híbridos/esterilidad/colapso híbrido, 430, *431*
luz y, 813-817
Vea también genética de desarrollo
desarrollo embrionario (en plantas con flores), 790, *791*, 801
desarrollo embriónico (en animales), 627, 1106-1126
en *Drosophila*, 376-379, *379*
en tiburones, 688-689
en vertebrados, 406, *407*, 490; cerebro, 886, 886t, *886*, 888, 908
relaciones evolutivas y, *381*, 630
Vea también clivaje o segmentación; genes homeóticos
desarrollo en mosaico (determinado), 382, 384, 389, 1111-1112
desarrollo humano, 1117-1120, 1117-1124, 1123, 1125
adaptación neonatal y, 1121, 1122
desarrollo de órganos y, 1118, 1120
envejecimiento y, 1123-1124
fertilización en, 1117
nacimientos múltiples y, 1121
período de gestación en, 1117
respuesta homeostática al stress y, 1123-1124
desarrollo óseo endocondral, 847
desarrollo prenatal, 1121, 1122t, 1125
desarrollo regulativo, 384, 389, 1112
desastre natural. *Vea* perturbación o alteración (ecológica)
descarboxilación, 175
de malato, 207, 208, *208*
descarboxilación oxidativa, 177
descendientes cuidado de los cachorros o crías, 700, 1144-1145, *1145*
aptitud (supervivencia), 226
éxito reproductivo diferencial, 14-15, 394, 395
genotipos, 249-250
Vea también crías; generaciones filiales
descomponedores (heterótrofos), 9, 10, *10*, 486t, 1175, 1198, 1215
bacterias como, 517-518
en el ciclo del fósforo, 1207
hongos como, 517-518, 602, 615
y productividad, 1200
descomposición: importancia ecológica, 615
descomposición por la luz. *Vea* fotólisis
desecación. *Vea* pérdida de agua
desechos nitrogenados, 1035-1036, 1049
formación de, *1036*
desertificación, 1225
desfase de horario, 895
desfibrilación, 959
desfosforilación, 141
deshidrogenación en respiración aeróbica, 175
desierto de Atacama (Chile), 1212
Desierto de Chihuahua, 1224
riqueza de especies, 1189
Desierto de Mojave, 1224
Desierto de Sonora, 1224
Desierto del Sahara, 458, 1238
desiertos, 1224-1225, *1224*, *1227*, 1239
por deforestación, 1253
productividad de, 1200, 1201t
desiertos cálidos, 1224
desiertos fríos, 1224
deslizamiento de células, 100
desmosomas, 127-128, *127*
desmotúbulo, 130, *130*
desnaturalización de proteínas, 67
desnitrificación, 1205-1206, *1205*, 1215
desnutrición, 1030-1031
Desórdenes de estrés post-traumático (DEPT), 898
desórdenes neurológicos, 94
Vea también receptores de superficie celular; receptores
desórdenes recesivos/enfermedades recesivas
desorden recesivo ligado al X, 361, 366
enfermedades recesivas autosomales, 358-360, 367
portadores de, 253-254, 364-365

desoxirribonucleasa, 1021
desoxirribosa, 52, 68, 267, *267*, *270*
desplazamiento de caracteres, 395, 1179-1180, *1181*, 1193
desplome de la población (declinación abrupta), 1158
despolarización de la membrana plasmática/de la membrana neuronal, 867-870, *870*, *871*
del sarcolema, 852
destrucción del hábitat, *15*, 1246
y extinción, 442
destrucción viral o daño de, 505-506, 511
desvanecimiento, 954
detergentes, *107*, 108
determinación celular, 370, 388, 1107, 1124
en células de plantas, 722-723, 726
determinación de sexo, 251-253, *252*
determinantes antigénicos (epitopos), *977*, 978
detoxificación, 89, 94
detritus, 1198, 1231
deuda de oxígeno, 855
deuterio, 29
deuteromicetos, 605-606
deuteróstomos, 633, 638, 675-706, *675*
ancestro común, 675, 676
atributos/características, 637t, 676, 705t
clasificación, 635, 637t, *680*
formación celoma en (enterocélico), 633, *634*
segmentación en, 633, 676, 1109
Vea también cordados; equinodermos; hemicordados
deuteróstomos basales, 676
DeVries, Hugo, 246
DFG(difosfato de guanosina): en transducción de señales, *140*, 142-143, *144*, 1059
DGP (diagnóstico genético preimplantación), 363-364, 367
diabetes insípida, 1047
diabetes mellitus ("diabetes"), 1025, 1069-1071
alteraciones metabólicas, 1070
causas de, 135, 141, 1056, 1073
hipótesis acerca de, 1070
tipos, 1070
trasplantes de células madres para tratamiento de, 374
y enfermedad cardiovascular, 959-960
diabetes tipo 1, 1070
diabetes tipo 2, 1070
diacilgliceroles (diglicéridos), *57*, 71, 145, *145*, 1060
digestión de grasas/lípidos a, 1022, 1022t
diáfisis, 847, *848*
diafragma (contraceptivo), 1099t, 1100
diafragma (músculo respiratorio), 490, 700, 999, 1001-1002
diagnóstico genético preimplantación (DGP), 363-364, 367
dialectos en sociedades animales, 1148
diana. *Vea* células diana
diápsidos, 693, *694*, 695t, *701*
diarrea, 533t
causas de, 150, 508t, 528t, 533t, 555
diástole, 949, *950*
diatomeas, 537, 539, 542t, 549, *549*, 559
clasificación, *541*, 551
como endosimbiontes, 551
Diatryma, 462, *462*
diazepam (Valium), 141, 875, 906t
dicotiledóneas. *Vea* eudicotiledóneas
Dictyostelium discoideum (moho mucilaginoso), 135, *135*, 557-558, *557*
dideoxinucleótidos, 334
diencéfalo, 886t, *886*, *887*, 888
Diener, Theodore Otto, 513
dientes, 1017
en fósiles primates, 465-466
en humanos, *1017*, *1018*; vs. simios, 472, *472*
en mamíferos: diferenciación de, 700
en peces cartilaginosos/tiburones, 688, *689*
dieta, 1027
reabsorción de. *Vea* reabsorción de sal
Vea también sales disueltas
dieta (de aves), 700
dieta (de humanos)
nutrientes requeridos, 1024-1029, 1032
recomendaciones: para evitar el cáncer/enfermedades del corazón, 831, 1029; de frutas y verduras, 1026, 1028, 1029
diferenciación de células, 370-375, 388
en células animales, 1107, 1124
en células de plantas, 713, 722-723, 726
expresión génica diferencial y, 369, 370-372
inducción de, 382, *383*, 389
Vea también células madre
Difflugia, 5
difosfato de adenosina. *Vea* ADP
difosfato de guanosina. *Vea* DFG
difracción de rayos X, 67, 268-269
estudios del ADN, 268, *268*, 269, 270-271
difteria, 533t
causa de, 506, 533, 533t
difusión, 116, *116*, 131, 938
a través de las membranas celulares, 116-121
como proceso exergónico, 158
difusión facilitada, 119-121, *120*, 131
difusión simple, 117
distancia y, 938
en los alveolos, 1002-1003, *1002*
energía en la, 116
intercambio gaseoso por, 642, 644, 649, 692-693, 993, 996
ley de Fick de, 1003
Vea también ósmosis
difusión facilitada, 119-121, *120*, 131
difusión simple, 117
digestión, 1013
de celulosa, 54-55, 543, 1013, 1023
de nutrientes, 1021-1022, 1022t, 1032
digestión intracelular, 1015
en amibas, 555
en el tracto digestivo, 1017, 1018-1021, 1022t, 1031
en esponjas, 1015
hígado y, 1021
páncreas y, 1021
regulación de hormonas de, 1022-1023, 1022t
regulación neuronal de, 1022
Vea también sistema(s) digestivo(s)
digestión animal: y germinación, 794
digestión intracelular en esponjas, 1015
dígitos (dedos)(en tetrápodos), 846
adaptaciones de primates, 466, *466*
diglicéridos. *Vea* diacilgliceroles
dihidroxiacetona, *52*
dihidroxy-vitamina 1, 25- D_3, 1042
dímeros, *51*, *97*, *98*, 139, *140*, 318
dimorfismo sexual en homínidos, 473, 474
dinactina, 98
dinámica de la población, 1154
dineína, 98, 99, *100*
dinoflagelados, 542t, *542*, 545, 559
clasificación, *541*
hábitats en océanos, 1234, 1235
dinosaurios, 458-461, 693-694
ancestros de, 458
con plumas, 461, *461*, 490, 697-698
crecimiento alométrico, 440
evolución de aves a partir de, 460, 461
extinción de, 441-442, 456t, 460-461, 694
grupos según su estructura pélvica, 460, *460*
origen, 456t, 458
radiación adaptativa, 460
dinosaurios de pico de pato, 460
dinosaurios de sangre caliente, 460
dinosaurios ornitisquios, 460, *460*, 694, 695t
dinosaurios saurisquios, 460, *460*, 694, 695t, 697
aves como evolucionadas de, 460, 461, 697-699
clasificación de, *494*, *694*
dinucleótido de adenina y flavina. *Vea* DAF o FAD
dinucleótido de adenina y nicotinamida. *Vea* NAD
dinucleótidos, 69
Diodon hystrix (pez erizo), *691*
Dionaea muscipula (Venus atrapamoscas), 4, *4*, 739-740
dióxido de carbono (CO_2)
absorción de. *Vea* fase de absorción de CO_2
difusión por la membrana plasmática, 116-117
disponibilidad para plantas, 206
en el ciclo del carbono, 1203-1204, *1203*, 1215
en fijación de carbono. *Vea* fijación de carbono
enlace covalente en, *48*
excreción de, 1035
inicio de respiración en nonatos, 1123
presión parcial y, 1003
transporte en sangre del, 1003-1004, 1004, *1005*, 1009
y apertura de estomas, 736
y cambio climático, 1256-1256t
y pH en sangre, 1003
dioxinas, 809
dipeptidasas, 1021
dipéptidos, 61, *64*, 71
diplococos, 518
diplomonados, 542, 542t, *543*, 558
clasificación, *541*
Diplopoda (clase), 663t, 664
Diplopoda pachydesmus (milpiés), *665*
Dipnoi (clase), 686t, 689
Diptera (orden), 668t
disacáridos, 53, *54*, 70t, 71
hidrólisis de, 53, *54*, 1021
Vea también maltosa; sacarosa
disco óptico (punto ciego), 930, *930*
discos imaginales (en *Drosophila*), 376, *378*
discos intercalares del músculo cardiaco, 856-857, 948, *949*
discriminación, genética, 365-366, 367
disentería amebiana, 1184
causa de, 555
disfunción eréctil, 1083
disolución salina fisiológica, 118
disoluciones
glucosa en, 53, *53*
molares, 32
tonicidad de, 117, 117t, 118, *118*, 131
valores pH, 41, 41t, *41*
disoluciones neutrales, 41
dispersión de una población, 1154-1155, *1155*, 1170, *1170*
dispersión uniforme, 1155, *1155*, 1170, *1170*
disposición 9 + 2 (microtúbulos), *99*, *100*, 919
disposición de las hojas opuestas, 729, *730*
disposición verticilada de hojas, 729, *730*
dispositivos intrauterinos (DIUs), 1099-1100, 1099t
disociación de compuestos iónicos, 35, 40
disoluciones ácidas, 41
disomía, 352
dispersión agrupada, 1155, *1155*, 1170, *1170*
dispersión aleatoria (de individuos), 1154-1155, *1155*, 1170, *1170*
dispersión de individuos, 1154-1155, *1155*, 1170, *1170*
dispersión: tamaño poblacional y, 1156
disposición de hojas alternas, 729, *730*
Distaplia occidentalis (tunicado), *681*
distribución agregada (dispersión en grupos), 1155, *1155*
distribución geográfica de especies, 400-402, *402*
distribución inicial, 1140
DIUs (dispositivos intrauterinos), 1099-1100, 1099t
divergencia de salida neuronal, 878, *878*
divergencia de especies, 391
como se muestra en cladogramas, 494-496
primates: secuencias de ADN, *406*
diversidad biológica
biología de conservación, 1249-1253, 1261
Convención sobre Diversidad Biológica, 1253
convención para, 482
deforestación, 1214, 1253-1255, 1261
diversidad de especies, 1187-1188, 1194
diversidad de un ecosistema, 1243, 1244, *1244*, 1261
ecotonos, 1237
en aves, 699
en células, *76*
en el registro de fósiles, 451-452, 452-453, 455-462
en hongos, 605-615
en la comunidad. *Vea* biodiversidad de comunidades
en peces óseos, 690
en plantas, 562
en protistas, 538-539, 558
enriquecimiento y, 1201
especies amenazadas, 1244, 1251, 1261
especies en peligro, 1244-1246, 1252
estudio de las relaciones evolutivas y. *Vea* sistemáticas
extinción y, 440, 441-442, 478, 482, 1243
genética. *Vea* diversidad genética
índice de Shannon, 1187
índices de diversidad, 1187-1188
niveles, 1244, *1244*
pérdida de, 440, 441-442, 478, 482; en cíclidos, 436-437, *437*
puntos críticos de la biodiversidad, 1249, *1250*
radiación adaptativa y, 440, 441
reducción de la, 1243-1248; causas, *1246*; actividades humanas y, 1246-1248; población viable mínima (PVM), 1244, 1245
riqueza (variedad) de especies. *Vea* riqueza de especies
uniformidad de especies y, 1187, *1187*
y la calidad de vida, 481-482
Vea también variación
diversidad de ecosistemas, 1243, 1244, *1244*, 1261
diversidad de especies, 1187-1188, 1194
diversidad de especies. *Vea* diversidad biológica
diversidad genética, 1243, 1244, *1244*, 1261
ventajas, 799
división autónoma del sistema nervioso periférico, SNP, 885, *885*, *897*, 902-904
regulación de la, 888, 904
división celular (células procariotas), 522
fisión binaria, 222-223, *224*, *517*, 522
frecuencia, 223
división de células (células eucariotas), 213
citoquininas y, 810
como limitada en número, 278
en células animales, 1106, 1107, 1109-1112, 1124
en células cancerosas, 831
en células vegetales, 721, *722*
estimulación de, *387*
frecuencia de, 223
microtúbulos en, 98; meiosis, *228-229*, 230; mitosis, 218-220, *218-219*, *220*, 220-221, *221*, *222*
orgánulos en la, 222
terminología en , 218
Vea también citocinesis; meiosis; mitosis
división de células animales, 100
división del agua/sulfuro de hidrógeno. *Vea* fotólisis
división somática del SNP, 885, *885*, 902
divisiones del cuerpo: en artrópodos, 662, 663t, 669
Vea también segmentación
divisiones (en taxonomía), 483
Dixon, Henry, 754
DLP (depresión de largo plazo), 900
doble hélice de ADN, 6, *8*, *216*, 269, *269*, 451

Dobzhansky, Theodosius, 391, 396
dodos, *1243*
dólares de arena, *677*, 678t, 679
Dolly (oveja): clonación de, 373, *374*
dolor
recepción, *913*, 916
sensación/percepción de, 869, 916; bloqueo de, 875
dominancia apical, 808, 810
dominancia incompleta, 255-256, *256*, 261
dominios (de proteínas). *Vea* dominios de proteína
dominios de proteínas, 67, 298
dominios activadores, 318-319
dominios de factor de transcripción, 318
dominios receptores de la superficie celular, 138
dominios (en taxonomía), 11, *13*, 483, 485, *485*, *487*
de procariotas, 518, 525-526, *525*
domesticación de animales, 478
dominancia (de alelos), 261
codominancia, 256
expresión genética y, 243
dominancia incompleta, 255-256, *256*
Vea también dominancia (de alelos)
don Diego de noche *(Mirabilis jalapa)* 255-256, *256*
donadores de protones, 40
dopaje, 1056
dopamina, 872-873, 873t
producción de, 893
recaptación de, *904*, 905
rutas de la(mediaciónde la recompensa), 899, 905, 1030
Dornasa Alpha (ADNsa), 339, 359
Downing, John, 1190
dragón fétido *(Symplocarpus foetidus)*, 183
Dreyer, W. J., 979
Drezen, Jean-Michel, *513*
Drimys (piperita), 595
driopitecinos, 469
droga "de las violaciones", 907t
drogadicción, 904-905
drogas anticancerígenas, 225, 621, 983
drogas de sulfa: como inhibidores de enzimas, 168-169, *168*
drogas (fármaco o medicamento)
adicción a, 904-905
anfetaminas, 905, 906-907t
antiansiedad, 875, 906t
anticancerígenos, 225
antidepresivos, 875, 906t
antirrechazo del sistema inmune, 989
antisicóticos, 906t comúnmente empleadas, 906t
antivirales, 512
biodiversidad y la obtención de drogas y medicamentos de, 482
como inhibidores de enzimas, 168-169, *168*
desintoxicación de, 89, 94
individualizados, 338-339
inhibidores del ciclo celular, 225
medicamentos para tratar la enfermedad de Alzheimer, 874
obtenidos de hongos, 621
opiáceas, 875, 906t
para tratamiento de la obesidad, 1030
para tratar la influenza, 512
resistencia a. *Vea* resistencia a drogas
tolerancia de, 904, 905
transporte fuera de las células, 115
y el sistema nervioso, 904-907, 909
Vea también antibióticos; *y medicamentos específicos*
dromaeosauros, 461
Dromicus (serpiente carnívora), *1014*
Drosophila melanogaster (mosca de la fruta), 249, 251
apareamiento o emparejamiento selectivo en, 415-416
ciclo vital de, *378*
como organismo modelo, 376-381, *377*, 388-389
cromosomas de, *29*, 247, 348
cruzamiento de prueba, 250
embrión, *369*; desarrollo de, 376-381, *379*
etapas del desarrollo, 376, 378, *379*
genes del desarrollo, 376-381
genes *Hox de*, 381, *381*
genes ligados en, 249-250, *250*
genoma de, 376
interacción gene-ambiente en, 1129
mutaciones del desarrollo, 376-377, 380, *380*
reloj biológico de, 1135
Vea también moscas de la fruta
Drosophila persimilis, 428, *431*
Drosophila pseudoobscura, 428, *431*
Drosophila subobscura, 396, *397*
drupa (fruto simple), *792*, 793
Dryas (mountain avens, dryas blanco), *1191*
Dryas blanco *(Dryas)*, *1191*
Dryopithecus, 469, *469*
Dryopteris filix-mas, *575*
ducto linfático derecho, *956*, *957*
ducto torácico, *956*, 957
ductos (sistema linfático), *956*, 957
duela sanguínea hepática o fasciola sanguínea hepática, 648t, 649, 650, *650*
Vea también tenias
Dugesia (dorotocephala), 649, *649*
duodeno, *1016*, *1019*, 1020, *1021*
duplicación de cromosomas, 217, 218-220, *218-219*, *220*, 227, 234
duplicación en cromosomas, 355, *355*
dura mater, 889, *889*
duramen (corazón del tronco de madera), 750, *751*
durazno marino *(Halocynthia aurantium)*, *681*

E. coli. *Vea Escherichia coli*
E_A. *Vea* energía de activación
ECA (enzima convertidora de angiotensina), 1048
ecdisis. *Vea* muda
ecdisona. *Vea* hormona de la muda
ecdisozoos (Ecdysozoa), 634, 661-671, 673
atributos/características, 636t, 661, 671t
clasificación, *635*, 636t
Vea también artrópodos; nematodos; onicóforos; tardígrados
ECGs (electrocardiogramas), 949
Echiniscus. *Vea* tardígrados
ECJ (enfermedad de Creutzfeldt-Jakob), 513
ecolocación, 911
ecología, 6, 1153
comunidad. *Vea* ecología de comunidades
ecología del comportamiento (etología), 1128, 1149
funciones ecológicas de las procariotas, 530-531, 535
geografía de la vida, 1218-1240
poblacional. *Vea* ecología de poblaciones
Vea también ecosistemas
ecología de comportamiento (etología), 1128, 1149
ecología de comunidades, 1173-1194
facilitación, *1174*, 1175
ecología de ecosistemas, 1197
ecología de poblaciones, 1154-1171
rasgos de la historia de vida, 407-408, 1161-1164
metapoblaciones, 1153, 1164-1165, 1171
características de una población, 1153, 1154-1155
factores de cambio en el tamaño de las poblaciones, 1153, 1156-1161
Vea también poblaciones humanas
crecimiento temprano de las plantas, 797
ecología de restauración, 1251, *1252*
ecología del paisaje, 1249-1250
ecosistema de arrecife de coral 1234, 1240
ecosistemas, 6, 1174, 1197
biología de conservación y, 1249-1253, 1261
biosfera y, 1196-1216
cadenas alimentarias, 1197-1198, *1197*
cambio climático y, 1159-1160, 1204, 1257-1258, 1262
ciclo de la materia y, 1203-1208
ciclo del carbono y, 1203-1204, *1203*, 1215
ciclos bioquímicos y, 1203-1208, 1215
clima y, 1212-1213, *1212*
diversidad biológica y. *Vea* diversidad biológica
ecosistemas acuáticos, 1228-1236, 1239; estuarios, 1231-1232, 1239; ecosistemas de agua dulce, 1228-1231, *1228-1231*, 1239; ecosistemas marinos, 1232-1236, *1233-1236*, 1239
ecología, 1197
ecosistemas acuáticos, 1228-1236, 1239
ciclo del fósforo en, 1207
ciclo del nitrógeno y , 1206
de agua dulce, 1228-1231, *1228-1231*, 1239
estuarios, 1231-1232, 1239
marinos, 1232-1236, *1233-1236*, 1239
procesos desde abajo (ascendentes) en, 1186, 1187
Vea también ecosistemas de agua dulce; ecosistemas marinos, ecosistemas
ecosistemas áridos. *Vea* desiertos
ecosistemas de agua dulce/hábitats, 1228-1231, *1228-1231*,1239
adaptaciones a, 628, 1038-1039
pantanos, 1231, *1231*, 1239
ecosistemas de aguas en reposo o estancadas, 1229-1231, *1229*, 1239
ecosistemas de chimeneas hidrotermales, 1209, *1209*
ecosistemas de corrientes de agua , 1228-1229, 1239
ecosistemas marinos, 1232-1236, *1233-1236*, 1239
actividades humanas y, 1236, 1240
zonas en, 1232, *1233*
ecosistemas marinos/ambientes
adaptaciones animales a los, 627-628
chimeneas de grandes profundidades, 165
ecotones, 1189, 1194, 1236-1237, 1240
factores abióticos en. *Vea* factores abióticos
flujo de energía a través de, 1197-1202, *1197*, 1215
incendios y, 1213, 1216
interacciones en, 1197
investigación ecológica en el Bosque Experimental Hubbard Brook, 1214, *1214*, 1216
niveles de organización, 6, 7
patrones de precipitación y, 1212, 1216
pirámides ecológicas y, 1198-1200, *1199*, *1200*, 1215
productividad y, 1200-1202, 1201t, *1201*
radiación solar y, 1208, *1209*; en elevaciones altas, 1220
regulación: procesos abajo-arriba, 1185, 1186-1187,*1186*, 1194; procesos arriba-abajo, 1185, 1186, *1186*, 1187, 1194
sol y, 1208-1210, *1209*
temperatura y, 1208, *1210*, 1215
transferencia de energía/flujo a través de, 2, 9, *9*, 23
Vea también ecosistemas acuáticos; biomas; ecosistemas de agua dulce; ecosistemas marinos; ecosistemas de aguas estacionarias
ecotonos, 438, 1189, 1194, 1236-1237, 1240
riqueza de especies en, *1237*
"écstasis", 907t
ectodermo, 631-632
en desarrollo animal, 1113, *1114*, 1115t, 1116
ectoparásitos, 1184
ectoproctos (briozoos), 659, *659*
ectotermia, 695, 836, *837*, 840
ecuación o función logística, 1157
ecuaciones químicas, 32
fotosíntesis, 10
respiración celular, 10
Ecuador: riqueza de especies en, 1189
edad, diagramas de estructura poblacional por, 1168, *1168*
edad, estructura (de poblaciones), 1168, 1171
edad materna: y síndrome de Down, 353-354
edad. *Vea* envejecimiento
edades de hielo (eras glaciares), 462
edades de los padres: y desórdenes genéticos, 353-354
edad paternal: y desórdenes genéticos, 353-354
Edelman, Gerald, 977
edema, 957
en barriga de niños desnutridos, 1031, *1031*
en la respuesta inflamatoria, 969, *969*
Ediacara Hills (Australia del Sur), 455
Edidin, Michael, 109-110, *109*
edificios: moho en, 621-622
EEB (encefalopatía espongiforme bovina). *Vea* enfermedad de las vacas locas
EEGs (electroencefalogramas): ondas del cerebro durante el
EETs (encefalopatías espongiformes transmisibles), 514
efecto Coriolis, 1211, 1215
efecto de borde (en comunidades), 1189, 1246
efecto distancia, 1188, *1188*
efecto fundador, 417
efecto invernadero, 1256, 1262
efectores (en sistemas de retroalimentación), 835
efectores (en señalización neuronal), 861, 884
Vea también neuronas motoras
efecto Bohr, 1003
Efecto furia de esteroides, 1056
efedrina, 589
efemerópteros, 669
eficacia biológica directa y comportamiento, 1128, 1142, 1146
egestión (eliminación), 1013, 1023
Egipto: tasa de fertilidad en, 1168t
EH. *Vea* enfermedad de Huntington
Einstein, Albert: en teorías científicas, 19
EIP. *Vea* enfermedad inflamatoria pélvica
eje antero-posterior (de embrión), 381, *381*
ejercicio aeróbico, 855
ejercicio: y enfermedad cardiovascular, 960
Vea también inactividad física
El Niño/oscilación del Sur de (eventos oscilantes de calor extremo), 1211-1212
ELA (esclerosis lateral amiotrófica), 101
electrocardiogramas (ECG), 949
electroencefalogramas. *Vea* EEGs
electroforesis en gel, 331, *332*, 420
electrolitos, 42, 1035
electromagnético, 194, *194*
electronegatividad (de átomos), 34, 37
electrones, 27
características de, 29t
compartir, 32-33, *33*
configuración de, en elementos. *Vea* modelos de Bohr
electrones de valencia, 31
en enlaces covalentes, 32-33, *33*
en enlaces iónicos, 35
en iones, 34
niveles de energía en, 30-31, *30*
orbitales de, 30, *30*
transferencia de. *Vea* transferencia/transporte de electrones
electrones; transferencia de grupo de fosfato; fosforilación
electrones de valencia, 31
electroporación, 324
electrorreceptores, 688, 914, 915t, 916, 934
elefante africano, 704
elefante marino *(Mirounga angustirostris)*: adaptaciones para el buceo, 1006-1007, *1007*
elefantes, 704t, 1157
africanos, *704*
protección de la pareja, 1144

elementos de tubo criboso (células de floema), *589*, 594, 711t, *715*, 716-717, *716*
en raíces, 766
en tallos, 747, *747*
elementos (elementos químicos), 27-31, 42
con propiedades químicas similares, 31
configuraciones electrónicas. *Vea* modelos de Bohr
elementos traza, oligoelementos, 27, 27t, 164
estudios nutricionales, 776, 777
funciones en organismos/plantas, 27t, 775-776, 776t
isótopos, 29-30, *29*
moles de, 32
tabla periódica. *Vea* tabla periódica
elementos genéticos móviles/transponibles. *Vea* transposones
elementos vasculares (células del xilema), 711t, *715*, 716, *716*
en gnetofitas, 588
en plantas con flores, 589, 594
en raíces, 766, *767*
en tallos, 745, *746*, 747, *747*
elementos químicos. *Vea* elementos
eleosoma(s) (cuerpo aceitoso, semilla), 794-796
eliminación, 1013, 1023
Elodea, 199
elongación de células. *Vea* elongación/expansión de células
embarazo ectópico, 1086
embarazo, 1093, 1096
cifras mundiales de, 1098
desarrollo de órganos durante, 1118, 1120
duración en humanos, 1096, 1118
ectópico, 1086
hormonas en, 1095-1096
embarazos de adolescentes, 1098
embriogénesis
en *Drosophila*, 376-379, *379*
en ratones, 384
embrión(es) animal(es), *693*, 1106-1107, 1112-1117
de *Drosophila*, *369*; desarrollo de, 376-379, *379*
de humanos. *Vea* embrión humano
desarrollo de. *Vea* desarrollo embrionario (en animales)
división de. *Vea* división
embrión de canguro, *702*
embrión de ratón, *307*
especificación del eje anterior-posterior del(os), 381,*381*
gastrulación en, 633, 1111, 1112-1114, 1115
implantación de, 1118
influencias ambientales en, 1121, 1122t
inviabilidad del híbrido, 430, *431*
membranas extraembrionarias, 693, *693*
segmentación de, 683
embrión(es) de planta(s), 562
coníferas, *583*, *586*, 587
embrión(es). *Vea* embrión(es) animal(es); embrión(es) de plantas
embrión en etapa de torpedo (en semillas), 790, *791*
embrión globular (en semilla), 790, *791*
embrión humano, 22, *1106*, 1117-1120
embrión maduro (en semillas), 790-791, *791*
emigración: tamaño de la población y, 1156, 1170
Emiliania huxleyi, 550
emisiones de gases de efecto invernadero, 1256, 1256t
Emlen, Stephen, 1136
empalme de exones, 293, 319, *319*
empalme de fragmentos de ADN, 324, *325*
emparejamiento selectivo(no aleatorio) positivo, 416
emparejamiento y persecución de la pareja, 1143-1144
emparejamiento y protección de la pareja, 1144
Empidonax (atrapamoscas), 428-429, *431*
emulsificación de grasas, 1022
enanismo, 339, 1066
enanismo pituitario, 339, 1066
enanismo psicosocial, 1066
enantiómeros, 48, *49*
encefalina(s), 873t, 875, 1022
encefalitis: causa de, 508t
encefalopatía espongiforme bovina. *Vea* enfermedad de las vacas locas
encefalopatías espongiformes transmisibles (EsET), 514
Encephalartos transvenosus, 588
Encyclopedia of Life (EDL, Enciclopedia de la vida), 482
Endler, John, 407-408
Vea también glándulas específicas
endocitosis, 125-127, *126*, 131
penetración viral de células por, 508-509, *510*
endocitosis mediada por receptor, 125-127, *126*
endocrinología, 1052
endodermis (de la corteza de la raíz)
en eudicotiledóneas herbáceas, *764*, 765, *765*
en monocotiledóneas, 766, *767*
en plantas leñosas, 767
endodermo, 632
endoesqueleto(s)
en equinodermos, 676, 678, 679, 845, *846*
en vertebrados, 683, 846-848
endogamia
poliandría y, 1144
prevención de endogamia en plantas, 784
y frecuencias de genotipo, 415, *415*, 416, 424
endolinfa, 920
endometrio, *1086*, 1087
endometriosis, 1087
endoparásitos, 1184
endorfinas, 873t, 875
endosimbiontes, 454
bacteria como, 54-55, 454, 530, 543, 617
en actinópodos, 552
en foraminíferos, 551-552
en invertebrados, 545, 554
en protozoarios, 454
en rumiantes, 54-55, 530, 615-617
en termitas, 55, 454, 543
hongos como, 615-617
protistas como: algas, 454, 544, 551, 646; diatomeas, 551; dinoflagelados, 545; excavados, 540; algas verdes, 551; parabasílidos/triconinfas, 543; protozoa, 454; algas rojas, 544, 551
endosimbiosis
en serie (serial), 94, 454, *454*, 558
primaria/secundaria, 539, *540*
Vea también endosimbiontes
endosimbiosis en serie, 94, 454, *454*, 463, 539, 558
endosimbiosis primaria, 539, *540*
endosimbiosis secundaria, 539, *540*
endosomas, 126-127, *126*
endosperma (de semillas), 590, 593, 594, 789, *790*, *791*, 793
endosporas (de bacteria), 520, *520*
endostilo, 680, *680*, 682
endotelio, 823, *944*, 945
endotermia, 694, 700, 836-837, 840
en aves, 698, 836-837, *837*
en dinosaurios, 694
en mamíferos, 700, 836-837
evolución de, 698, 700, *701*
endotoxinas, 534
energía, 154-162
almacenamiento de. *Vea* energía almacenada
conversión de. *Vea* conversión de energía en las células
de enlace, 32, 157
definición, 155
en la difusión, 116
en los ecosistemas, 1197-1202
energía calorífica (energía térmica), 155, 156
energía cinética, 39, 155, *155*
energía mecánica, 155
energía solar, 154. *Vea también* luz solar
estudio de. *Vea* termodinámica
libre. *Vea* energía libre
medida de, en forma de calor, 184
para transporte activo, 121
potencial. *Vea* energía potencial
productividad, 1200-1201, 1201t
química, 154, 155
solar. *Vea* radiación solar
total como una constante, 155-156
útilizable como decreciente, 156
y metabolismo, 156-159
energía almacenada. *Vea* energía potencial
energía cinética, 39, 155, *155*
energía de activación. *Vea* energía de activación
energía de activación (en reacciones químicas) (E_A), 157, 162-163
enzimas y, 163, *163*, 170
espectro de absorción (de pigmentos), 196, *197*
energía de enlace, 32, 157
Vea también energía química
energía libre (G), 157
cambios durante las reacciones químicas, 157-158, *157*, 158, *173*
del agua, 754
vs. entropía: y entalpia, 157, 169
energía mecánica, 155
energía potencial: total (entalpia), 157
energía potencial (energía almacenada), 116, 155, *155*
en gradientes de concentración, *83*, 116, 121
energía solar, 154
Vea también luz solar
energía térmica, 155, 156
energía térmica (energía calórica), 155, 156
energía química, 154, 155
Vea también energía de enlace
enfermedad(es)
agentes. *Vea* patógenos
autoinmunes, 848, 963-964, 986; causas de, 141, 986
bacterianas, 520, 532-534, 533t
emergentes y reemergentes, 509
enfermedad por inmunodeficiencia, 983-984. *Vea también* SIDA
fúngicas (micosis), 611, 621-623
por agente subviral, 513-514
por insectos, 670-671
tamaño de población y, 1158, 1160
virales, 502, 506-512
Vea también enfermedades autoinmunes; cáncer(es); enfermedades degenerativas del cerebro;afecciones/enfermedades por disfunción endocrina; afecciones/enfermedades genéticas; afecciones/enfermedades recesivas; enfermedades transmitidas sexualmente; *y enfermedades específicas*
enfermedad autosómica dominante, 360-361, 367
enfermedad cardiovascular, 957-960
colesterol y, 126, 1025
complicaciones típicas en, 958-959
factores de riesgo, 938, 959-960, 961, 1056
proteína genéticamente modificada contra, 339
recomendaciones para evitar, 1029
tratamientos para, 959
enfermedad de Addison, 1073
enfermedad de Alzheimer, 874
causas de, 68, 96, 352, 353, 874, 1123
enfermedad de Creutzfeldt-Jakob (ECJ), 513
enfermedad de Cushing, 1073
enfermedad de Graves, 1067
enfermedad de Hansen. *Vea* lepra
enfermedad de Huntington (EH), 360-361, *360*
causa de, 68, 360
probabilidad de, 364
prueba para la, 361, 363
enfermedad de las vacas locas, *68*, 514
enfermedad de los riñones: causa de, 99
enfermedad de Lou Gehrig: causa de, 101
enfermedad de Lyme, 533t
en comunidades, 1175, *1175*
transmisión de, 533t, 666
enfermedad de Parkinson, 893
causa de, 300, 893
tratamientos para la, 374, 893
enfermedad de Tay-Sachs, 93, 360
prueba de adultos para, 364
prueba prenatal para, 363
enfermedad debilitante crónica, 514
enfermedad del corazón: causas de, 141, 300
enfermedad del cornezuelo, 611, 621
enfermedad del mosaico del tabaco, 501
enfermedad del sueño
africana(tripanosomiasis africana), 544
causa de (parásito), 338, 544, *544*
enfermedad del sueño. *Vea* enfermedad del sueño africana
enfermedad dominante, autosomal, 360-361, 367
enfermedad holandesa del olmo (grafiosis), 611, 622
enfermedad inflamatoria pélvica, 1086
causa de, 529t, 1086, 1102
enfermedad isquémica del corazón, 959
enfermedad por descompresión , 1006
enfermedad pulmonar obstructiva crónica (EPOC), 1009
enfermedades autoinmunes, 848, 963-964, *986*
causas de, 141, 986
enfermedades autosómicas recesivas, 358-360, 367
enfermedades degenerativas del cerebro
causa de, 508t
encefalopatías espongiformes transmisibles (EET), 514
Vea también enfermedad de Alzheimer; demencia
enfermedades del cerebro. *Vea* enfermedades degenerativas del cerebro
enfermedades emergentes, 509
Enfermedades metabólicas congénitas (Garrod), 283
enfermedades neurológicas, causa de, 115
enfermedades por almacenamiento lisosomal, 93
enfermedades por inmunodeficiencia, 983-984
Vea también SIDA
enfermedades reemergentes, 509
enfermedades transmitidas sexualmente (EsTS), 1101-1102, 1102t
Vea también enfermedades específicas
enfermedades venéreas. *Vea* enfermedades transmitidas sexualmente
enfermedades virales, 502, 506-512
Vea también VIH; influenza
enfisema, 1009
enfisema pulmonar, 1009
enfriamiento por evaporación, 40
Engelmann, T. W., 197-198, *197*
enjambre grunión(pez), 1135
enlaces éster, *57*, *57*, 525-526
enlaces covalentes, 32-34, 33t, *33*, 43
en polipéptidos. *Vea* enlaces péptidos
enlaces dobles, 33, *33*, *47*, 57
polares vs. no polares, 34
Vea también elementos específicos y/o compuestos
enlaces covalentes dobles, 33, *33*, *47*, 57
enlaces covalentes no polares, 34
enlaces covalentes polares, 34
enlaces covalentes simples, 33, *33*
enlaces covalentes triples, 33
enlaces de hidrógeno, 36, 43
en agua, 36, 37-38, *38*, 39, *39*, 40
en el hielo, 39, *39*
en polipéptidos, 64, 65, *65*, *66*

entre moléculas, *36*
entre pares de bases en el ADN, *270*, *271*, 280
enlaces disulfuro/puentes, 65, *66*
enlaces fosfodiéster, 68, *69*, 267, *267*
enlaces glicosídicos (uniones)
en disacáridos, 53, *54*
en polisacáridos: celulosa (enlaces *b*), 54, *56*, 1021; enlaces iónicos, 34-36, *35*
en polipéptidos, 65, *66*
enlaces pares, 1144
enlaces péptidos, 61, *64*, 287, 293, 295, *296*
enlaces disulfuro/puentes de disulfuro, 65, *66*
enlaces químicos, 32-36, 43
energía necesaria para romper los, 32, 157
enlaces éster, 57, *57*, 525-526
enlaces éter, 525-526
Vea también enlaces covalentes; enlaces glicosídicos; enlaces del hidrógeno; enlaces iónicos; interacciones de van der Waals
enriquecimiento (de suelos/aguas), 1230-1231
y riqueza de especies, 1201
Ensamblaje de los virus, *505*, 506, 509-511
Ensayo sobre el principio de la población de (Malthus), 394
enseñanza como aprendizaje social, 1149
entalpia (H), 157
Entamoeba histolytica, 555, 1184
enterobacteria, 528t
enterocelia, 633, *634*
Enteromarpha (alga verde), 134-135, *134*
enteroquinasa, 1021
entrecruzamiento (de cromosomas homólogos), 230, 231, *231*, 250, *251*
frecuencia entre loci recombinados, 250, 250t
entrecruzamiento(entre especies): en zonas híbridas, 437-438
Vea también aislamiento reproductivo
entrenamiento de fuerza, 855
entropía (S), 156
vs. energía libre: y entalpia, 157, 169
envejecimiento, 385-386
apoptosis en, 96, 1123-1124
celular, 1123
en humanos, 1123-1124, 1125
en plantas, sustancias para retardar la senescencia, 810, *811*
estudio en ratones sobre , 385-386
genes relacionados con el, 385-386
mecanismo de, 96
restricción de calorías y, 385
y respuesta al estrés, 1123-1124
envejecimiento de células: acortamiento de telómeros/telomerasa y, 278
envoltura nuclear, *84*, *85*, 86, *88*
en la meiosis, *228*, 230, 231
en la mitosis, *218-219*, 220, 221-222
envoltura vitelina, 1108
enzima convertidora de angiotensina. *Vea* ECA
enzima EcoRI, de restricción 324
enzima HindIII, 324
enzimas alostéricas, 167-168, *167*
enzimas de restricción, 324, *325*, 344, 506
enzimas digestivas, *83*
de hongos, 619
enzimas lisosomales, 93
síntesis de, 90
enzimas pancreáticas, 1020, 1021
enzimas polimórficas, 420
enzimas proteolíticas, 1021
enzimas, 57, 60, 60t, 139, 162-169
actividad de. *Vea* actividad de las enzimas
alostéricas, 167-168, *167*
aplicaciones de las enzimas de arqueas (extremoenzimas), 531
capacidad catalítica, 162
clases de, 164t
complejos multienzimas, 166
complejos para el transporte de electrones, 180, *182*, 184, *185*
concentración de, y tasas de reacción, 166, *166*
chaperonas moleculares y, 66, 90-91, 297, 314
del ciclo de Calvin, 204
digestivas. *Vea* enzimas digestivas
en acoplamiento de reacciones, 166
en células procariotas, 518-519
en cloroplastos, *196*
en las membranas del cloroplasto, 114-115
en membranas celulares, 82, 89
en membranas del retículo endoplasmático, RE, 89
en membranas mitocondriales, 114-115
enzimas de reparación del ADN, 276-277
enzimas de restricción, 324, 325, 344, 506
enzimas polimórficas, 420
especificidad de, 164
forma de, 164
funciones de, 51, 54, 57, 60
genes y, 166, 283-284, *284*
hipótesis de un gen por una enzima, 283-284, *284*
inhibición de retroalimentación, 167, *167*, 313-314
inhibición de, 167, 168-169
luz y, 209
modificación química de, 320
nombres de, 164
operación (funcionamiento) de, 163-164. *Vea también* actividad de enzimas
regulación de, 147-148, 166-168, 170; en bacterias, 309-313
síntesis de, 166
sitios activos de, 163-164
sitios alostéricos, 167
y coenzimas , 164-165
y cofactores, 164-165, 776
y energía de activación (en reacciones químicas), 163, *163*, 170
Vea también enzimas específicas
EOL (*Encyclopedia of Life, Enciclopedia de la vida*), 482
eon (unidad de tiempo geológico), 455, 456t
Eosimias, 468
eosinófilos, *941*, 942, 942t, 971
Ephedra (abeto), 589, *589*
Ephedra nevadensis, 593-594
epiblasto, 1111, *1112*, 1113-1114
epidemia de SIDA: contención de la, 986
epidermis/células epidérmicas (de animales), 822
en cnidarios, 845
en vertebrados, 843, *844*
Vea también piel
epidermis inferior en las hojas, 730, *731*
epidermis superior en las hojas, 730, *731*
epidídimo, *1080*, 1081
epífisis (cuerpo pineal), 886t, *887*
epífisis (hueso), 847, *848*
epifitas, 767, 1184, *1184*, 1194
en bosques lluviosos templados, 1221
en bosques lluviosos tropicales, 1227
en zona béntica del océano, *1234*
epifitas parásitas, 767
epiglotis, 999, 1001, 1018
epinefrina, 148, 872-873, 1054, *1055*, 1062t, 1071
episperma o testa (cubierta de la semilla, 583, *583*, *586*, 587, 790
epitelio columnar, 822, *824*
epitelio cúbico, 822, *824*
epitelio escamoso, 822, 823, *824*, *825*, 945
epitelio estratificado, 822-823, *825*
epitelio olfatorio, 926, *927*
epitelio pseudoestratificado, 823, *825*
epitelio simple, 822, *824*
epíteto específico (en nombres científicos de plantas), 11, 482-483
epistasis, 257, *258*, 261
epitopos (determinantes antigénicos), 977, 978
época del Eoceno, 456t, 461, 462
orígenes de primates, 466; antropoides, 467-468
época del Holoceno, 456t, 461
época del Mioceno, 456t, 461, 462
orígenes de hominoides, 462, 469
época del Oligoceno, 456t, 461, 462, 469
época del Paleoceno, 456t, 461, 462
animales, 658, 676, 689; plantas, 565, 571
época del Pleistoceno, 456t, 461, 462
extinción en masa al finalizar, 456t, 462
épocas (unidad de tiempo geológico), 455, 456t
Eptatretus stoutii (pez mixino del Pacífico), *685*
equidnas. *Vea* oso hormiguero espinoso
equinodermos, 630, 676-680
atributos/características, 637t, 678t, 705, 705t
clasificación, 633, *635*, 637t, *680*
clivaje o segmentación de embrión, 1109, 1124
endoesqueletos, 845, *846*
evolución de, 676
fertilización en, 1108, 1109, 1124
respuestas inmunes en, 965
grupos principales (clases), 676-677, 678t, 705
pies tubulares, 676, 678, 679, *679*, 845
Vea también dólar de arena; estrellas de mar; erizos de mar
equilibrio. *Vea* mantenimiento del equilibrio
equilibrio: dinámico, 32, 42, 116, 158, 169
Vea también equilibrio genético; homeostasis
equilibrio genético, 413, 423
condiciones para el, 414
principio de Hardy-Weinberg de, 412-414, *413*
equinoides (Echinoidea), 677, *677*, 678t, 679
Equisetum (telematia), 575, *577*
Equus burchelli (cebra de Burchell), 5
era cenozoica, 456t, 461, 463, 466
organismos que aparecen en, 456t, 462, 463; mamíferos, 466, 701
era de las arqueas, 455, 456t
era de las aves, 461-462
era de las cicadáceas, 587
era de las plantas con flores, 461-462
era de los peces, 457
era de los insectos, 461
era de los mamíferos, 461-462
era de los reptiles, 458-460, 693-694
era fanerozoica, 456t
era mesozoica, 456t, 463
extinción en masa al terminar la, 441-442, 456t, 460-461
organismos que aparecen en, 456t, 458-460, 463; animales, 466, 689, 693-694
era paleozoica, 455, 456t, 463
extinción en masa al terminar la, 456t, 458
organismos que aparecen en, 455-458, 456t, 463; eras (unidad de tiempo geológico), 455, 456t
era proterozoica, 455, 456t, 463
evolución animal en, 627, 629-630, 676
fósiles de la, 662
eritrocitos. *Vea* células rojas de la sangre
eritropoyetina, 225, 941, 1042
abuso de, 1056
erizo africano, 704t
erizo lápiz *(Heterocentrotus mammillatus)*, *675*
erizos de mar, *675*, 678t, 679, 1187
ADN de espermatozoide de, 267t
espermatozoides de, 1108
evolución de, 458
erosión del suelo, 436, 777-778
deforestación y, 1253
erosión. *Vea* erosión del suelo
error de muestreo, 19
errores congénitos en el metabolismo, *283*, 358
erupción (infección por levadura), 621
Erythroblastosis fetalis, 987
escamas (de vertebrados)
de peces cartilaginosos/tiburones cartilaginosos, 688, *689*
de peces y reptiles, 843
plumas como evolucionadas a partir de, 440, 461
escamas (en gimnospermas), *583*
escamas de las hojas, 738, 750, *751*
escamas de las yemas terminales, 750, *751*
escamas placoideas, 688, *689*
escamosos, *694*, 695t, 697
escaneos del genoma ancho de asociación (GAA), 351
escaneos GAA (escaneos del genoma ancho de asociación), 351
escaneos PET o TEP (tomografía por emisión de positrones, TEP), 874
escape de automóviles por combustión de combustible fósil, 1206
escarabajo australiano de nariz larga *(Metriorrhynchus rhipidus)*, *786*
escarabajo bombardero *(Stenaptinus insignis)*, *162*, 1181
escarabajo de la papa de Colorado *(Leptinotarse decemlineata)*, *668*
escarabajos de agua, 1229
escarabajos, 663t, 668t, *668*
comensalismo y, 1184
escarabajos bombarderos, 1181
escarabajos del mosto, 1229
y plantas con flores, 595-596
Vea también escarabajos específicos
escarificación y germinación, *797*
Escherich, Theodor, 483
Escherichia coli, *82*, 251, 483, 528t, *528*, 533t
ADN, 214, 267t, *299*
bacteriófagos, 502-503
biopelículas formadas por, 534
conjugación en, 523, *523*
enzimas de reparación de ADN, 276-277
enzimas de restricción derivadas de, 324
insulina producida por, 339
regulación de genes en, 309-313
replicación del ADN en, 271-272, *272*, *326*
sistemas libre de células, 287
Eschsolzia mexicana (amapola mexicana), *1154*
esclereidas, *713*, 714
esclerosis lateral amiotrófica (ELA), 101
esclerosis múltiple, *865*
causa de, 865, 986
esclerótica (del ojo), 928
escólex (de una tenia), 650-651, *651*
escorpiones, 663t
escorrentía (de aguas), 1208
escorrentía de fertilizantes, 436, 1231
escrapié, 514
escroto, *1080*, 1081
ESEs (etiqueta de secuencias expresadas), 336
esfínteres precapilares, 945, *945*
esmalte (de dientes), 1017, *1018*
esófago
en lombrices de tierra, *657*, 658, *1015*
en vertebrados, 1017-1018; humanos, *1016*, *1018*
espacio intermembrana
en cloroplastos, *96*, *196*
en mitocondrias, 95, *182*, *184*
espacios intercelulares en la corteza de raíz, 763, *764*
espacios porosos en suelos, 774
espadas plateadas de Haleakala (*Argyroxyphium sandwicense*),*443*
espadas plateadas de Haleakala, 441, *443*
espartina *(Spartina alterniflora)*, 1186, 1232
especiación alopátrica, 432-433, 444
especiación simpática, 434-437, 444
cambios ecológicos y, 435-437
por alopoliploidía, 434-435, *434*
especiación, 430-438, 444
especiación alopátrica, 432-433
especiación simpátrica, 434-437
zonas híbridas, 437-438
especies, 11, 392, 426-428, 482-483
aislamiento de. *Vea* aislamiento geográfico; aislamiento reproductivo
biogeografía (distribución geográfica de), 1237-1238, *1238*
centro del origen de, 1237, 1240

coevolución, 1180, 1193
comparaciones moleculares de, 338, 404-406, *406*, 490-491
competencia entre, 1175, 1177-1180, 1178t, *1178*, 1193
concepto/definiciones de, 427-428
Convención de Diversidad Biológica, 1253
Convención sobre Comercio Internacional en Especies en Peligro de Fauna y Flores Silvestres (CITES), especies cosmopolitas, 1237
distribución geográfica de, 400-402
distribución geográfica: espacial (metapoblaciones), 1153, 1164-1165, 1171
divergencia de. *Vea* divergencia de especies
diversidad de, 1187-1188, 1194
diversidad de. *Vea* diversidad biológica
ecología de comunidades de, 1173-1194
en peligro. *Vea* especies en peligro
entrecruzamiento entre: en zonas híbridas, 437-438. *Vea también* aislamiento reproductivo
especies amenazadas, 1244, 1251, 1261
especies clave, 1173, 1185-1186, 1194
especies dominantes, 1173, 1185, 1186, 1194
especies en peligro, 1244-1246, 1252, 1253, 1261
especies endémicas, 1237, 1245, *1250*
especies invasoras, 1246-1247, 1261
estabilidad de, 438, 439
evolución de nuevas especies. *Vea* especiación
extinción de, 1243, *1243*, 1244, 1261
extinción de. *Vea* extinción
iteroparidad, 1162, 1170
nicho ecológico, 1175-1177, *1176, 1177*, 1193
nichos. *Vea* nichos ecológicos
número de, 426
número de, identificadas anualmente, 481
población mínima viable (MVP), 1244, 1245
porcentaje de, identificadas, 481
proyectos de identificación y catalogación, 482
riqueza. *Vea* riqueza de especies
semelparidad, 1162, *1162*, 1170
uniformidad, 1187, *1187*
variación de cromosomas entre, 215-216
zonas de distribución, 1237, 1240, 1244, 1257, 1261
Vea también ancestro común; organismos
especies amenazadas, 1244, 1251, 1261
Acta de Especies Amenazadas (AEA), 1252, 1261
Convención de Diversidad Biológica, 1253
Convención sobre Comercio Internacional en Especies en Peligro de Fauna y Flores Silvestres (CITES), 1253, 1261
corales constructores de arrecifes, 647
lista, 1253t
Vea también especies en peligro
especies clave, 1173, 1185-1186, 1194
especies cosmopolitas, 1237
especies en peligro, *15*, 1244-1246, 1252, 1261
clonación de, 373
Convención de Diversidad Biológica **(CDB)**, 1253
Convención sobre Comercio Internacional en Especies en Peligro de Fauna y Flores Silvestres (CITES), 1253, 1261
cícadas, 587
Ley de Especies Amenazadas, 1252, 1261
lista, 1253t
madre anfitriona, *1094*, 1251
manejo de conservación de, 392
Vea también especies amenazadas
especies de pastizales: estabilidad de una comunidad, 1190
especies dominantes, 1173, 1185, 1186, 1194
especies endémicas, 1237, 1245, *1250*
especies invasoras, 1246-1247, 1261
especies K seleccionadas, 1162
especies nativas de chimeneas hidrotermales (chimeneas de mares profundos), 165, 330, 526, 1209, *1209*
formación de moléculas orgánicas en, 448-449
especies seleccionadas *r*, 1162
espectro de acción de la fotosíntesis, 197, *197*
vs. espectro de absorción de la clorofila, 198
espectro de colores, 197, *197*
esperanza de vida, 1157, 1162, 1170
espectro de absorción de la clorofila vs. espectro de acción de la fotosíntesis, 198
espermátidas, 1080, *1081*
espermatocitos, 1080, *1081*
espermatocitos primarios, 1080, *1081*
espermatocitos secundarios, 1080, *1081*
espermatogénesis, 233, 1080, *1082*, 1084, *1085*
espermatogonia, 1080, *1081*
espermatozoides (células del esperma), 5, 1078
anormalidades de cromosomas en, 352
de erizos de mar, 267t, 1108
de humanos, 1081, *1082, 1095*
de plantas con flores, 593, *593*, 784, 789, *790*
de plantas, cícadas, 587
espermicidas, 1099t
espículas (en esponjas), 642, *642*
espina (de vertebrados): en humanos vs. simios, 471, *471*
espina bífida: prueba prenatal para, 363
espina dorsal. *Vea* columna vertebral
espinales descendentes, 889
espinas (de equinodermos), 676, 679, *679*
espinas (de plantas), 738-739, *740*
estructura, *403*, 404, *405*
espinas: estructura, 404, *405*
espineretas (de arañas), 665-666
espino rojo *(Crataegus mollis)*, *405*
espinosos (peces), 396-397
espiráculos, 669, 995, 996
espirilos, 518
espiroquetas/bacterias espiroquetas, 454, 518, *518*, 525, 527, 529t
espliceosomas, 293
espoleta (hueso de la suerte), 698
espongina, 642
espongocele, 641, *642*
esponjas (poríferas), 641-643, 672
aislamiento reproductivo, *431*
atributos y características, 636t, 671t
células especializadas, 641, 642, *642*
clasificación de, 626, 635, 636t
digestión en, 1015
en el registro fósil, 629
esponjas de tubo, *626, 642*
estructura de, 641–642, *642*
evolución de, 455, 641
grupos de, 643
importancia ecológica de, 640
reproducción en, 642-643
respuestas inmunes en, 964-965
vs. coanoflagelados, 641
esponjas de baño, 643
esponjas de tubo, *626, 642*
esponjas vítreas, 643
esporangios, 570
cigosporangios, 607, *610*
de antoceros, 570, *570*
de helechos batidores (psilófitas), 577
de helechos, 573, *575, 576*
de hongos, *602*, 603; *Allomyces*, 607, *608*
de mohos mucilaginosos plasmodiales, 555, *556*
de musgos de club (licopodios), 572
de plantas heterospóricas, 576
Vea también cuerpos de fructificación; zoosporangios
esporas, *229*, 233, 562
de hongos, *601*, 603, *603, 604*, 623; moho negro del pan, 607, *610*
de plantas, 562; helechos, 573, *576*; plantas florecientes, 592, 783; plantas heterosporas, 576; musgos, 566
de protistas: apicomplejos, 546, *546*; algas verdes, 553; mohos mucilaginosos, 555, 557, *557*; unicontes, 554, 555, 557, *557*
vs. semillas, 582
Vea también ascoporas; oosporas; zoosporas; cigosporas
esporófilos (de coníferas), 586
esporofitas, 232, *233*, 562, *563*
crecimiento indeterminado en, 570
de antoceros, 570, *570*
de coníferas, *586*
de helechos batidores (psilófitas), *577*
de helechos, 573, *576*
de hepáticas, *569*, 570
de musgos, 566, *567*
de plantas con flores, *593*
de plantas heterosporas, 576, *578*
esporozoítos, 546, *546*
esqueleto apendicular, 846, *847*
esqueleto axial, 846, *847*
esqueleto(s)
de humanos, 829, 846, *847*; vs. simios, 471, *471*, 479
de peces cartilaginosos, 688
de vertebrados, 683, 846, 858
Vea también citoesqueleto; endoesqueleto; exoesqueleto; esqueleto hidrostático
esqueleto(s) hidrostático(s), 632, 844-845
celoma como, 632, 672
en anélidos, 661
en cnidarios, 644, 845, *845*
esqueletos, 471, *471*, 479; cráneos, 471-472, *471, 472*, 479
origen, 462
esquizocelia (proceso), 633, *634*
esquizofrenia: causas de, 351, 353, 873, 899
estabilidad de una comunidad biológica, 1190
estabilidad de zonas híbridas, 438, *438*
estado de equilibrio, 834
estado del tiempo (condiciones meteorológicas). *Vea* clima
estado fundamental, 194
estados de la materia: movimiento molecular en, 116
estados larvarios, 376, *669*
en *Drosophila*, 376, *378*
Estados Unidos
sobrepoblación de consumo en, 1170
yacimientos de fósiles/depósitos fósiles, 452, 455, 458
demografía humana en, 1167
riqueza de especies en, 1189
estambres (de flor), 386, 591, *591*, *592*, 782, *783*
pétalos como evolucionados a partir de, 594-595
estancamiento (en la generación de especies), 438, 439
estanques, 1229-1231, *1229*
estatinas, 621, 959
estatocistos, 647, 649, 666, 915t, 918-919, *918*, 934
estatolitos, 918-919, *918*
estela (cilindro vascular), *764*, 765, *767*, 778
esteranos, 453-454
estereocilios, 919, *919*
esterilidad híbrida, 430, *430, 431*
esterilidad: esterilidad híbrida, 430, *431*
Vea también infertilidad
esterilización, 1099t, 1100-1101
esternón, 846, *847*
esteroides, *59, 60*, 70t, 71
en células de plantas, 111
esteroides anabólicos: abuso de, 1054, 1056, 1083
estigma (de pistilo), *591*, 592, *592*, *710*, 783, *783*
granos de polen y, 429-430
estilo (de pistilo), *591*, 592, *592*, 783, *783*
estímulo condicionado/respuesta condicionada, 1132
estímulo de señal para patrones de comportamiento, 1130
estímulo: en condicionamiento clásico, 1132
estímulos, 4
adaptaciones a, 912-913, 917
diferenciación de, 914
transducción de energía, 912, *913*. *Vea también* potenciales de acción, generación de
estímulos: contracciones musculares simples y de adición, 856, *857*
estipes: de algas pardas/algas marinas, 549
estípulas, 729, *729*
estivación, 838, 1225
estolones (rastreras), 798, *798*
estómago, *1016, 1018, 1019, 1021*
partes de, digestión en, 1018-1019, 1022t
valores pH, *41*, 165
estomas, 14, 195, *196*, 562, 718, *731*, 732, *732*, 733, *734*
apertura de, 734, 735, 736, *736*, 741-742, 742
cierre de, 206, 734-735, 736, 742
en tallos: de eudicotiledóneas herbáceas, 745; de plantas leñosas, 750
penetración de hongos en, 622
transpiración a través de, 737
estradiol, 319, *1055*, 1072, 1086
testosterona y, 1084
estrategia nacional de conservación, 1253
estratificación térmica de lagos, 1230, *1230*
estrato basal, 843, *844*
estrato córneo, 843, *844*
estrella de tierra redondeada *(Gastrum saccatum), 601*
estrella patrón y emigración, 1136
estrella roja marina *(Formia milleporella)*, *677, 846*
estrella serpiente quebradiza *(Ophiopholis aculeata), 677*
estrellas cesta, 678t, 679
estrellas de mar, *677*, 678, 678t, *846*, 1185, 1186
desarrollo en, *1110*
evolución de, 455
sistema nervioso en, 883
estrellas plumas, *677*, 678, 678t
estrellas quebradizas (estrellas serpientes), *677*, 678t, 679
estrellas serpientes (quebradizas), *677*, 678t, 679
estreptococos, 518, 529t
estreptomicina, 534
estrés, 834
respuesta suprarrenal al, 148, 1071-1072, *1072*, 1073
y envejecimiento, 1123-1124
estrés ambiental: riqueza de especies y, 1189
estrés hídrico: y abertura/cierre de estomas, 736, 811
estresantes, 834
estriación en tejidos musculares, 828, *830, 851*
estro, 1093
comportamiento de la pareja durante el, 1144
estróbilo/estróbilos (conos)
de coníferas, *583*, 586-587, *587*
de equisetos, 575, *577*
de licopodios, *573*
estróbilos o conos de semillas, *583*, 586-587, *586, 587*
estrógeno(s), 1054, 1062t, 1089, 1089t, 1118
en contraceptivos, 1098-1099, 1100
efectos de dominancia, 1140
durante el embarazo, 1095
secreción de, 1086, 1090-1092, 1093
Vea también estradiol
estroma (en cloroplastos), *84*, 96, *96*, 195, *196*, 198, *199*
estromatolitos, 452, *452*, 455
estructura 9 × 3. *Vea* cuerpos basales; centriolos
en el citoesqueleto, *74*, 75, 90t, 97-98, *98*, 101, 148
estructura cuaternaria de proteínas/polipéptidos, 65-66, *67*, 72
estructura de Lewis: notación de punto, 32

estructura de proteína en forma de lámina u hoja (plegamiento beta), 64, *65, 66,* 111, *111*
estructura de proteínas en hélice alfa (hélice *a*), 64, *65*, *66*, 111,*111*
estructura de una comunidad biológica, 1174
estructura inferior del cuerpo, 630-631
estructura lateral del cuerpo, 630, *631*
estructura media del cuerpo, 630, *631*
estructura primaria de proteínas/polipéptidos, 61-64, *64*, *67*, 72
estructura secundaria de proteínas/polipéptidos, 64, *65*, 72
estructura semejante a la de un pez, en embriones vertebrados,406,*407*
estructura superior del cuerpo, 630
estructura terciaria de proteínas/polipéptidos, 64-65, *66*, 72
estructuras 9 × 3 (microtúbulos). *Vea* cuerpos basales; centriolos
estructuras de ADN. *Vea* fragmentos de ADN; cadenas de polinucleótidos de ADN
estructuras fructuosas; hifas; micelios; talo/talos
aplicaciones, 619-621, 624
características, 602, 623
ciclo vital. *Vea bajo* ciclos vitales
clasificación, *13*, 486t, 491, *541*, 605-606, 623, 629
como descomponedores y reclicladores, 10, *10*, 517-518, 602, 615
como parásitos, 606, 611, 617-618, 622-623, *622*. *Vea también* microsporidios
deuteromicetos, 605-606
diversidad, 605-615
drogas derivadas de, 621
en cadenas alimenticias o alimentarias, 1198
en el registro fósil, 605
enfermedades causadas por, 611, 621-623, 624
enzimas digestivas, 619
evolución de, 605-606, *606*
fermentación por, 188, 189
filamentos. *Vea bajo* hifas
filios/grupos, 605, 606t, *606*. *Vea también* ascomicetos; basidiomicetos; quitridimicetos; glomeromicetos; cigomicetos
hábitats, 601
hongos gigantes, 601
importancia ecológica, 615-619, 624
micorrizas, 607, 609, 612, 617, 771. *Vea también* micorrizas
mitocondrias, 605
mutualismo: con raíces. *Vea* micorrizas; con rumiantes(ganado), 615-617
origen, 456t
paredes celulares, 55, 82, 602, 605
porcentaje de especies identificadas de, 481
relaciones simbióticas, 602; con ganado/hormigas/termitas, 615-617. *Vea también* líquenes; micorrizas
reproducción. *Vea* reproducción fúngica
tipo de nutrición, 10, 209, 602, 605
valores pH para, 602
y algas verdes. *Vea* líquenes
Vea también mohos; levaduras
estructuras vestigiales, 398, *400*, 404, 409
EsTS. *Vea* enfermedades de transmisión sexual
estuarios, 1208, 1231-1232, 1239
osmorreguladores en, 1036
productividad, 1201t
estudio doble ciego, 19
estudios de inmunodeficiencia en un ratón desnudo, 984
estudios de nutrición en los cultivos hidropónicos, 776, 777
estudios en ratas: aplicabilidad a otros organismos, 26
etano, *47*, 49
etanol. *Vea* alcohol (alcohol etílico)
etapa adulta: características juveniles retenidas en, 440, *441*
etapa de elongación de la traducción, 295-296
etapa de elongación de la transcripción, 289, *290*
etapa de iniciación de traducción, 294-295, *295*, 526
etapa de iniciación de transcripción, 289, *290*
etapa de terminación de la traducción, 296-297, *297*
etapa embrionaria de las semillas (con forma de corazón)), 790, *791*
etapa terminal de la transcripción, 289-290, *290*
etapas de sueño de REM/no REM (movimiento rápido de ojos) durante el sueño, 896, 896-897, *896*
etileno, 139-141, 738, *805*, 810-811, 818
Etiopía: demografía humana en, 1167
etiquetas de identificación para células, *114*, 115
etología, 1128
Eubacteria. *Vea* Bacteria (dominio)
Eucarya (dominio), 11, *13*, 485, *485*, 486t, *487*, *525*, 526t
reinos. *Vea* Animalia (Animal); Fungi (Hongos); Plantae(Plantas)
eucromatina, 315, *316*
eudicotiledóneas, 590, *590*, 599
características de, 590t
endosperma en, 594
evolución de, *597*
sistemas de raíces (sistema radicular), 762
Vea también eudicotiledóneas herbáceas; plantas leñosas
eudicotiledóneas herbáceas
estructura de la raíz, 763-766, *764*, *765*, *766*, 778
estructura de una hoja, *590*, 732-733, *733*
estructura del tallo, 745-746, *746*, *748*, 758
sistema radicular, 762, 762
eudicotiledóneas leñosas. *Vea* plantas leñosas
Eudimorphodon, *459*
Euglena (gracilis), 485, 543, *544*
euglenoides, 542t, 543, *544*, 559
clasificación, *541*
eumetazoos (Eumetazoa), 633-634, *635*, 641
Euriachaeota, 525, 527, 528t,
Eutheria (subclase), 701
Vea también mamíferos placentarios
evaluación de riesgo de organismos transgénicos, 344
eventos aleatorios. *Vea* probabilidad
eventos cataclísmicos. *Vea* eventos catastróficos en la Tierra
eventos catastróficos en la Tierra, 442, 458, 460, 462
eventos ENSO, 1211-1212
eventos extraordinarios. *Vea* probabilidad (eventos aleatorios)
evidencia de evolución, 20-21, 150-151, 397-408, 409
analogías anatómicas, 402-404, 409
antropología molecular, 470, 477
biología molecular, 404-406, *406*, 409
características homólogas, 402-403, *403*, 409
características homoplásicas u homoplásticas, 403-404, *404*, *405*, 409
código genético universal, 288, 404-405
distribución geográfica de especies, 400-402, *402*
estructuras vestigiales, 398, *400*, 409
experimentos y observaciones de evolución rápida, 407-408, *408*
patrones de desarrollo, 381, 406-407, 409
pinzones de las Galápagos, 395, *396*, 406, 419, *419*, 420
registro fósil, 397-400, *398*, 399
evisceración en pepinos de mar, 680
evitación de la sombra (en plantas), 815-816
Evo-Devo (combinación de biología evolutiva y biología del desarrollo), 381, 630
evidencia de evolución, 381, 406-408, 409, 630
evolución, 2, 10-15, 23, 391-409, 1238
ADN mitocondrial como evidencia de, 476, 477, 690
agua y, 40
aplicaciones de, 392
bacterias y la evolución de otras especies, 530
como cambio. *Vea* cambio evolutivo
como no lineal. *Vea* transferencia horizontal de genes, 438-439, 444
como proceso conservativo, 406-407
cuatro premisas de, 14-15, 395, 408-409
de ADN, 451
de animales. *Vea* evolución animal
de ARN (in vitro), 450, *451*
de arqueas, 525
de bacterias, 456t, 523-524, 525, 535
de cromosomas sexuales, 252
de eucariotas, 381, 446-447, 453-454, 539-540, 555
de hongos 605-606, *606*
de humanos. *Vea* evolución humana
de la biología sistemática, 483-485, 488
de la endotermia, 698, 700
de la señalización celular, 150-151, 152
de las plumas, 440, 461
de los cloroplastos, 94, 454, *454*, 529t, 539, *540*
de los pulmones, *684*, 690, 692, *995*, 996-998, *998*
de mitocondrias, 94, 454, *454*, 539
de moléculas de ARN, 629
de plantas. *Vea* evolución de plantas dentro de una población. *Vea* microevolución de poblaciones, 10, 15, 392, 413, 415
de procariotas, 150-151, 451-452, 456t
de protistas, 539-540
de respuestas inmunes, 964-966
de segmentación, 634, *635*, 652
de virus, *509*, 512, *513*, 515
definición, 392, 408, 482
del celoma, 632, 652
del cerebro, 683-684, 884, 886-888, *887*
del corazón, 946, *947*
del sistema cardiovascular, 946, *947*, 961
del virus de la influenza, 509
del vuelo (de aves), 461, 697-698
eventos biológicos en tiempo geológico, 456t
evidencia de. *Vea* evidencia de evolución
evolución convergente, 403-404
evolución in vitro (de ARN), 450, *451*
evolución química en la Tierra primitiva, 446, 447-449, 463
experimentos y observaciones rápidos de evolución, 407-408, *408*
extinción y, 441
frecuencias de alelos de/genotipos y, 413
hipótesis: prueba, 407-408, 409
historia de. *Vea* historia evolutiva
ideas anteriores a Darwin acerca de, 392-393
mecanismos de. *Vea* selección natural
perspectivas principales. *Vea* macroevolución; microevolución
por combinación de exones, 298
probabilidad (eventos aleatorios) y, 396-397, 443
selección natural y, 14-15, 394, 395; evolución rápida, 407-408, *408*
teoría de. *Vea* teoría de la evolución
y desarrollo, 369-370
Vea también adaptación(es); ancestros comunes; macroevolución; microevolución; selección natural; variación
evolución animal, 455-462, 456t, 627, 629-630, 637
adaptaciones a hábitats, 627-629, 637
aletas, 687
anfibios, 443, 456t, 457, 628, 690-692
aves, 456t, 460, 461, 490, *494*, 697-699, 706
caracoles, 455, 458
coanoflagelados y, 151, 558, 629
coral(es), 455
en tierra, 443, 456t, 457, 628-629, 690-692
equinodermos, 676
esponjas, 455, 641
evolución rápida entre vertebrados, 436
hominoides, 471-477, *473*
humanos. *Vea* evolución humana
insectos (hexápodos), 669
invertebrados, 446-447, 456t, 635
mamíferos, 456t, 462, 466, 700-701, *701*; en islas, 476
mandíbulas, 681, *684*, 687
marsupiales, 702-703
moluscos, 652
peces cartilaginosos, 689
peces óseos, 689-690
primates, 465-466, 467-470, 471-477, *473*
reptiles, 456t
tetrápodos, 443, 457, 690-692
trilobites, 447, 455, 663
vertebrados, 456t, 683-684, *684*, 685
evolución biológica. *Vea* evolución
evolución convergente, 403-404, 489
en euterianos y marsupiales, 702-703, *702*
evolución de las plantas, 456t, 457, 458, 461-462, *564*, *565*
briofitas, 570-571
cloroplastos en, 94, 454, *454*, 529t, 539, *540*
flores, 594-595, *595*, 596-597, *596*
genómica comparativa, 570, *571*
gimnospermas, 456t, 458, 460, *585*, 595, 599
helechos, 456t, 457
heterosporia en, 578
plantas con flores, 456t, 461-462, 595-597, *597*, *598*, 599
plantas de semillas, 458, *585*, 595-598, *596*
plantas terrestres, 456t, 457
plantas vasculares sin semillas, 457, 578-579
evolución directa (de ARN), 450, *451*
evolución humana, 471-477, *473*
estudio de, 465-466
genómica comparativa, 338
nutrición y, 1013
origen de humanos modernos y, 476-477
evolución química en la Tierra primitiva, 446, 447-449
experimentos de simulación, 448, *448*, 449
formación de una molécula orgánica, 446, 448-449, *448*, 453, 463
requisitos para, 447-448, 463
excavados (supergrupo), 540-544, 542t, 558-559
clasificación, *541*, 542
exclusión competitiva, 1178, 1193
excreción, 1023, 1035
de dióxido de carbono, 1035
en anélidos (lombrices de tierra), 656, 657, 658
en aves, 700
en ballenas, 1039
en cnidarios, 644
en crustáceos, 666
en ctenóforos o tenóforos, 647
en delfines, 1039
en esponjas, 642
en gusanos planarios, 649-650, 938
en insectos, 669, 1038
en lanceolados, 682
en tiburones, 688
Vea también sistemas excretores
excreción de desechos metabólicos: en invertebrados: crustáceos, 666
exhalación (expiración), 1001, *1001*, 1002
éxito reproductivo diferencial: y selección natural, 14-15, 394, 395
exocitosis, 123-124, *124*, 131
exoesqueleto(s), 845
de artrópodos, 55, *56*, 662, 669, 845, *846*
en la mecánica de vuelo de los insectos, 849
en moluscos. *Vea bajo* conchas o testas
exogamia de plantas, 784
exones (secuencias expresadas de codificación), 292, 319
empalme de, 293, 319, *319*
ubicación, 329
Vea también combinación de exones

exotoxinas, 533-534
expansión clonal
de células B, 975, *975*
de células T_H/T_C, 974, *974*
expectativa de vida, 1123
experiencia(s) traumática(s)
vulnerabilidad a, 897
y el cerebro, 898
experimento de fusión de membrana humana-ratón, 109-110, *109*
experimento de Meselson-Stahl, 271-272, *272*
experimentos agrícolas con acolchados de colores, *815*
experimentos (científicos)
sobre enfermedades bacterianas, 532
sobre disminución de la diversidad biológica en
etiquetas de secuencia expresadas (ESEs), 336
sesgo en, 19
experimentos científicos. *Vea* experimentos
experimentos de Beadle-Tatum, 283-284, *284*, 304
experimentos de Hershey-Chase, 265, *266*
experimentos de reproducción cruzada (Mendel), 237-238, 238-241
cruzamiento de prueba, 245
resultados, 240t, *240*
experimentos de transplante nuclear/totipotencia celular, 372, 373, *373*, *374*
experimentos sobre la fusión de las membranas ratón-humana,109-110, *109*
experimentos y observaciones de evolución rápida o acelerada, 407-408, *408*
explosión del *Challenger*, 163, *163*
explosión del transbordador espacial, 163, *163*
explotación comercial, 1248, *1248*
expresión de genes. *Vea* expresión de genes
expresión del gen de luciferasa (de las luciérnagas)en plantas de tabaco, *288*
expresión génica, 282-305
condiciones ambientales y, 258-260, *259*, 803, 1128-1130,1129-1130
controles de post-traducción , 313-314, 314, 320, 321
de ADN a proteína, 285-287, 304. *Vea también* transcripción (de secuencias de ADN); traducción (de secuencias de ARN)
del gen luciferasa en plantas de tabaco, *288*
diferencial. *Vea* expresión génica diferencial
estructura de cromosomas/organización y, 315, 321
fitocromo y, 816
pasos, 283, 307-308
patrón de estudio de, 336, 338
regulación de. *Vea* regulación génica
ubicación de una célula vegetal y, 803
variación en, 297-300
y dominancia, 243
y fenotipos, 257, 258-260, *259*, 261, 283
y memoria de largo plazo, 900
Vea también interacción génica; mutación(es)
expresión génica diferencial, 369, 370-372, 1107, 1124
en células de plantas, 723
en tejidos, 308, 319, 321
expulsión de la placenta, 1096
extensiones de la vaina del haz, 207, *207, 208,* 732, *733,* 734
exteroceptores, 914
extinción, 441-442, 444, 482, 1243, *1243,* 1244, 1261
causas de, 442, 462
cómo evitar, 1154
de anfibios, 1245
de gimnospermas, 460
de los dinosaurios, 441-442, 456t, 460-461, 694
en condicionamiento clásico, 1132
estimar la extinción de especies, 626
factores biológicos de, 442
humana y, 442, 462, 478, 482
población mínima viable (PMV), 1244, 1245
y diversidad biológica, 440, 441-442, 478, 482
y evolución, 441
y radiación adaptativa, 441
Vea también extinción(es) en masa
extinción de fondo, 441
extinción de grandes mamíferos, 456t, 462
extinción(es) en masa, 440, 441-442, 444
causas de, 442, 462
en el período Cretáceo/al finalizar la era Mesozoica, 441-442, 456t, 460-461
en el período Pérmico/al finalizar la era Paleozoica, 456t, 458
extinción al terminar la era del Pleistoceno, 456t, 462
extremidades (de tetrápodos), 697
de aves, 699
de humanos, 402, *403*, 846
de mamíferos, 700
de reptiles, 695
estructuras homólogas de extremidades delanteras, 402, *403*
evolución de, 684, *684*, 687, 690; cladograma en, 494, *495*
pérdida de, en serpientes, 406
vestigios de extremidades posteriores: en pitones, 404,*405*; en ballenas, 398, *400*
extremidades anteriores : estructuras homólogas, 402, *403*
2 fosfoglicerato, *179*
3 fosfoglicerato, *179*
extremo anterior del cuerpo, 630, *631*
extremo caudal del cuerpo, 630, *631*
extremo cefálico del cuerpo, 630, *631*
extremo o punta de la raíz, 719, *719*
extremo posterior del cuerpo, 630, *631*
extremos cohesivos o pegajosos(de fragmentos de ADN), 324
extremo 3′ (cadena de polinucleótidos), 267
poliadenilación en, 291-292
extremo 5′ (cadena de polinucleótidos), 267
caperuza, 291-292

facilitación, *1174*, 1175
factor de coagulación VIII ((factor antihemofílico A), 361
genéticamente modificado, 339
factor de crecimiento epidérmico (FCE), 148, *149*, 225
factor de crecimiento tisular beta (FCT o TGF-*b*), 339
factor de liberación de la hormona del crecimiento(FLHC), 1066
factor de necrosis tumoral (TNF), 968
factor de terminación o liberación, 296-297, *297*
factor F, 523
factor intrínseco (en jugo gástrico), 1018
factor liberador de corticotropina (FLC), 1063, 1073
factor natriurético atrial (FNA), 1073
factor VIII. *Vea* factor VIII de coagulación
factores abióticos (en ecosistemas), 1153, 1173, 1208-1213
clima, 1212-1213, *1212*
corrientes oceánicas, 1211-1212, *1212*, 1215
incendios, 1213, 1216, 1223
patrones de precipitación, 1212-1213, *1213*, 1216, 1257
salinidad, 1228, 1231, 1234, 1239
temperatura, 1208, *1210*, 1215
y biomas, 1219
Vea también radiación solar
y ecosistemas acuáticos, 1228
y nichos ecológicos, 1177
factores bióticos (en ecosistemas), 1153
factores de crecimiento semejantes a insulina (FsCSI o IGFs), 308-309, 385, 1066, 1123-1124
factores de nodo (factores de nodulación), 772
factores de iniciación (en la traducción), 294
factor(es) de coagulación, 969
factores de crecimiento, 387, *387*, 389, 1056
en señalización de células, 137, 139, 147, 148
factor de crecimiento similara la insulina, 385, 1123-1124
factor de crecimiento similar a la insulina, 2, 308-309
estimuladores de mitosis, 225
factores de riesgo
para desórdenes genéticos/enfermedades genéticas, 420
para enfermedad cardiovascular, 938, 959-960, 961
factores de transcripción, 315, 318-319, 321, 375, 389, 900
genes de segmentación codificantes de, 380
genes homeóticos que codifican para, 381, 386
receptores intracelulares como 141, *146*, 147
factores dependientes de la densidad, en el tamaño de una población, 1158-1160, *1159*, 1161, *1161*, 1170
factores independientes de la densidad, en el tamaño de una población, 1160-1161, 1170
factores proteicos del crecimiento. *Vea* factores de crecimiento
factores R (de resistencia a los antibióticos), 534
FAD (flavín adenina dinucleótido), 162
$FADH_2$, 162
en la respiración aeróbica: ciclo de ácido cítrico, 175, 177, *180*, *181*; cadena de transporte de electrones, 177, 180, *182*, 184
fagocitos, 957, 964, *965*, 966-969, *969*, 971, 977, *977*, 978, 990
fagocitosis, 125, *125*, 543, 942, 964, 966, *967*
en la respuesta inflamatoria, 969, *969*
fagos. *Vea* bacteriófagos
Fagus grandifolia (haya americana), *730*
faisán de cuello anillado, 1177
falangero cuscús *(Phalanger), 702*
falangero volador, *702*
falo hediondo *(Phallus ravenelii*), *615*
familia Leakey, *465*
familias (en taxonomía), 11, 483
faringe, *1016*, 1017-1018, *1018*
en lombrices de tierra, *657*, 658, *1017*
en nematodos/*Ascaris*, *662*
en planarias, 649, *649*
en vertebrados, 1017-1018; humanos, 999, *999*, *1016*
mandíbulas como evolucionadas de la, 681, *684*
musculatura de la faringe, 685
farmacogenéticos, 338-339, 345
fasciola hepática (tremátodos), 650
fase de captura de energía (glicólisis), 175, *176*, *179*
fase de fijación de CO_2 (ciclo de Calvin), 204, *205*
fase de inversión de energía (glicólisis), 175, *176*, *178*
fase de reducción de carbono (ciclo de Calvin), 204-206, *205*
fase de regeneración de RuBP (en el ciclo de Calvin), *205*, 206
fase de síntesis (fase S)(ciclo celular), 217
fase G_1 (ciclo celular), 217, *217*
fase G_2 (ciclo celular), 217, *217*
fase M (ciclo celular), 217
Vea también citocinesis; mitosis
fase postovulatoria del ciclo menstrual, 1092-1093
fase preovulatoria del ciclo menstrual, 1090-1092
fase S (fase de síntesis del ciclo celular), 217
fatiga muscular, 189, 855
FCE (factor de crecimiento epidérmico), 148, *149*, 225
FCI (factor de crecimiento semejante a insulina), 1123-1124
FCT-*b* (factor de crecimiento tisular beta), 339
FDA (Food and Drug Administration (FDA/Administración de drogas y alimentos), 340, 343
fecundidad, 1162
fecundidad al nivel de reposición, 1167, 1168, 1171
Felis catus. *Vea* gato doméstico
fenciclidina, 875, 907t
fenilalanina, 61, 63, 358
fenilcetonuria (PKU), 358
prueba de recién nacidos para, 358, 364
fenilcetonuria materna (PKU materna), 358
feniltiocarbamida (FTC O PTC), 926
fenobarbital, 875
fenotipo salvaje, 283
fenotipos, 239
características nuevas de . *Vea* novedades evolutivas
cribado de mutagénesis para genes que intervienen en, 336
el ambiente y los, 258-260, *259*, 1128
evaluación de los, 255
expresión génica y, 257, 258-260, *259*, 261, 283
herencia poligénica y, 257-258, *258*, 261
interacción génica y, 257-258, *257, 258*
norma de reacción en, 259, 261
procesos de cambio fenotípico/ tipos de selección natural, 418-420, *418*, 424
proporciones fenotípicas de monohíbridos F_2, 243
selección de pareja por, 415-416
variación epigenética en, 316-317, *316*
y genotipos, 243, 249, 259, 260
feofitina, 200
fermentación, 173, 188-189, *188*
de alcohol, 188-189, *188*
en las primeras células, 452
en producción de alimentos/bebidas, 531
fermentación de lactato o ácido láctico, *188*, 189, 855
ineficiencia, 189
respiración aeróbica vs., 188t, 453
respiración anaeróbica vs., 188t, 190
fermentación de lactato, *188*, 189
Vea también fermentación de lactato o de ácido láctico
Ferocactus wislizenii. *Vea* anzuelo de cactus
feromonas, 1139
en hongos, 605, 607
en la comunicación animal, 1139
en la comunicación entre insectos, 669, 670, 1139
para el control de la colmena por la abeja reina, 1139
ferredoxina, 200, *201*
ferredoxina-NADP reductasa, 200, *203*
fertilidad
barreras interespecíficas para, 430, *431*, 1121
crecimiento de población humana y, 1167-1168, 1168t, 1169
fertilidad a nivel de reemplazo, 1167, 1168, 1171
tasa global de fertilidad , 1167
fertilización, 5, *232*, 241, 243
barreras interespecíficas para, 428-430, 430, *431*, 444
duplicación de cromosomas durante la: en híbridos interespecíficos, 434; previa a la meiosis, 226-227, *232*
en animales, 1107-1109, 1124; externa, 1078, *1079; en* humanos, 1093-1095, *1094*; *in vitro*, 363-364, 374, *1094*; interna, 694-695, 700, 1078, *1079*; interespecífica, 1108; mamíferos, 700; poliquetos, 657; reptiles, 695; esponjas, 642
en plantas: coníferas, *586*, 587; helechos, 574; plantas con flores, 592-594, *592*, *593*, 781, 789-790, *790*, 800; musgos, 566
fertilización doble en plantas con flores, 593-594, *593*, 789-790, *790*, 800

fertilización externa, 1078, *1079*
fertilización interna, 694-695, 700, 1078, *1079*
fertilización interespecífica: prevención de, 1108
fertilización in vitro (FIV), 363-364, 374, *1094*
fertilizante nitrogenado, 1206
fetoproteína *a*, 363
fetoproteína *a* del suero materno (FPSM), 363
fetoproteína alfa (fetoproteína *a*), 363
FG(fosfoglicerato), 204, *205*
fibra en la dieta, 1024
fibras
en el tejido conectivo, 823, *826*
en la celulosa, *56*
en las células del esclerénquima, 711t, 714, *714*
en tallos de las plantas, 745
Vea también células del músculo esquelético (fibras musculares)
fibras colágenas
en tejido conectivo, 823, *826*, 828
en piel, 843
fibras elásticas (en tejido conectivo), 823
fibras glicolíticas rápidas, 855, 855t
fibras intermedias (fibras oxidativas relativamente rápidas), 855, 855t
fibras musculares. *Vea* células del músculo esquelético
fibras oxidativas lentas, 855, 855t
fibras oxidativas rápidas, 855, 855t
fibras reticulares (en tejido conectivo), 823
fibras rojas, 855
fibrilación ventricular, 959
fibrina, 943, *943*
fibrinógeno, 940, 943, *943*, 1082-1083
fibroblastos, *101*, 148, 823-824, 968
fibroína: estructura, 64
fibronectinas, 102, *102*
fibrosis quística, 351, 359-360
causas de, 115, 257, 359
proteína genéticamente modificada para tratar, 339
prueba para, 363
tratamientos para, 359, *360*
Ficus macrophylla (baniano australiano), *769*
fiebre, 969
fiebre amarilla: causa de, 508t
fiebre del dengue: cambio climático y, 1258
fiebre del heno, 987
causa de, 622, 987, *988*
fiebre maculosa de las Montañas Rocosas: transmisión de, 528t, 666
fiebre tifoidea, 533t
causa de, 533t
fijación de carbono (reacciones de fijación de carbono), 199, *199*, 204-208, 206t
beneficios ambientales del, 209
fijación del nitrógeno, 525, 531, 1204, *1205*
fila (en taxonomía), 11, 483
Vea también superfila
filamentos
de algas: verdes, 553, *553*; rojas, 552, *552*
de estambres, 591, *591*, 782, 783
de hongos. *Vea hifas*
de músculos. *Vea* miofilamentos
en células. *Vea* filamentos intermedios; microfilamentos
filamentos axiales, 529t
filamentos de actina (microfilamentos)
en contracción muscular, 850, *851*, 852, *853*, *854*
en músculo liso, 856
Vea también microfilamentos (filamentos de actina)
filamentos de branquias, 996
filamentos de miosina
en citoquinesis, 222
en contracción muscular, 850, *851*, 852, *853*, *854*
en músculo liso, 856
filamentos intermedios, 90t, 101, *101*, *127*
filodendro de hoja partida *(Philodendron selloum)*, 183
filogenia, 488-489
de animales, 626, 630-637, 637-638
de cordados, 682-683
de procariotas, 526-527, 528-529t
de protistas, 539
molecular, *491*, 633-634, 638
reconstrucción de la, 489-492, 493-497, *495*, *497*
Vea también relaciones evolutivas (relaciones filogenéticas)
filogenia molecular, *491*, 633-634, 638
filogenia no reconstructiva/relaciones evolutivas, 489-492, 493-497, *495*, *497*
filogramas, 487
filovirus, 508t
filtración (de la sangre), 1043-1044, *1043*, *1044*
filtrado glomerular, 1042, 1044
concentración de, 1045-1046, *1047*
reabsorción de, 1044-1045, 1045-1046, *1046*
fimbrias (en células procarióticas), 82, *82*, 519-520, 535
Finlandia: efecto del fundador en, 417, *417*
FISH (fluorescent in situ hybridization), 348-349. Vea HFIS
Fisher, Ronald, 396
fisiología, 822
fisión binaria, 222-223, *224*, *517*, 522
fitocromo Pfr (fotorreceptor), 814-815, *815*, 816
fitocromo(s), 138, 814-816
fitocromos Pr, 814-815, *815*, 816
fitoplancton
en ecosistemas de agua corriente, 1239
hábitats oceánicos, 1228, 1235, 1239
ozono y radiación UV, 1260
fitoquímicos, 1024, 1028-1029
fitosistemas 200, *200*, *201*, *203*
FIV. *Vea* fertilización in vitro
flagelos, 4, 104
de arqueobacterias, 521
de bacterias, *4*, 521, *521*, 535
de células de hongos, 605, 606
de células espermáticas (espermatozoides), 77, 1081
de células eucariotas, 90t, 98-99, 562, 605
de células procarióticas, 82, *82*, 520-521
de células vegetales, 562
de protistas, 538; dinoflagelados, 545, *545*; euglenoides, 543, *544*; algas doradas, 550; algas verdes, 553; parabasálidos (triconinfas), 543, *543*; unicontes, 554
flagelos anteriores, 562, 605
flagelos posteriores, 605, *606*
internos (flagelos axiales), 529t
flavivirus, 508t
flavonoides, 1028-1029
FLC (factor liberador de corticotropina), 1063, 1073
flechas dobles en ecuaciones químicas, 32
flechas en ecuaciones químicas, 32
Fleming, Alexander, 16, 621
Fleming, Walther, 214
floema, 564, 584, 711t, 716-717, *716*
células conductoras del, *715*, 716-717, *716*
elementos del tubo del tamiz. *Vea* elementos del tubo del tamiz
en hojas, 732
en raíces: de eudicotiledóneas herbáceas, 766; de monocotiledóneas, 766-767, *767*
en tallos, 745, 746, *746*, *747*, *748*
floema primario, 746, 747, *748*
funciones del, 747-750
secundario. *Vea* floema secundario
traslocación de azúcares en. *Vea* traslocación de azúcares en plantas
floema primario, 746, 747, *748*
floema secundario
cadenas de células en forma de rayos en, 748-750, *749*
en tallos, *720*, 746, 747-750, *748*, *749*
Florey, Howard, 17
florígeno, 813
floración (inicio de), 809, 813
en tabaco, *813*
experimentos de plantas fotoperiódicas en, 813, *813*, 814, *814*
fotocromo y, 814-815, 819
genes que participan en la, 782
giberelinas y, 809
luz y, 813-814, *814*, 819
sustancia promotora de la, 812-813, *813*
flor completa, 591
flor de escoba escocesa *(Cytisus scoparius)*, *786*
flor de hojas gemelas *(Jeffersonia diphylla)*, *592*
flor de primavera, prímula Kew *(Primula kewensis)*, 435, *435*
flor imperfecta, 591
flor incompleta, 591
flor perfecta, 591
flor wishbone (de hueso de la suerte) *(Torenia fournieri)*, 789
flores
vistas por el ojo de una abeja, *929*
colores de las, 787; experimento sobre la mutación de un gen en, *788*, 789
completas/incompletas, 591
corte: sustancia para retardar la senescencia de , 810, *811*
desarrollo de, 386. *Vea también* floración
evolución de, 594-595, *595*, 596-597, *596*
fósiles de, *596*, 597
crecimiento de, 719
partes de, 590-592, *590*, *591*, *592*, *710*, 782-784, 800
perfectas/imperfectas, 591
que atraen polinizadores, 785-788, 787t, 800
flores mono, *788*, 789
flox de Drummond, 1163, *1164*
flu. *Vea* influenza
fluido amniótico, 1117
fluido cerebroespinal, 889
fluido extracelular, 1035
fluido intersticial, 137, 138, 823, 847, 938, 957, 1035
formación de, 957
fluido intracelular, 1035
fluido tisular. *Vea* fluido intersticial
flujo de energía. *Vea* transferencia de energía
flujo de energía: a través del ecosistema, 1197-1202, *1197*, 1215
flujo de genes
barreras interespecíficas a, 430
entre individuos, 427
entre poblaciones, 417
flujo de sangre venosa, 953, *953*
flujo sanguíneo, *944*, *945*
a través de los riñones, 1043, 1046
ley de Starling, 951
patrón de circulación en aves y mamíferos, 946, 954-956
regulación de, 945, *945*
resistencia al, 951-952
venoso, 953, *953*
volumen en una pulsación, 951
flunitrazepam, 907t
flúor, 27t
fluorescencia, 194, *195*
fluoruro, 1028t
fluoxetine (o Prozac, antidepresivo), 875, 906t
Fmet, iniciador del ARNt, 295
FMN (mononucleótido de flavina), 180
FNT (factor de necrosis tumoral), 968
foca de Weddell, 1006
focas, 704t, 894
adaptaciones para el buceo , 1006-1007
folato, 1027t
folículos (fruta simple), *792*, 793
folículos (ováricos), 1085, *108*
folículos del pelo (folículos pilosos), 843, *844*
follaje mezcla de aguas, en otoño (en lagos), 1230, *1230*
Food and Drug Administration (FDA), Administración de drogas y alimentos, 340, 343
foramen magnum en humanos vs. en simios, 471-472, *471*
foramen oval, 947, 1121, 1123
foram (foraminíferos), 542t, *542*, 551-552, 559
clasificación, *541*
testas (conchas), 551, *551*, 552
Forcipiger longirostris (pez mariposa), *1014*
forma corporal de la medusa, 643-644, *643*, 645
forma corporal del pólipo, 643, *643*, 645, *645*, 646, *646*
forma de tetraedro del metano, 34, *34*, 48, *48*
forma del cuerpo de una medusa. *Vea* medusa
formación de patrones (durante el desarrollo), 370, 376, 724, 726, 1107, 1124
desarrollo en mosaico, 382, 384, 389, 1111-1112
desarrollo regulativo, 384, 389, 1112
Formación Doushantuo (China), 455
formación emocional de los niños, 897
formación Yixiana, 458, 697
formaciones de roca caliza, 552
formas
de células, 76; movimiento/función y, 76-77, 100; células procariotas, 518
de enzimas, 164
de moléculas, 33-34, *34*, 48
de fosfolípidos, 107, *107*
de procariotas, 518
de la conformación o estructura proteínica, 61, 66-68
de virus, 502-503, *503*
Formia milleparella (estrella de mar roja), *677*, *846*
fórmulas. *Vea* fórmulas químicas
fórmulas empíricas, 31
fórmulas estructurales, 31, 53
de aminoácidos, *62-63*
de disacáridos, *54*
de enlaces péptidos, 61
de esteroides, *60*
de fosfolípidos, *58*, *59*
de moléculas orgánicas, *47*
de monosacáridos, 52, 53
de polisacáridos, *55*, *56*
de proteínas, *65*, *66*, *67*
de triacilgliceroles, *57*
del AMP cíclico, *69*
y grupos funcionales, *49*, *50*
fórmulas más sencillas, 31
fórmulas moleculares, 31
fórmulas químicas, 31, 43
Vea también fórmulas estructurales
fornix (arco de materia blanca), *897*
foronídeos, 658-659, *659*
forrajeo (aprovisionamiento de alimento) óptimo, 1136, *1137*, 1150
forrajeo social, 1137
fosa oval, 947
fosa revestida (membrana plasmática), 126, *126*
fosfatasas, 141, 146, 150, 164, 320
fosfato: ciclo del fósforo, 1206, *1206*
fosfato de creatina, 855
fosfato de dihidroxiacetona, 175, *178*
fosfato(s) de glucosa, 120, 160, *178*
fosfato dinucleótido de adenina y nicotinamida. *Vea* NADP
fosfodiesterasa, 143, *144*, 149-150
fosfoenolpiruvato (FEP), *179*, 207, *208*
fosfofructoquinasa, *178*, 186
fosfoglicerato (FGA), 204, *205*
fosfolipasa C, 145, *145*, 1060
fosfolípidos (en membranas celulares), 58-59, 70t, 71, 107
como segundos mensajeros, 145-146, *145*, 1060
en el agua. *Vea* bicapa lipídica
forma de los, 107, *107*
hidrofóbicos/hidrofílicos, *58*, 59, 107, *110*
movimiento de los, 109, *109*
síntesis de, 89, 94
fosforilación, 139, 141, 160, 175
acoplada a la hidrólisis del ATP, 100, *159*, 160
de la glucosa, 121, 160, 175, *178-179*
de proteínas, 224, 320
en la bomba sodio-potasio, *122*

en la señalización celular, 139, 141, *142*, 146
y desfosforilación, 141
y fotofosforilación, 202
Vea también fosforilación oxidativa; fosforilación a nivel de sustrato
fosforilación oxidativa, 177, *183*
rendimiento del ATP, 184, *185*, *186*
Vea también quimiósmosis; cadena de transporte de electrones
fósforo 32, 29
fósforo, 1028t
enlace covalente, 33t
función en organismos/plantas, 27t, 776, 776t
modelo de Bohr, *28*
radioisótopo, 29
fósil de mosquito, *399*
fósil en ámbar, *399*
fósiles de laberintodontes, 457
fósiles índice o zonales, 398, 455, 552
fósiles moleculares, 381
fósiles transicionales
como carentes de, 438, 439
entre peces y tetrápodos, 690-692, *692*
precursores de ballenas, 398
fósiles, 1206, 1256
fósiles, 20, 397-400, *399*
datación, 29, 398-400
de animales: anfibios, 691; artrópodos, 457, *457*, 662-663, *664*, 667-669; aves, 698-699; cordados invertebrados, 682-683; ostracodermos, 685; primates. *Vea* ... de primates, *abajo*; terópodos, 461, 697-698
de estromatolitos procariotas, 452, *452*
de flores, *596, 597*
de plantas: briofitas, 570-571; plantas con flores, 596-597, *596*; ginkgos, 587, 595; *lepidodendron*, *573*; más antiguas conocidas, 570-571, 578-579; progimnospermas, 595
de primates, 466, 468, 469; homínidos, 471-477; humanos, 398, 476-477; dientes, 465-466
descubrimiento de, 392-393
formación de, 397
fósiles índice, 398, 455, 552
medios de preservación, 397
megafósiles, 578-579
microfósiles, 451-452
progresión de simples a complejos, 20
Vea también registro fósil
fosos en las paredes celulares de plantas, 713-714, 716
fotoautótrofos, 208-209, 524, 524t
fotofosforilación, 202
fotoheterótrofos, 209, 524, 524t
fotólisis (descomposición por acción de la luz)
del sulfuro de hidrógeno, 452
del agua, 200-201, 452
fotomicrografías, *74, 75, 78,* 79, 80t
fotones, 194, *195*
fotoperiodismo en plantas, 813-814
fotorreceptores, 138, 804, 914, 915t, 927-933
en animales. *Vea* ojos compuestos; ojos (simples); manchas oculares
en plantas, 138, 804, 814-817
Vea también criptocromo(s); fitocromo(s); rodopsina(s)
fotorrespiración: y fotosíntesis, 206, 207
fotosíntesis, 198
fotosíntesis, *9*, 10, 31, 96, 193-211
beneficios ambientales de la, 209
células del parénquima en, 713
clorofila en la, 31, 195, 196-198
como reacciones redox, 198
en ecosistemas acuáticos en reposo o estacionarios, 1230
en los cloroplastos, *95*, 96-97
espectro de acción de la , 197, *197*
fotolisis en, 200-201
fotorrespiración y, 206, 207
gradiente de concentración en la, 158
luz para, 194
luz visible y, 194; espectro de acción, 197, *197*
orígenes de la, 452-453
panorama general de, 194-195, 198-199, *199*, 206t
quimiósmosis en, *201*, 202-204, *203*, 206t
reacciones de fijación del carbono, 199, *199*, 204-208, 206t
reacciones dependientes de la luz en, 198-199, 199-204, *199*, 206t
reducción de la eficiencia de la , 206
regulación de, 209
resonancia en, 200
respiración aeróbica y, 209
síntesis ATP en, 198, *199*, 202-204, *203*
transporte de electrones en, 198, 200-202, *201*, 206t
unidades (fotosistemas), 200, *200*, *201*, *203*
vs. respiración aeróbica, 204t
y productividad primaria bruta (PPB), 1200, 1215
fotosistema I (P700), 200, *201*, *203*
fotosistema II (P680), 200, *201*, *203*
fotótrofos, 208, 524
fototropinas, 804
fototropismo, 804, *804*
auxinas en, 808
experimentos en, 807-808, *807, 808,* 818
Fouquieria splendens (ocotillo), *787*
fóvea (de retina), 929-930, *930*
Fox, Arthur L., 926
FPASM (fotoproteína *a* del suero materno), 363
Fragaria (fresa), 738
fragmentación
división celular por, 522
reproducción por, 1078
fragmentación de células, 79-81, *81*, 108
fragmentación del hábitat, 1246-1247, 1250, *1250*, 1261
fragmento cristalizable, Fc, 977, *977*
fragmentos de ADN
bibliotecas de, 326-328, *327*, 344
corte de ADN en, 324
detección de, 331, *333*
recombinación/empalme de, 324, *325*
Vea también secuencias de ADN
fragmentos de Okazaki, 275, *276*
fragmentos de unión al antígeno, FUA, 977, *977*
Francia: demografía humana en, 1167
Franklin, Rosalind, 267t, 268, *268*, 269
Fraxinus americana (ceniza americana o fresno blanco), *730*
frecuencia cardiaca
medición de, 950
regulación de, 857, *902*, 950-951, *952*
frecuencias de alelos, 412, 413, *413*, 423
deriva génica en, 414, 416-417
en poblaciones, 1154
flujo de genes y, 417
mutación y, 416
selección natural y, 417-418
y evolución, 413
frecuencias de fenotipo, 412, 423
frecuencias del genotipo, 412, *413*, 423
apareamiento no aleatorio (emparejamiento selectivo) y, 415-416, *415*, 424
y evolución, 413
fresa *(Fragaria)*, *738*, *798*
fresno blanco o ceniza americana *(Fraxinus americana)*, *730*
frondas (de helechos), 573, *575*, *576*
fructuosa, 52, *52*, 160
absorción de, 1023
síntesis de, 205
fructuosa 1, 6 bisfosfato, 175, *176*, *178*
fructuosa 6 fosfato, *178*, 186
frutas, *583*, 594, *594*, *791*, *793*
desarrollo acelerado por acción de hormonas, 808, 809
maduración acelerada por hormonas, 810-811, *811*
recomendaciones dietéticas, 1026, 1028, 1029
sin semilla, 808
tipos, *792*, 793-794, 801
frutas simples, *792*, 793
frutas sin semilla, 808
fruto de accesorios (falso fruto), 792, 794
frutos agregados, *792*, 793-794, *793*
fruto(s) múltiples, *792*, 794
Frye, David, 109-110, *109*
FsCI (factores de crecimiento semejantes a insulina), 308-309, 385, 1066
FTC (feniltiocarbamida), 926
fuente de calor corporal, 183
fuerza, muscular, 855
Fugu rubripes (pez globo), 338, 867
fumadores pasivos de tabaco, 1008
fumagilina, 621
fumarato, *181*
funcionamiento de una comunidad biológica, 1174
fushi tarazu, 380
fusión
de genes, *555*
de membranas celulares. *Vea* fusión de membranas
de zonas híbridas, 437, *438*
fusión de genes , *555*
fusión de membrana, 111, *113*
en experimentos de hombre-ratón, 109-110, *109*
penetración viral de células por, 508, *510*
fusión doble de genes, *555*
fusión triple de genes, 555, *555*

G3P (gliceraldehído-3-fosfato)
aplicaciones de, 209
en fotosíntesis, 204-206, *205*
en glicólisis, 175, *176*, *178-179*
G. *Vea* energía libre
GA. *Vea* giberelinas
GABA (ácido gama-aminobutírico), 141-142, 873t, 875, 893
gacela de Thomson *(Gazella thomsonii)*, *1225*
galactosa, 52, *52*, 309
galactosamina, 55
galactosidasa *b*, 309-310
galactósido transacetilasa, 309, 310
gálagos, 467
Galeopsis (ortiga de cáñamo), 435
galeopsis, 435
gametangios
en algas verdes, 554, *554*
en plantas, 562, *562*, 580; hepáticas, 568
Vea también anteridios; arquegonios; oogonios
gametos, 5, 214, 226, 227, *229*, 233, *242*, 1078
en cruzamientos dihíbridos, 245, *245*, 248
en cruzamientos monohíbridos, 243, *243*, 248
en plantas, 562, *562*, *563*; helechos, *576*; plantas con flores, 592, 593, 783, 784
formación de. *Vea* gametogénesis
producción de estructuras. *Vea* gametangios de protistas: algas pardas, 550; diatomeas, 549; algas verdes, *554*; moho mucilaginosos del lodo, 556; *Plasmodium*, 548-549, *548*
tipos, 249
Vea también huevo(s)/células huevo (óvulos); espermatozoides
gametogénesis, 233
segregación de alelos antes de, 241, *241*
Vea también oogénesis; espermatogénesis
gametofitas, 232, 233, 562, *563*
de coníferas, *583*, *586*, *587*
de helechos, 573, *576*
de plantas con flores, 592-593, *593*, 783-784. *Vea también* saco embrionario; granos de polen
de gimnospermas, *583*
de plantas heterosporas, 576-578, *578*
de hepáticas, 567, 568, *569*
de musgos, 566, *567*
gammaglobulina, 940-941
gamma proteobacteria, 528t
ganado (vacas), 704t
color de pelo (pelaje), 256
enfermedad de las vacas locas, 68, 514
mutualismo con bacterias/hongos, 54-55, 530, 615-617
vacas transgénicas, 341-342, *341*
ganglio celiaco, *903*
ganglio mesentérico inferior, *903*
ganglio mesentérico superior, *903*
ganglios, 863, *863*, 884
en platelmintos, 648-649
simpáticos, 903, 904
ganglios basales (cerebro), 893
ganglios cerebrales
en anélidos/lombrices, 658, 883, *884*
en artrópodos, 662, 883, 884, *884*
en moluscos, 884
en platelmintos, 648-649, 883, *883*
ganglios colaterales, 904
ganglios simpáticos, *903*, 904
ganglios terminales, 904
gangrena gaseosa: causa de, 520, 529t
ganso. *Vea* gansos
ganso hawaiano *(Branta sandvicensis)*, *433*
gansos, 1132
ganso hawaiano, *433*
Gardasil, 1102
garrapatas, 663t, 666, 915
como parásitos, 1184
en comunidades, 1175, *1175*
garras
de ciempiés, 664
de langostas, 667, *667*
uñas vs., 466
Garrod, Archibald, 283
gases
atmosféricos, 1210-1211, *1210*
en suelos, 774
movimiento molecular en, 116
gases invernadero: y cambio climático, 1256, 1256t, 1262
gases nobles, 31
gasto cardiaco (CO), 951, *951*, 961
gastrina, 1022-1023, 1022t
gastrodermis (en cnidarios), *643*, 644, *645*
gastroenteritis: causa de, 508t
gastrópodos, 653t, *653*, 654-655
gastrulación, 633, *1111*, 1112-1114, 1115, 1118, 1124
gato. *Vea* gatos; gato doméstico
gato doméstico *(Felis catus)*, 704t
autosomas en, 251-252
clasificación, 11t, *484*
variegación en, *254*, 255
gatos, 704t
comunicaciones por olores, 1139
especies marsupiales, *702*
estructura de pata delantera, 402, *403*
gatos calicó, *254*, 255
gatos monteses, 1251
jaguar, *26*
Vea también gato doméstico; león
gatos calicó, *254*, 255
gatos monteses: corredor de hábitat para, 1251
gaulteria, aceite esencial de, 818
Gause, Georgyi F., 1158, 1178, 1179
gaviales, 695t, 697
gaviota argéntea *(Larus argentatus)*, 1163-1164, *1164*
gaviotas: gaviota argéntea, 1163-1164, *1164*
Gazella thomsonii (gacela de Thomson), *1225*
GC(gasto/débito cardiaco), 951, *951*, 961
Geastrum saccatum: estrella de tierra, redondeada, *601*
gecos o salamanquesas de cola de hoja, 1181, *1182*
gemación, 1078, *1078*
en bacterias, 522
en hidras, 645
en levaduras, 603, *603*, 612
en vesículas, 83-86
gemelos, 1121
gemelos dicigóticos(fraternos), 1121
gemelos fraternos (dicigóticos), 1121

gemelos idénticos (gemelos monocigóticos), 1121
gemelos monocigóticos (gemelos idénticos), 1121
gemelos unidos o siameses, 1121
gen *Bt*, 343
gen diana, inactivado, 336, 351, 366
gen *β*-globulina *b*, 470
gen de beta globulina (globulina *β*), 470
gen de miogenina, *307*
gen de *monópteros*, 724, *725*
gen del locus C de la floración (FLC), 782
gen del locus D de la floración (FLD), 782
gen FCI*1r1r*, 385-386
gen luciferasa, *288*
gen *ob* (de la obesidad humana), 1030
gen RSY (reversión de sexo en el gen Y), 252
gen telomerasa humana, 336
gen URA-3, *326*
gen(es) *A1*, 905
generación de esporofitos, *232*, 233, 562, *563*, 782
en coníferas, 587
en plantas con flores, 592
en plantas con semillas, 583
generación de gametofitos, 232, 233, 562, *563*, 782
en coníferas, 587
en plantas con flores, 592
en plantas con semillas, 583
generación diploide. *Vea* generación esporofita
generación F_1, 240
generación F_2, 240
generación haploide. *Vea* generación de gametofitos
generación P (generación parental), 239-240
generación parental (generaciones P), 239-240
generaciones. *Vea* alternancia de generaciones; generaciones filiales
generaciones filiales (generaciones F), 239-240
géneros (en taxonomía), 11, 483
genes, 6, 8, 88, 213, 214, 240-241, 242
activación hormonal de, 1057-1058
clonación de. *Vea* clonación de ADN
copias de ARN, 285
copias múltiples, 317
de desarrollo. *Vea* genes reguladores
de expresión diferencial. *Vea* expresión génica diferencial
definiciones, evolución, 300
diana (en la recombinación homóloga), 336, 351, 366
en asociaciones micorrizales y rizobiales, 772
en cloroplastos, 342
estabilidad de, 263
estudio de las funciones de los, 336, 338
eucariotas. *Vea* genes eucariotas
expresión de. *Vea* expresión génica
fusiones de, *555*
gen del alcoholismo, 905
genes constitutivos, 309, 312-313, 314, 321, 370
genes de autoincompatibilidad, 784
genes de choque térmico, 314
genes de especiación, 430
genes de iniciación de la floración, 782
genes de resistencia (antibióticos), *326*
genes del cáncer, 831
genes estructurales, 309, 312
genes híbridos, 385
genes ortólogos, 336
genes represores, 309-310, 314t
hipótesis de un gen, una enzima, 283-284
inactivación de, 316, 336
interacción de. *Vea* interacción génica
ligados. *Vea* genes ligados
ligamiento al X. *Vea* genes ligados al X
ligamiento de, 249-250, *250*, 260
loci. *Vea* loci de un gen
mapeo de, 250-251, *251*, 310
mutación de. *Vea* mutación(es)
oncogenes, 353, 387, 389
orden lineal de los, 251
por aislamiento reproductivo, 430
recombinación entre. *Vea* recombinación
regulación de. *Vea* regulación de genes
reguladores. *Vea* genes reguladores
relacionados con el envejecimiento, 385-386
símbolos de los, 242
transferencia de. *Vea* transferencia génica
transgenes, 385
variabilidad. *Vea* polimorfismo genético
y abscisión foliar, 738
y enzimas, 166, 283-284, *284*
Vea también secuencias del ADN; *y genes específicos*
genes BRCA1/BRCA2, 831
genes CHM, 973
genes constitutivos, 309, 312-313, 314, 321, 370
promotores para, 312-313
genes de cáncer, 831
genes de choque térmico, 314
genes de regla-par, 379, 379t, *379*, *380*
genes de secuencia homeótica (homeobox), 381, 385
genes en: cloroplastos, 342
genes de efecto materno, 378, 379, 379t, *389*
genes de especiación, 430
genes de la polaridad de los segmentos, 379, 379t, *379*
genes de la polaridad de un huevo, 378
genes de resistencia
a las infecciones, 818
a los antibióticos, 326, *326*, 534
genes de segmentación, 378-380, 379t, *379*, 389
factores de transcripción codificados en, 380
genes del desarrollo. *Vea* genes reguladores
genes estructurales, 309, 312
genes eucariotas, 292-293, 298
regulación de, 308-309, 314-320, *315*, 321
genes gap, 378-379, 379t, *379*
genes híbridos, 385
genes homeóticos, 379t, 380-381, 389
factores de transcripción codificados para, 381, 386
modelo ABC, 386
mutaciones en, 380, *380*, 381, 406
mutantes *Arabidopsis*, 386, *386*, 724, 725
Vea también genes Hox
genes *Hox*, 381, *381*, 630, 683
en vertebrados, 381, 683
y diversidad de peces óseos, 690
genes inducibles/operones, 311, 314t, 314, 321
genes ligados al X, 253-255, 260
como equidad en cifras entre machos y hembras, 254-255, *254*
desórdenes relacionados con , 253-254, 352t, 354-355, 361, 366
genes ligados al sexo. *Vea* genes ligados al X
genes ligados, 249-250, *250*, 260
genes ligados, 249-250
recombinación de, 250, 250t, *251*
Vea también genes ligados al X
genes operadores (de operones), 309, 311, 321
genes ortólogos, 336
genes reguladores (genes del desarrollo), 376-381, 440, *729-730*, 763
Vea también expresión génica diferencial
genes represibles/operones reprimibles, 311-312, 314t, 321
genes represores, 309-310, 314t
genes SEPALLATA, en la evolución floral 386
genes supresores de tumores (anti-oncogenes), 388, 389
inactivación de, 316
genética, 237-238
de desarrollo. *Vea* genética del desarrollo embrionario
extensiones de los principios de la herencia de Mendel, 255-260
farmacogenética, 338-339, 345
genética de poblaciones , 412-414, 423
humana. *Vea* genética humana
inicios, 264
investigación en humanos vs. en otros organismos, 347
métodos de resolución de problemas, 248; uso de reglas de probabilidad, 248-249
genética de poblaciones, 412-414, 423
genética del desarrollo, 369-389
mecanismos de control del crecimiento celular, 387-388,*387*
Vea también diferenciación celular; control genético del desarrollo
genética humana, 347-367
afecciones/enfermedades. *Vea* afecciones/enfermedades genéticas
asuntos éticos en. *Vea* asuntos éticos en genética humana
cariotipo de cromosomas, 348-349, *349*
cromosomas. *Vea* cromosomas humanos
el problema de discriminación con base en la, 365-366
logros en, 350t
métodos de identificación de errores en la , 348-351
organismos modelo y. *Vea* organismos modelo
pedigrí (árbol genealógico familiar), 349, *350*, 366
prueba. *Vea* prueba genética
terapia de genes, 339, 359, 361-362, *362*, 366
Vea también genoma humano
genoma del ratón: y genoma humano: similitud, 338, 351, 384
genoma estructural, 335
genoma humano, 348, 349-351, 366
análisis del, 338
escaneos GAA, 351
genoma mitocondrial, 349
secuenciación de, 21, 335, 349
y genoma del ratón: similitud , 338, 351, 384
genoma mitocondrial humano, 349
genomas, 326
bibliotecas. *Vea* biblioteca genómica de ADN
de organismos modelo, 386, *571*, 724, *725*
estudios del genoma de microsporidios, 609
estudios del genoma *Puccinia* (roya negra del tallo del trigo), 623
integración de genomas de avispa y de virus, 512
secuenciación de, 22, 335, 338, 386, *571*, 724, 771; genoma humano, 21, 335, 349
similitud: de genomas de perro doméstico y lobo gris, 491, *491*; de genomas de ratón y humano, 338, 351, 384
Vea también genoma humano
genómica, 335-339
campos de investigación, 335, 345
comparativa. *Vea* genómica comparativa
métodos de investigación, 336-338, *337*
nuevos campos de estudio, 338-339
Vea también Proyecto del Genoma Humano
genómica comparativa, 335, 338
de algas y plantas verdes, 570, *571*
de cánidos, 491, *491*
de ratones y humanos, 338, 351, 384
genómica funcional, 335
genotipo, 415-416, *415*, 424
genotipos, 239
cribado genético para, 364, 367
determinación de, *244*, 248, 249
norma de reacción a, 259, 261
y fenotipos, 243, 249, 259, 260
Geospiza difficilis (pinzón de pico filoso), 395
Geospiza fortis (pinzón mediano), *419*, 1179, 1180, *1180*
Geospiza fuliginosa (pinzón pequeño), 1179, *1180*
Geospiza magnirostris (pinzón grande), *396*, 1180
Geospiza scandens (pinzón del cactus), *396*
geranio, 745
hoja del, *729*
germinación, 793-795, 796-797
condiciones ambientales y, 796
digestión animal y, 794
ejemplos más antiguos, 791-793
factores internos, 796-797
hormonas vegetales y, 797, 809, 810, *812*
luz y, 796, 816
Gerris (zapateros de agua), *38*
Getz, Wayne, 1079-1080
Giardia (intestinalis), 542, *543*
Gibbs, J. W., 157
giberelina(s)(GA), *805*, 809-810, *818*
gibones *(Hylobates)*, *467*, 469, 470, *470*
Gifford Pinchot National Forest, *1253*
gigantismo, 1066
Gilbert, Walter, 298
Gilman, Alfred G., 142
Gimmodinium, *545*
gimnospermas, 457, 460, 564, 565, *565*, 584, 584-589, 599
adaptación por, 587
clasificación de , 584, *585*
conos en. *Vea* estróbilos/estróbilos
evolución de, 456t, *585*, 595, 599
extinción de, 460
filos, 566t, 584, *585*, 599
hojas (megafilos), 571
origen de, 456t
óvulos en, 583, *583*, 584
semillas en, *583*
vs. plantas con flores (angiospermas), 584t, 598, *598*
Vea también coníferas; cícadas; ginkgos; gnetofitas
GINA (Genetic Information Nondiscrimination Act), 365-366. *Vea* AIGND
Ginkgo biloba, 587-588, *588*, 599
ginkgos, 584, 587-588, *588*
clasificación de, *585*
fósiles de, 587, 595
origen de, 458, 595
girasol *(Helianthus annuus)*
colapso híbrido, 430, *431*
tallo, 745, *746*
giros oceánicos(de las corrientes oceánicas), 1211
glaciar
riqueza de especies y, 1190
sucesión primaria que siguió a la retracción de los glaciares, 1190, *1191*
glándula pineal/cuerpo pineal, 886t, *893*, 894-895, 1062t, *1063*, 1073, 1135
glándula pituitaria, *893*, 1061, *1063*, *1064*, *1065*
hormonas del lóbulo anterior de la, 1054, 1062t, 1063-1066, 1075, 1084, 1084t, 1089t, 1090; síntesis y secreción de, *1065*
hipotálamo y, 1053, 1061, 1084, 1090
hormonas del lóbulo posterior de la, 1061-1063, 1062t, 1075, 1089, 1089t; síntesis y secreción de, *1064*
glándula pituitaria o hipófisis anterior, 837, 1063-1066
hormonas, 1054, 1062t, 1063-1066, 1075, 1084, 1084t, 1089t,1090; síntesis y secreción de, *1065*
glándula pituitaria posterior, 1061-1062
hormonas, 1061-1063, 1062t, 1075, 1089, 1089t; síntesis y secreción de, *1064*
glándula próstata, *1080*, 1082-1083, *1083*
glándula timo, *1063*, 1073
y desarrollo de células T, 972
glándula tiroides, 680, 692, *1063*
glándulas de la sal, 1039
glándulas paratiroides, 1053, *1063*, 1067
glándulas protorácicas, 1060
glándulas adrenales o suprarrenales, *1063*, 1071-1073, *1071*
Vea también corteza adrenal o suprarrenal; médula adrenal

glándulas bulbouretrales, *1080*, 1083, *1083*
glándulas endocrinas, 137, 823, 1053
en vertebrados, 685, 1060-1073, 1062t, *1063*
y comportamiento, 1130
glándulas exocrinas, 823, *823*, 1053
glándulas gástricas, 1018, *1019*
glándulas mamarias, 489-490, 700, *701*
glándulas salivales, *823*, *1016*, 1017, 1022
glándulas salivales parótidas, *823*
glándulas sebáceas, 843
glándulas sudoríparas, *823*, 843, *844*, 1039-1040
en humanos, 837
glándulas, 822, 823, *823*
Gleason, Henry A., 1192
gliceraldehído, *52*
gliceraldehído 3 fosfato. *Vea* G3P
glicerol
digestión de grasas/lípidos a, 1022, 1022t
enlaces éster a, 57, *57*, 525-526
enlaces éter a, 525-526
glicina, 61, *63*, *64*, 873t, 875
glicilalanina, *64*
glicocálix (capa de célula), 101-102
glicógeno o glucógeno, 54
almacenamiento de energía en, 54, 189, 855
descomposición , *89*
glicogenólisis, 1068
glicolípidos, 55, *110*
glicólisis
en fermentación, 188, *188*
en la respiración aeróbica, 174-175, 174t, *174*, *176*,*178-179*,184; regulación de, 186
glicólisis, 174-175, 175, *176*, *179*
en la fermentación, 188, *188*
en la fotosíntesis, 207, *208*
glicoproteínas, 55, *92*, *110*, 113, *114*
síntesis y transporte de, 91-92, *92*, 113-114, *113*
glicosidasas, 164
glioxisomas, 94
globulinas, 940-941
globulinas alfa, 940
globulinas beta, 940
glomeromicetos, 606t, *606*, 624
ciclo vital, 609-611
glomérulos (en riñones), 1038, 1039, *1041*, 1042, *1042*, 1043, *1043*, *1044*
Glossopteris, *402*
glucagon, 61, *64*, 1054, 1062t, 1068, 1075
glucocorticoides, 1062t, 1072, 1073
gluconeogénesis, 1068
glucosa, 52-53, *52*, *53*, *54*
a partir de lactosa, 309-310
absorción en el cerebro, 874
almacenamiento de energía en, *9*
cotransporte de, 123, *124*
crecimiento de la E. coli en, 309
difusión facilitada de, 120-121, *120*
en la respiración aeróbica, 173. *Vea también* respiración aeróbica
fosforilación de, 121, 160, 175, *178-179*
glucosa alfa (glucosa *a*), 53, *53*, 54, 55
glucosa beta (glucosa *b*), 53, *53*, 54, 55, 56
masa molecular, 31
metabolismo de. *Vea* glicólisis o glucólisis
niveles en sangre. *Vea* concentración de glucosa
reabsorción de (en riñones), 1044-1045
regulación de, 3
rendimiento ATP, 184-186, *186*
rendimiento de energía, 187
síntesis de, 10, 205
transporte a través de membranas celulares, 115, 120-121, *120*, 123; cotransporte, 123, *124*
transporte y absorción de, 1023
y metabolismo, 53
glucosa alfa (glucosa *a*), 53, *53*, 54, *55*
glucosa beta (glucosa *b*), 53, *53*, 54, 55, 56
glucosamina, 55
glutamato (ácido glutámico), *62*
como neurotransmisor, 873t, 875
desaminación de, 187
en la audición, 922
en la visión, 930-931
en percepción del dolor, 916
glutamina, *62*
GMPc. *Vea* GMP cíclico
GMP cíclico (monofosfato cíclico de guanosina /MPcG), 69, 930
gnetófitos, 584, 588-589, *589*, 595, 599
clasificación, *585*, 588-589, 595
Gnetum gnemon, *589*, 593-594
Goldstein, Joseph, 126
Golgi, Camillo, 91
golondrina marina *(Sterna fuscata)*, 1135
golondrina: golondrina de mar fuliginosa (o tiznada), 1135
gonadotropina coriónica humana, 1095, 1118
Gondwana, *401*
gonorrea, 1101, 1102t
causa de, 528t, 533t
Gonothyraea loveni, *643*
Goodall, Jane, 1144
gorgojos, 668t
gorgojos de la bellota, 676
gorilas, 470, *470*
clasificaciones, *467*, 469
cráneo, 471, *471*, 472, *472*
esqueleto, 471, *471*
manos y pies de, *466*
origen, 470
Vea también simios
gorrión del cactus *(Geospiza scandens)*, *396*
gorriones, de corona blanca, 1130
Gould, Elizabeth, 863
gradiente(s) de concentración, 116, 158, *158*
en embriones de *Drosophila*, 378
energía como requisito para establecer y mantener el, 121
gradientes electroquímicos, 82-83, 121-123, *122*
transporte contra un, 121
gradientes
de presión, 756, *757*
eléctricos, 121, 865
Vea también gradientes de concentración; gradientes de protones
gradientes de difusión. *Vea* gradientes de concentración
gradientes de presión, 756, *757*
gradientes de protones, 123
a través de la membrana mitocondrial interior/membrana plasmática de células procariotas, 175, 183-184, *183*,*184*
a través de la membrana tilacoide, 201, 202-203
gradientes de proteínas: en embriones de *Drosophila*, 378
gradientes eléctricos, 121, 865
Vea también gradientes de protones
gradientes electroquímicos, 82-83, 121-123, *122*
graduadas/potenciales graduados (señales locales)
Gram, Christian, 519
grama o césped
de Bermuda, *730*
dinámica en redes alimentarias, 1199
incendios y, 1213
polinización de, 789
tolerante a la salinidad, 1231, *1232*
gran altitud: problemas respiratorios a, 1006
Gran Cañón
depósitos fósiles, 455
y la ardilla Kaibab, 432-433, *433*
Gran Barrera de Coral (Great Barrier Reef), 426, *647*, 1234
Gran Desierto de la Cuenca (Great Basin Desert), 1224
Gran Lago de los Esclavos (Great Slave), 452
gran pinzón de tierra *(Geospiza magnirostris)*, 396, 1180
gran tiburón blanco *(Carcharodon carcharias)*, *688*
grana (en cloroplastos), *84*, 96, *96*, 195, *196*
Grand Prismatic Spring (Parque Nacional Yellowstone), *165*
grandes aukas (aves ya extinguidas, *1243*
Grandes montañas humeantes (Great Smoky Mountains National Park), paisaje, *1165*
Grandes Planicies hasta el Océano Pacífico (Great Plains to the Pacific Ocean), zona híbrida de las, 437
grandes simios, *467*, 469-470, *470*
Vea también simios
grano de almidón, *83*
granos de polen
de coníferas, 586, *586*, *587*
de plantas con flores, 593, *593*, 782, *783*, 784, 785, *790*
evolución de, 595
y estigma, 429-430
Grant, Peter y Rosemary, 395, 419, 1179
gránulos de almacenamiento (en células procariotas), 82, *82*
gránulos zimógenos, *83*
granzimas, 967
grasa (tejido adiposo), 183, *827*, 828
grasa animal, 57
grasa vegetal, 57
grasas, 57, 70t
digestión de, 1022, 1022t
emulsificación de, 1022
grasa animal, 57
metabolismo de, 1025, *1025*
ruta catabólica, *187*
Vea también lípidos; triglicéridos
gravitropismo, 804-805, *804*, 808
Grelina, 1029
Grendelius, *459*
Griffith, Frederick, 264-265, *264*, 267t
grillos, 668t, 1143
gripe aviar (influenza), 509
gripe porcina, 509
grosella de mar *(Pleurobrachia)*, *653*
grulla americana *(Grus Americana)*, 1242-1243, *1242*
grulla de la madera *(Mycteria americana)*, *696*
grullas de las dunas, 1243
grupo de control, 18
grupo experimental, 18
grupo sanguíneo MN humano, 414
grupo(s) amino, 50, *50*, 1026
en aminoácidos, 60-61
grupo(s) carbonilo, 49, *50*
en clorofila *b*, 195-196, *196*
grupo(s) carboxilo, 49-50, *50*
en aminoácidos, 60-61
grupo(s) de fosfato, 50-51, *50*, 68, 159, *267*
Vea también transferencia del grupo de fosfato
grupo(s) de metilo, 49, *50*
en clorofila *a*, 195-196, *196*
Vea también herencia epigenética/variación
grupo(s) hidroxilos, 49, *50*
en fosfolípidos, 111
grupo(s) sulfidrilo(s), *50*, 51
grupos externos, 493, *495*
grupos funcionales (en moléculas orgánicas), 49-51, *50*, 71
en aminoácidos, 60-61
grupos internos o endogrupos, 493, *495*
grupos monofiléticos/taxones, 491-492, *492*, 493, 494, *494*
plantas, 570
protistas, 539, 551
Vea también clados
grupos polifiléticos/taxones, 492, *492*
grupos *R* (radicales)
en aminoácidos, 61
en polipéptidos, *65*, *66*
grupos sanguíneos
grupo ABO/tipos, 256, 256t
grupo MN, 414
grupos según su estructura pélvica (dinosaurios), 460, *460*
grupo/tipo sanguíneo ABO, 256, *256*
Grus americana (grulla americana), 1242-1243, *1242*
GTPasa, familia de enzimas 143
guanina (en ADN), 68, *68*, 267, *267*
unida con citosina, 270-271, *270*
Guatemala: tasa de fertilidad en, 1168
guepardos (chita), 416, 514, *1134*, *1145*
Guinardia striata, *537*
guisante de jardín. *Vea* planta de guisantes
Gunflint Iron Formations (yacimiento sedentario), 452
guppies, peces arcoíris 419
experimentos de evolución rápida con, 407-408
Gurdon, John B., 372
gusanos
aplanados/probóscide. *Vea* nemertinos
bellota. *Vea* semicordados
gusanos redondos. *Vea* nematodos
parásitos, 649-651, *650*, *651*, 661, 1184
segmentados. *Vea* anélidos
Vea también gusanos planos; tenias
gusanos aplanados. *Vea* nemertinos
gusanos con probóscide. *Vea* nemertinos
gusanos de arena, 656t
gusanos de tubo gigante, 657
gusanos marinos. *Vea poliquetos*
gusanos *Palolo*, 657
gusanos planos, 648-651, 672
atributos/características, 636t, 671t
cavidad gastrovascular en, 649, *649*, 938, *938*, 1015, *1015*
circulación en, 938
clasificación de, *635*, 636t, 648
intercambio gaseoso en, 649, 938
manchas oculares en, 927, *928*
órganos/sistemas de órganos en, 648-649
planos corporales, *632*, 671
protonefridios en, 1037, *1037*
sistema digestivo de, 649, 1015, *1015*
sistema nervioso en, 648-649, 883, *883*
Vea también trematodos, gusanos planos, tenia bovina
gusanos redondos. *Vea* nemátodos
gusanos segmentados. *Vea* anélidos
gusanos terciopelo. *Vea* onicóforos
gusanos triquina, 661
gusanos tubulares, 656t
gusanos tubulares, gigantes, 657
gusanos tubulares *(Raffia pachyptila)*: en ecosistemas de chimeneas hidrotermales, 1209, *1209*
gusto, 926
gusto
componente genético, 926
proceso de transducción, *925*, 926
proceso, *913*
receptores del , 924, *924*, 925-926
sabores básicos, 926
sentido del, 924
gutación, 737, *738*, 742, 756

H (entalpia), 157
hábitats
adaptaciones animales a, 627-629, 637
Convención sobre Comercio Internacional de Especies Amenazadas de Fauna y Flores Silvestres (CITES), 1253, 1261
Convención sobre Diversidad Biológica (CDB), 1253
de hongos, 601
de los artrópodos, 663t
de metapoblaciones, 1153, 1164-1165
destrucción de, 15; y extinción, 442
efecto borde, 1189, 1246
especies invasoras y, 1246-1247, 1261
hábitats complejos, 1188
hábitats fuente, 1164, 1171
hábitats sumidero, 1164, 1171
microclimas y, 1213
microhábitats y, 1186
nicho ecológico y, 1176
protección de, 1246-1247

restauración de hábitats deteriorados o destruidos, 1251, *1252*
Vea también ambientes
hábitats aislados: riqueza de especies en, 1188
hábitats degradados, 1164, 1171
hábitats fuente, 1164, 1171
habituación, comportamiento de, 1131, 1150
haces (haces de nervios), 886, 889
haces vasculares
en hojas (venas), 729, *729*, *731*, 732, 734
en tallos: de eudicotiledóneas herbáceas, 745-746, *746*; de monocotiledóneas, 746, *747*
HAD. *Vea* hormona antidiurética (HAD)
Haeckel, Ernst, 485
Haikouella, 683
Haikouichthys, 685
Haldane, J. B. S., 396, 448
Hall, J. B., 1129
Halocynthia aurantium (durazno de mar), *681*
halófilos, 528t
Vea también halófilos extremos
halófilos extremos, 486t, 527, *527*
halógenos, 31
halones: destrucción del ozono y, 1259, 1260
Hamilton, William D., 1146
Hamlin Pool, reserva marina (Australia Occidental), *452*
Hämmerling, J., 86, 87
hámsteres, 704t
Haplocheirus sollers, 698
Hardy, Godfrey, 413
Hartwell, Leland, 224
haustorio (de hifas), 622, *622*
Hawai: especies invasoras en, 1247
haya americana *(Fagus grandifolia)*, *730*
Hayflick, Leonard, 278
haz atrioventricular (paquete AV), 949, *949*
haz AV (haz o paquete atrioventricular), 949, *949*
HBEF (Hubbard Brook Experimental Forest, Bosque experimental Hubbard Brook), 1214, *1214*, 1216
HC. *Vea* hormona del crecimiento
HCFCs (hidroclorofluorocarbonos), 1260
HCH o HGH (hormona de crecimiento humano). *Vea* hormona del crecimiento
HCFL (hormona del crecimiento-factor de liberación), 1066
Hebb, Donald O., 899
helecho de navidad *(Polystichum arostichoides)*, *575*
helechos, 216, 565, *565*, 566t, 572-575, 580
arborescentes, 571
ciclo vital de, 573-574, *576*, 580
con semillas, 457, 574
de hojas grandes(megafilos o frondes), 571
en estudios experimentales, 578
especies en peligro, 1253t
evolución de, 456t, 457
helechos árbol, 571
helechos arborescentes (psilófitas), 566t, 574, *577*
clasificación, 571-572, 574
helechos con semillas, 457, 574, 595, *596*
helechos de agua, 1204
helechos palma *(Polypodium aureum)*, *575*
Helianthus annus. Vea girasol
helicasas de ADN O ADN helicasas, 273, 274t
hélice: estructuras de proteína de hélice *a*, 64, *65*, *66*, 111, *111*
Vea también doble hélice del ADN
hélice de reconocimiento, 318, *318*
hélice-giro-hélice, 318, *318*
Helicobacter pylori, *4*, 532-533, *532*, 533t, 1019
helio, 31
Helobdella stagnalis (sanguijuela chupadora de sangre), *659*
Helonias bullata (rosa del pantano), 1246
HEM. *Vea* hormona estimulante de los melanocitos
HFIS (hibridación fluorescente in situ), 348-349
hematomas: sanguijuelas en el tratamiento de, 658, *659*
hembras
cuidado de las crías, 1144-1145, *1145*
proporción macho-hembra en humanos, 252-253
determinación del sexo en, 251-252
variegación, 255
genes ligados a X como equivalencia en machos y, 254-255, *254*
trastornos genéticos ligados al X, 253-254, 354
heme, grupo (en hemoglobina), 195
hemicelulosas, 714
hemicigosidad en machos, 253
hemicordados, *635*, *676*
atributos/características, 637t, 705t
clasificación, 637t, *680*
Homignathus munroy ('Akiapola'au), *5*, *442*
Hemiptera (orden), 668t
hemisferio derecho (cerebro), 893
hemisferio izquierdo (cerebro), 893, 901
Hemisferio Norte
estaciones, 1208
corrientes oceánicas superficiales del, 1211
Hemisferio Sur
corrientes oceánicas superficiales, 1211
estaciones, 1208
hemisferios cerebrales, 893
hemisferios del cerebro, 893
hemocele, 652, 662, 939, *939*
hemocianina(s), 939
hemofilia, 255, 943
hemofilia A, 339, 361
probabilidad de heredar, 364-365
hemoglobina, 60, 66, *67*, 658, 941, 1003
en antropoides vs. humanos, 470
en lombrices de tierra, 658, 940
heme en, 195
carga/descarga de gases en, 1003-1004
porcentaje de saturación de O_2 de, 1003
como cadenas de polipéptidos, 66, *67*
producción de, 941
en la anemia de células falsiformes (en forma de hoz), 67, 284, 358-359, *359*, 421
hemolinfa, 654, 662, 939
hemolisis, 987
hendidura sináptica, 852, 872, *876*
hendiduras branquiales /hendiduras faríngeas, 676, 680, *680*, 681
hendiduras branquiales, 1116
hendiduras de filtración, 1044, *1044*
Henle, asa de. *Vea* asa de Henle
Henslow, John, 393
heparina, 942
hepáticas foliosas (acuáticas), 567, *569*
hepáticas (plantas briofitas), 565, *565*, 566t, 567-570, *569*
hepatitis A
causa de, 508t
inyecciones de gamma globulina contra, 982
hepatitis B: vacuna contra , 340
hepatitis C: causa de, 508t
Hepatofita (filo). *Vea* hepáticas
herbicidas 2,4-D y 2,4,5-T, 808-809
herbicidas, 808-809
herbívoros, 1013, *1014*, 1198
defensas de las plantas contra, 817-818, 1180-1181, *1181*
y productividad, 1200
dientes en, *1017*
herbívoros, 1180
Herceptina, 979, 983
herencia. *Vea* herencia
herencia, 237-261
experimentos de reproducción de Mendel, 237-238, 238-241, 240t, *240*, 245
genética vs. epigenética, 316
herencia poligénica, 257-258, *258*, 261
herencia/variación epigenética, 316-317, 321, 356
noción de herencia mezclada , 240
pedigrí (árbol genealógico familiar), 349, *350*
principios de Mendel. *Vea* principios de la herencia de Mendel
principios. *Vea* principios de Mendel sobre la herencia
teoría de cromosomas, 247, 249-260
tipos de herencia relacionados con un solo locus, 349, 358-361
Vea también alelos; caracteres; genes; características
herencia epigenética/variación, 316-317, 321, 356
herencia genética vs. herencia epigenética, 316
herencia poligénica, 257-258, *258*, 261
hermafroditas, 1078-1079
entre *C. elegans*, 382
esponjas como, 642
gusanos planarios, 650
lombrices de tierra, 658
heroína, 906t
herpes, 508, 508t
genital, 1102, 1102t
herpes genital, 1102, 1102t
herramientas achelenses, 474-475, *475*
herramientas de Moustier, 476, *477*
herramientas de *Oldowan*, 474
herramientas de piedra de homínidos
herramientas achelenses, 474-475, *475*
herramientas de *Olduvai*, 474
herramientas mousterienses, 476, *477*
herramientas. *Vea* herramientas de piedra de homínidos
Hershey, Alfred, 265, 267t
Hesperornis, 699
Heterocdentrotus mammillatus (erizo lápiz), *675*
heterocistos, 1204
heterocromatina, 315, *316*
heterosporia, 576, 578, 580
heterótrofos, 10, 209, 452, 463, 524, 524t, 535, 1012, 1198
primeras células como, 452-453
Vea también quimioheterótrofos; consumidores; descomponedores; heterocigosidad
detección de, 244-245, *244*
endogamia y, 416
Hexápoda (subfilo), 663t, 667
hexápodos, 663t, 667-669
Vea también insectos
hexoquinasa, *164*, *178*
hibernación, 836, 838
hibridación fluorescente in situ, técnica (HFIS), 348-349
hibridación orbital, 34
hibridización
alopoliploidia con, 434-435
de ADN, 328, *328*
de orbitales, 34
hibridización fluorescente in situ (HFIS), 348-349
hibridomas, 979
híbridos, 238-239
cruzamientos entre dihíbridos, 245, *245*, 248
cruzamientos entre monohíbridos, 242-245, *243*, 248
Vea también híbridos interespecíficos
híbridos interespecíficos
inviabilidad/esterilidad/colapso, 430, *431*
sinapsis en, 430, 434
hidracina, fórmulas para la, 31
hidras, 645, *645*
cavidad gastrovascular, *645*, *938*, *1015*
esqueleto hidrostático, 845, *845*
red de nervios o red nerviosa en, 644, 883, *883*
Vea también cnidarios
hidratación, 36, *36*, 754
hidrocarbonos, 46, 47-48, *47*, 71
como moléculas hidrofóbicas, 48-49
enlaces éter al glicerol, 525-526
hidroclorofluorocarbonos (HCFCs), 1260
hidrocortisona. *Vea* cortisol
hidrógeno, 31
electronegatividad, 34
enlace covalente, 32-33, 33t, 33, 34, *34*
función en organismos/plantas, 27t, 775, 776t
isótopos, 29
modelo de Bohr, *28*
radioisótopo, 29
reacción explosiva con el oxígeno, 162-163, *163*
sustitución por. *Vea* grupos funcionales con aceptores de hidrógeno en reacciones redox, 161, *161*, 162
hidrógeno[2] (deuterio), 29
hidrógeno[3] (tritio), 29
hidrogenación: de aceites de cocina, 58, 1025-1026
Vea también reducción
hidrolasas, 164t
hidrólisis (reacciones de hidrólisis), 51, *51*
del ATP, 100, *159*, 160
de los desacáridos, 53, *54*
del almidón, 735
hidrosfera, 6
hidroxiapatita (mineral), 847
hidróxido de sodio, 40
y ácido hidroclórico, 42
hidroxitriptamina5-/5-HT. *Vea* serotonina
hidroxiurea, 359
hidrozoanos, *643*, 644t, 645, *645*
ciclo vital, 645, *646*
hielo, 38-39
enlaces o puentes de hidrógeno en, 39, *39*
hierba en forma de escobillas, 1187
hierba tortuga, marina *(Thalassia)*, *1234*
hierbas con ventosas, 798-799
hierro, 1028t
corrosión de, 37
función en organismos/plantas, 27t, 776, 776t
hifas
de hongos, 602-603, *602*, *603*, *604*, *605*; en ascomicetos, 611, 611-612, *613*; en basidiomicetos, 612, *616*; hifas cenocíticas, 548, *602*, 603, 607, 609, *613*; conidióforos, 604, 611, *612*, *613*; en glomeromicetos, 609; haustoria (ramas), 622-*622*; en cigomicetos, 607, 609, *610*
de moho del agua, 548
hifas cenocíticas (de hongos), 548, *602*, 603, 607, 609, *613*
hígado, 89, *1016*, 1021, *1021*, 1040
composición del ADN de, 267t
Funciones de, 1021
lactato o ácido láctico en, 189
higueras, 1186
HIHC (hormona inhibidora de la hormona del crecimiento), 1066
Himalayas: formación de, 402
himen, 1088, *1088*
hiperglucemia, 1071
hiperpolarización del plasma/membrana neuronal, 867, 875-877
hipersecreción (de hormonas), 1061
hipersensibilidad (del sistema inmune), 982, 990
enfermedades autoinmunes, 986
incompatibilidad de Rh, 986-987
reacciones alérgicas, 987-988
rechazo de un transplante, 988-989
hipertensión, 953
y enfermedad cardiovascular, 959
hipertiroidismo, 1067
hiperventilación, 1006
hipocampo, 874, *897*, 899
hipocotilos (de semillas), 791, *791*
hipoglucemia, 1071
hipopótamos: y ballenas, 405-406, *407*
hiposecreción (de hormonas), 1061

hipotálamo, 886t, 888, 891t, *893*, 896, *897*, 898, 926, 1053, 1061, *1063*
factor de necrosis de tumores y, 968
hormonas, 1053, 1054, 1061, 1062t, 1063, 1075, 1084, 1084t, 1089t, 1090
reloj biológico en, 894-895, 1135
termorreceptores en, 915
y energía de metabolismo, 1029-1030
y la glándula pituitaria, 1053, 1061, 1084, 1090
y termorregulación, 837, *838*, 915
hipótesis (científicas), 15, 17
prueba de, 17-18, 19-20; hipótesis evolutivas, 407-408, 409
hipótesis de coevolución (virus), 512
hipótesis de la sopa orgánica primordial (sopa prebiótica), 448
hipótesis de la perturbación intermedia, 1192, *1192*
hipótesis de regresión (virus), 512
hipótesis de riqueza entre especies-energía, 1189
hipótesis de selección clonal, 978-979
hipótesis de una sopa prebiótica o primordial, 51, *51*, 71, 448
hipótesis del balanceo codón-anticodón, 288
hipótesis del enriquecimiento de oxígeno en la atmósfera, 455
hipótesis del mundo de hierro y azufre, 448-449
hipótesis del origen celular (virus), 512
hipótesis del tiempo, 1190
hipótesis inflamatoria relacionada con la diabetes, 1070
hipótesis irrefutable, 18
hipótesis por un gen, una enzima, 283-284, *284*
hipótesis refutable, 17
hipótesis sobre la sobrecarga de lípidos y su relación con diabetes, 1070
hipotiroidismo, 1067
hipoxia, 1005
hirudina, 658
Hirudinida (clase), 656t
Vea también sanguijuelas
Hirudo medicinalis (sanguijuela medicinal), 658, *659*
histamina, 873, 942, 978, 1056
en señalización celular, 137
en la respuesta inflamatoria, 969, *970-971*
histidina, *47*, 61, *63*
histidina quinasas, 139-141
histonas, 214-215, *215*, *216*, 217, 315
histoplasmosis, 621
historia de la vida. *Vea* historia evolutiva
historia de la vida, características, 1162, 1170
historia evolutiva, 446-462
en registros fósiles, 451-452, 452-453, 455-462
evolución química en la Tierra primitiva, 446, 447-449, 463
orígenes de las células, 75, 446, 449-454
historia geológica: y biogeografía, 401-402, *401*
HL. *Vea* hormona luteinizante
HLGn. *Vea* hormona liberadora de gonadotropina
"hobbits" (humanos de estatura baja), 476
Hodgkin, Alan, 867
hoja. *Vea* hojas
hojas, 709, 728-742
acículas (en forma de agujas) de coníferas, 584, *585*
capa límite de aire alrededor de las, 754
colores en otoño, 198, 738
como adaptación a diversos ambientes, 734; para absorción de luz, 730-732
de plantas con flores, 571, 594
de *Welwitschia*, 589, *589*
desarrollo de: silenciamiento de genes y, *731*
desprendimiento de. *Vea* abscisión de hojas
disposición en tallos, 729, *730*
espadas plateadas, 441
especializadas (modificadas), 738-741, *740*, 742
estomas en. *Vea* estomas
estructuras homólogas, 403, *403*
evolución de, 571, *572*
flores como evolucionadas de, 594-595, *595*, 596-597, *596*
forma (estructura), 728-729, 729-734, *729*, *730*, *731*,741; en eudicotiledóneas vs. monocotiledóneas, 732-733, *733*; y función, 733-734, 741
función, 730; y estructura, 733-734, 741
hojas en desarrollo (primordios), 719, *720*
megafilos, 571, *572*
microfilos, 571, *572*
movimientos circadianos del sueño en, 816
partes, 729, *729*, 730-732, *731*
pérdida de agua de las, 206, 730-732
proceso de crecimiento, 719
secciones transversales, *196*, *731*, 732-733, *733*
sistemas de tejidos (tisulares), *711*, *731*
tejidos, 730-732, *731*, 741
tipos de, 571
variación en, *724*
venación, 729, *730*
hojas
de algas pardas/algas kelp, 549
de hojas, *710*, 729, *729*
hojas compuestas vs. hojas simples, *730*
hojas de pimientos: enfermedad viral, *507*
hojas especializadas, 738-741, *740*, 742
hojas modificadas. *Vea* hojas especializadas
hojas primarias (de plúmula), *791*
hojas sésiles, 729
hojas simples vs. hojas compuestas, 729, *730*
hojas suculentas, 739, *740*
holoturoides (Holothuroidea), 677, *677*, 678t, 679-680
hombre de Java, 474
hombre de Pekín, 474
homeodominios, 381
homeostasis, 3, 75, 93, 103, 834
comunicación y, 134-135
el sistema linfático y, 957
envejecimiento y, 1123-1124
hormonas y, 1061
interacciones del sistema endocrino y nervioso en, 1053, 1074
sistemas excretores y, 1036
homeostasis de fluidos: sistema linfático y, 957
hominoides/homínidos, 469, 479
callejón sin salida, 474, 476
dimorfismo sexual en, 473, 474
evolución de, 471-477, *473*
fósiles de, 471-477
herramientas. *Vea* herramientas de piedra de humanoides
los seres humanos más pequeños, 476
orígenes de, 470, 472
y chimpancés: ancestros comunes, *467*, 472
Vea también humanos
hominoides, *467*, 469-470, 479
Homo (género): origen, 462
Homo antecesor, *473*, 475, 479
Homo erectus, *473*, 474-475, 476, 479
Homo ergaster, *473*, 474, 479
Homo floresiensis, 476
Homo habilis, *473*, 474, 479
Homo heidelbergensis, *473*, 475, 479
Homo neanderthalensis, *473*, 475-476, 479
Homo sapiens. *Vea* humanos
homocigosidad: endogamia y, 415, 416
homogenizado celular o extracto , 80
homología. *Vea* características homólogas
homólogo paternal, 230
homólogos maternos, 230
homoplasia. *Vea* características homoplásticas
Homoptera (orden), 668t
homosporia, 576, 580
homúnculo motor, 892, *895*
homúnculos sensoriales, 892, *895*
honestidad en la ciencia, 22
hongo copa marrón (*Peziza badio-confusa*), *614*
hongos cenocíticos, 603
hongos, 14, 486t, 601-624
estructura corporal, 602-603, *602*, 623. *Vea también bajo*
hongos (reino Fungi), 14, 485, 486t
hongos con forma de sacos. *Vea* ascomicetos
hongos copa marrón, 611, *614*
hongos de club (los más altos). *Vea basidiomicetos*
hongos de repisa, 612, *615*, 619
hongos ectomicorrizos, 617, 770, 771
hongos endomicorrizos, 609, 617, *770*
hongos gigantes, 601
hongos heterotálicos, 607, 611
hongos homotálicos, 611
hongos o setas, 612
branquias, 612, *614*, *616*
comestibles, 620; *Agaricus brunnescens*, 612, 620
psicoactivos, 620
venenosos, *13*, *614*, 620, *621*
hongos micorrizales, 607, 609, 612, 617, *770*, 771
Hooke, Robert, *77*, *78*
Hordeum comosum (cebada alpina), *1174*
hormigas
características, 663t, 668t
como insectos sociales, 1138
de fuego o coloradas, 670
determinación del sexo en, *252*
dispersión de semillas por, 794-796, *795*
en el suelo, *774*, 775
hormigas soldado, 1184
pelos sensoriales en las , 924
simbiosis con hongos ascomicetos, 617
hormigas bravas, 670
hormigas cortadoras de hojas: simbiosis con hongos, 617
hormigas soldado: y pez plateado, 1184, 1194
hormona adrenoconticotrópica. *Vea* ACTH
hormona antidiurética (ADH), 1046, 1047t, 1054, *1055*, 1061-1062, 1062t, *1064*
regulación de la presión sanguínea, 954
y reabsorción de agua, 1046-1047, *1048*
hormona de la muda, 141, 1054, *1055*, 1060
hormona del cerebro, 1060
hormona del crecimiento de plantas. *Vea* citoquinina
hormona del crecimiento (HC), 1054, 1062t, *1065*, 1066
abuso de, 1056
afecciones por mal funcionamiento, 1063t, 1066
en plantas. *Vea* citoquinina
estudio del ratón transgénico, 341
genéticamente modificada HCGM, 339
hormona del crecimiento humano: genéticamente modificada(GM), 339
hormona estimuladora de la tiroides (TSH), 1054, 1062t, *1065*, 1066
hormona estimulante de melanocitos (HEM), 1062t, 1063-1066, *1065*
hormona estimulante del folículo (HSF), 1084, 1084t, 1089t
hormona inhibidora de la hormona del crecimiento (HIHC), 1066
hormona juvenil, 1054, *1055*, 1060
hormona liberadora de gonadotropina (HLGn), 1084, 1084t, 1089t, 1090
hormona liberadora de tirotropina (HLT) estimulante de la tiroides, 1066-1067
hormona liberadora de TSH (TRH), 1066
hormona luteinizante (HL), 1084, 1084t, 1089t, 1090
hormona paratiroide, 1062t, 1067
disfunción/alteraciones, 1063t
hormonas, 8, 151, 823, 1053, 1062t
activación génica, 1057-1058
anticonceptivos, 1098, 1099t
células blanco o diana, 1053, 1057
como reguladores locales, 137, 151, 1055-1057
efectos de anormalidad. *Vea* afecciones por mala función endocrina
en la placenta humana, 1118
en la señalización celular, 135, 137
en plantas. *Vea* hormonas vegetales
en preñez o embarazo, 1095
hormonas liberadas por algunos vertebrados, 1062t, 1063
lípidos como, 59-60
mecanismos de acción de las, 1057-1060, 1074
producción en laboratorio de, 620
que estimulan la mitosis, 225
que inhiben otras hormonas, 1062t, 1063
receptores para, 1057, 1059-1060
regulación de la digestión, 1022-1023, 1022t
regulación de la función renal, 1046-1048, 1047t, 1050
regulación de. *Vea* regulación hormonal
y comportamiento, 1130, 1140
y grupos químicos, 1054, *1055*, 1074
y homeostasis, 1061
Vea también hormonas gonadotrópicas; hormonas péptidas; hormonas sexuales; hormonas esteroides; hormonas de la tiroides; *bajo glándulas endocrinas específicas; y hormonas específicas*
hormonas animales: estimuladores de mitosis, 225
hormonas de la tiroides, 1054, *1055*, 1062t, 1066, 1075
desórdenes por mal funcionamiento, 1063t, 1067
en la señalización celular, 141, 147
mecanismo de acción, 1057-1058, *1058*
regulación de la temperatura corporal, 837
regulación de secreción de, 1066-1067, *1067*
hormonas de liberación, 1062t, 1063
hormonas de sexo (hormonas reproductivas), 1083-1084, 1084t, 1085-1086, *1085*, 1089-1096, *1091*, *1092*, 1098-1099
agresividad y, 1140
síntesis de, 89
hormonas esteroides animales, 139, 141, 148
hormonas esteroides en plantas, 148, 812
brasinosteroides (brasinólidos), 139
hormonas esteroides, 1054, *1055*
en animales vs. plantas, 139, 148
en plantas, 812
mecanismo de acción, 1057-1058, *1058*
síntesis de, 89
Vea también hormonas esteroides específicas
hormonas gonadotrópicas, 1054, 1062t, *1065*, 1084
hormonas inhibidoras, 1062t, 1063
hormonas péptidas, 1054, *1055*, 1061
mecanismos de acción, 1058-1060, *1059*
hormonas reproductivas. *Vea* hormonas del sexo
hormonas vegetales, 803, 805-813, 805t
estimuladoras de mitosis, 225
estudio de, 805
hormonas esteroides, 812
mecanismo de acción de las, 805-807, *806*, 818
receptores de las, 805, 806, 807
sustancia promotora de la floración, 812-813, *813*
sustancia retardadora de senescencia, 810, *811*
uso de, en el control de plagas, 817-818
y abertura/cierre de estomas, 736, 811
y abscisión de hojas, 738, 811
y desarrollo de frutas, 808, 809
y división celular, 810
y elongación de las células/del tallo, 808, 809, 810
y germinación, 797, 809, 810, *812*
y latencia de semillas, 796-797, 811, 812
y maduración de frutas, 810-811, *811*
Vea también hormonas específicas
horquillas de replicación, *263*, 273, 275, *276*, *277*

hortensias, 258, *259*
Horvitz, Robert, 383-384
hospedadores intermedios en el parasitismo, 650, *650*
HSF. *Vea* hormona estimulante del folículo
Hsu, T. C., 348
Hubbard Brook Experimental Forest (HBEF), 1214, *1214*, 1216
huellas antiguas de carbón de piedra en Groenlandia, 451
huellas de dinosaurios, *399*
huellas del ADN, 340, *340*, 345
hueso compacto, 828, *829*, 847, *848*
hueso esponjoso, 828, *829*, 847, *848*
hueso(s), 683, *827*, 828, *829*, 843
de aves, 699
desarrollo/remodelación de, 847
huesos del oído medio, 489, 490, 491-492, *497*, 700, *920*, 921
huesos del pene, 1083
huesos largos, 846-847, *848*, 858
vs. cartílago, 689
vea también sistema(s) óseo; esquelético, cráneo(s)
hueso de la suerte (furcula o espoleta), 698
huesos del cuello (clavículas), 846, *847*
huesos del oído. *Vea* huesos del oído medio
huesos del oído medio, 489, 490, 491-492, *497*, 700
huesos del pene, 1083
huesos largos, 846-847, *848*, 858
huésped (parasitismo), 1184, 1194
huevo amniótico en, 693, *693*, *696*
evolución de, 693; cladograma en, 494, *495*
huevo(s)/células huevo (óvulos), 1078
activación de, 1109
amniótico. *Vea* huevo amniótico
sincronización del ciclo celular del núcleo donante y la célula huevo
huevos mesolecitos o heterolecitos, 1111
humanos *(Homo sapiens)*, 11, 472, 479, 704t
ancestros, 462
ancestros comunes con simios, 465, *467*
anticuerpos en, 978
árbol genealógico familiar en, 472, *473*
cacería por: y extinción de especies, 462
características de, 349
clasificación, 11t, *467*
cráneo, 846, *847*; vs. cráneo de simio, 471-472, *471*, *472*
crecimiento alométrico en, 440
crecimiento de población. *Vea* crecimiento de población humana
cromosomas. *Vea* cromosomas humanos
cultura. *Vea* cultura humana
dientes en, *1017*, *1018*; vs. simios, 472, *472*
enfermedades. *Vea* enfermedad(es)
esqueleto, *829*, 846, *847*; vs. esqueleto de simio, 471, *471*, 479
estatura en, 259
estructura del brazo en, 402, *403*
estructuras vestigiales en, 404
evolución. *Vea* evolución humana
fertilización en, 1093-1095, *1094*
fósiles, 398, 476-477
genética. *Vea* genética humana
genoma. *Vea* genoma humano
humanos arcaicos, 475, 479
humanos más pequeños, 476
insectos y, 670-671
migración alrededor del mundo en, 477, *477*
músculos esqueléticos en, *850*
Neandertales y cercanía con, 476
origen de, 476-477, 479
peso al nacer en, 418-419, *419*
piel, 843, *844*; pigmentación, 257-258, *258*
poliploidia en, 351-352
proporción entre sexos en, 252-253
proporciones de fibra muscular en, 855
reproducción. *Vea* reproducción humana
respuestas inmunes en, *965*
secuencias del ADN en otros primates vs., *406*
sistema circulatorio en. *Vea* sistema cardiovascular
sistema digestivo en, *833*, 1016-1023, *1016*
sistema endocrino en, *832*, 1060-1073, *1063*
sistema esquelético en, *832*, 846-848, *847*
sistema inmune en, *833*, 965-989
sistema muscular en, *832*, 849-857
sistema nervioso en. *Vea* sistema nervioso central
sistema respiratorio en, *833*, 998-1007, 999
sistema urinario en, *833*, 1040-1048, *1041*
sobrevivencia, tipo I, 1163, 1170-1171
y celulosa, 54
y chimpancés: cercanía, 405, *406*, *467*, 470
y la extinción de especies, 442, 462, 478, 482
y simios: cercanía, *406*, *467*, 470; ancestros comunes, 465, *467*; esqueletos, 461, *471*, 479; cráneos, 471-472, *471*, *472*, 479
humanos arcaicos, 475, 479
humanos modernos. *Vea* humanos
humedales, 1231, 1239
servicios de los ecosistemas, 1231, 1239, 1249
productividad, 1201
humus, 774
humus de lombrices en suelos, 774-775
Hunt, Tim, 224
huntingtina, gen de la enfermedad 360
huracanes: cambio climático y, 1257
huso mitótico, *228-229*, 230, 354
huso mitótico, 98, 218-219, *218-219*, 220-221, *221*
microtúbulos en, 220-221, *220*, *221*, *222*
husos musculares, 915t, 918, *918*
husos: husos de músculo, 915t
Vea también huso meiótico; huso mitótico
Hutchinson, G. E., 1175
Huxley, Andrew, 852, 867
Huxley, Hugh, 852
Huxley, Julian, 396
Hydatella inconspicua, *598*
Hylobates (primates gibones), *467*, 469, 470, *470*
Hymenoptera (orden), 688t

Ichthyornis, 699
Ichthyostega, 691
icosaedro: virus con forma de, 502
ictiosaurios, *458*, *459*, *694*, 695t
IDCS (inmunodeficiencia combinada severa, síndrome del niño burbuja), 361, 983-984
Iguana iguana (iguana verde), *629*
iguana rosada, *481*
iguana verde *(Iguana iguana)*, 629
iguanas, 695t
iguanas rosas, *481*
iguanas verdes, *629*
Iiwi *(Vestiaria coccineiea)*, *15*, *442*, 788
ileum, *1016*, 1020
Illex illecebrosus (calamar de aletas cortas), *653*
Illicium verum (anís estrellado), *597*, 598
ilusiones ópticas, 914, *914*
iluviación de suelo(s), 774
imagen de búsqueda en el comportamiento de aprovisionamiento de alimento (forrajeo), 1136
imágenes de resonancia magnética funcionales (IRMf), 882-883
imágenes de ultrasonido, 362
imago (forma adulta de un insecto), 376
imbibición (por semillas), 796, *796*
IMC (índice de masa corporal), 1030
impactos de objetos extraterrestres en la Tierra, 442, 458, 460-461
implantación (de embrión), 1095, *1096*
importancia ecológica
de hongos, 615-619, 624
de nematodos, 661
de protistas, esponjas, cnidarios, y tenóforos , 538, 640
de rotíferos, 660
impronta
importancia adaptativa, 1131-1132, 1150
impronta genómica/impronta parental, 316, 356-358, *357*
impronta de padres (impronta genómica), 316, 356-358, *357*
impronta genómica (impronta parental), 316, 356-358, *357*
impronta materna (impronta genómica), 316, 356-358, *357*
impulsos nerviosos. *Vea* impulsos nerviosos
impulsos nerviosos, 35, 829, 862
Vea también potenciales de acción; respuestas inactivación de genes. *Vea* silenciamiento de genes
inactividad física
y cáncer, 831
y enfermedad cardiovascular, 960
inanición, 1025
incendios
en chaparral, 1223
en pastizales templados, 1223
y ecosistemas, 1213, 1216
incendios forestales, 1213
incisivos, 1017, *1017*
incompatibilidad del Rh, 986-987, *987*
India: tasa de fertilidad en, 1168t
índice de masa corporal (IMC), 1030
índice de Shannon, 1187
índices de diversidad (especies), 1187-1188
individuos diploides/organismos, 256
individuos haploides/organismos haploides, 256, 283
individuos heterocigotos, 242-243, 260, 364, 413
dominancia incompleta/codominancia incompletas en, 255-256, *256*
enfermedades recesivas autosomales en, 358
variegación en ratones y gatos, 255
individuos homocigotos, 242-243, 260, 413
enfermedades autosómicas recesivas en, 358
indricoterios, 462, *462*
inducción
como proceso de razonamiento, 16, 490
de diferenciación de células, 382, *383*, 389
de la placa neural, 1115-1116
inductores (proteínas inductoras), 311
infanticidio, 1144
infarto al miocardio: ataque al corazón, *959*
infección
resistencia genética contra, 818
respuesta hipersensible a, 817, *817*, 819
infecciones en el tracto urinario, 534
infecciones por levaduras, 621, 1102t
infecciones respiratorias: causas de, 508t
infertilidad: en hombres, 1083
Vea también esterilidad
inflamación (respuesta inflamatoria), 964, 968-970, *969*, *970-971*, *990*
crónica, 969-970
enfermedades asociadas con, 970
promotores de la, 59
inflamación crónica, 969-970
inflorescencia (de plantas en flor), 591
Vea también flores
influenza (flu), 509
causa de, 508t
tasa de mortalidad, 509
medicamentos contra, 512
pandemia de, 1, 507, 509
vacunas contra, 340
información genética, 74-75
aspectos de privacidad, 22, 365-366, *366*AIGND (Acta de información genética no discriminatoria), 365-366
ingeniería de cloroplastos, 342
ingeniería genética (modificación molecular), 323-324
aplicaciones en la medicina , 339-340
de animales, 340-342
de plantas, 206, *288*, 340, 342-343, 372
de tejidos/órganos, 339
estudios de la conformación de proteínas, 67
preocupaciones por la seguridad/riesgos, 343-344, 345
Vea también clonación; organismos transgénicos
ingeniería de tejidos, 339
ingesta de alimento: regulación de, 1029-1030, 1032
ingestión, 1013
Ingram, Vernon, 284
inhalación (inspiración), 1001-1002, *1001*
inhibición competitiva de enzimas, 168, *168*
inhibición de enzimas, 167, 168-169
inhibición irreversible de enzimas, 168
inhibición no competitiva de enzimas, 168, *168*
inhibición por retroalimentación (de enzimas)167, *167*, 313-314
inhibición reversible de enzimas, 168
inhibidores de proteasa, 986
inhibidores MAO, 906t
inhibidores selectivos de la recaptación de serotonina (IsSRS), 875, 906t
Inhibina (hormona), 1084, 1084t, 1089t
inhibitorios, potenciales postsinápticos (PPSI), 875,877
adición espacial de, 877, 878
inhibidores de angiogénesis, 983
inhibidores de la ECA, 959, 1048
iniciador de ARNt, 294-295, *295*
injertos de piel entre guepardos, 416
inmigración: tamaño de población y, 1156, 1170
inmunidad
adquirida/adaptativa, 964, 970. *Vea también* respuestas
inmunidad activa, 981-982, 981t, 991
inmunidad adaptativa, 970
Vea también respuestas inmunes específicas
inmunidad adquirida, 964
Vea también respuestas inmunes específicas
inmunidad a largo plazo, 979-982, *981*
activa, 981-982, 981t, 990
pasiva, 981t, 982, 990
Vea también inmunidad mediada por anticuerpos; inmunidad mediada por células inmunes específicas
inmunidad de largo plazo: memoria inmunológica y, 979-982, *981*
inmunidad innata, 964
Vea también respuestas inmunes no específicas
inmunidad mediada por anticuerpos, 975-982, *976*, 990
células B y, 971-972, *972*, 975
inmunidad mediada por células, 973-975, *974*, 990
células T y, 971, *972*
inmunidad pasiva, 981t, 982, 990
inmunodeficiencia adquirida, 984
inmunodeficiencia combinada severa (IDCS), 361, 983-984
inmunofluorescencia, 369
inmunoglobulinas, 977-978
inmunología, 964
inositol trifosfato, 145, *145*, 1060
insecticidas: cultivos genéticamente modificados e, 342-343
Insectívoras (orden), 704t
insecto búfalo *(Stictocephala bubalus)*, *668*
Insectos (clase), 667, 668t
insectos, 667-671, 673
adaptaciones en, 669-670, 673
alas. *Vea* alas de insectos
antenas, 669, 924; sustitutos de pata homeótica, 380, *380*
apéndices, 669
capacidad reproductiva en, 670
características de, 663t, 668t
ciclo vital de, 669, 670

cilios sensoriales en, 924-925, *924*
clasificación de, 633, 636t, 669
colonias de, 669
como organismos ectotérmicos, 836
como vectores de enfermedades de plantas, 507
comunicación entre, 669, 670
control de plagas e, 621, 817-818
de tundra, 1221
depredación por plantas carnívoras de, 739-741, *741*
enfermedades transmitidas por, 670-671
era de los insectos, 461
especies en peligro de, 1253t
evolución de, 669; alas, 404
excreción en, 669, 1038
fósiles de, 667-669
músculos para vuelo en, 848-849, 858
ojos: visión en colores por, 787
orígenes de, 456t, 457, 458
parásitos. *Vea* insectos parásitos
planos corporales en, 669
plantas polinizadas por, 670, 787
regulación del desarrollo en, 1060, *1061*, 1074
regulación endocrina en, 1060, *1061*
reproducción de, 1162
sentido del olfato en, 787
sistema circulatorio en, 939, *939*
sistema nervioso en, *884*
sistema respiratorio en, *939*
sociales, 1138, 1139, 1141-1142
vuelo en, 669-670, 848-849
y cultivos, 670
y humanos, 670-671
Vea también hormigas; abejas; escarabajos; mariposas; moscas; saltamontes; polillas; cucarachas; *y especies específicas*
insectos carroñeros: comensalismo e, 1184
insectos escama (se alimentan de savia), 668t, 670
insectos parásitos: larvas de la mosca de la fruta, 435-436, *435*
insectos sociales, 1138, 1139, 1141-1142
comensalismo e, 1184
inseminación artificial en, *1094*, 1251
inseminación intrauterina, *1094*
inserciones de bases en los cromosomas: mutaciones por, 301-303
instinto, 1128
insulina, 1054, 1062t, 1068, 1075
en señalización de células, 135-136, 138-139, *139*
y energía metabólica, 1029
genéticamente modificada (IGM), 339
afección por mal funcionamiento. *Vea* diabetes mellitus
producción/secreción de: trasplantes de células madre para, 374
integración de. *Vea* integración nerviosa, intensidad, *869*, 914
recepción de, 912, *913*
respuesta(s) a, 4; procesos nerviosos, 861-862, *861*
integración en señalización neuronal. *Vea* integración neuronal
integración neural (integración sensorial), 861, 877-878, *877*, 912, *913*
integración sensorial. *Vea* integración nerviosa
integradores (en sistemas de retroalimentación), 834
integrinas, 102, *102*, 114, *114*, 147
integumentos (de óvulos), 583, *583*, 587, 790
inteligencia
de cefalópodos/octópodos, 656, 884
genes que afectan la, 361
Vea también aprendizaje
intensidad (de sonido, volumen), 922
interacción de genes : y fenotipos, 257-258, *257*, *258*
interacciones de van der Waals, 36, 57
sustancias restrictivas, 111
interacciones depredador-presa, 1180, 1193
intercambio de cationes, 773, *773*, 779
intercambio gaseoso
adaptaciones de los organismos para, en agua/en aire, 994, 1009
en anfibios, 692-693, 996
en animales, 993-1010
en aracnoides, 665
en artrópodos, 662, 663t, 665, 666
en aves, 998, 999
en cnidarios, 644
en crustáceos, 666, 939
en el sistema respiratorio de mamíferos, 1001-1004, *1002*
en equinodermos, 678
en esponjas, 642
en gusanos planarios, 649, 938
en hojas, 562, 733-734
en lombrices de tierra, 658
en peces cartilaginosos, 688
en peces óseos, 996, *997*
en reptiles, 997
en salamandras, 996
por difusión, 642, 644, 649, 692-693, 993, 996
Vea también respiración; sistema(s) respiratorio(s)
intercepción de señales químicas, 134-135
intercinesis (en meiosis), 231
interdependencias de plantas con flores y animales, 594, 595-596
interfase (en el ciclo celular), 217, *218*, *227*, *228*, 255
interferonas, 967, 968
interferonas tipo I, 968
interferonas tipo II, 968
interleucinas 1, 968
interleucinas 2, 974
interleucinas 12, 968
interleucinas, 968, 973, 974
interneuronas (neuronas de asociación), 861, 878, 884, *890*, 916
en la retina, 930, *931*
interacciones hidrofóbicas, 38, 48-49
en polipéptidos, 65, *66*
internodos (en tallos), *710*, 750, *751*
interorreceptores o interoceptores, 914
interpretación de experimentos científicos, 19
interruptores moleculares, 141, 148
intestino delgado, *1016*, *1020*
partes y digestión en, 1020-1021, 1022t
valor pH, 165
intestino grueso, *1016*, 1023
intestinos: recubrimiento celular de los, 128
intracelulares; *y receptores específicos*
intrones (secuencias no codificada), 292, 298, 319
escisión o separación de, 292, 298
ubicación de, 329
invaginación (plegamiento) de membrana plasmática, *1111*, 1113
inversiones en segmentos de cromosomas, 355, *355*
invertebrados
clasificación de, *635*, 636-637t
endosimbiontes en, 545, 554
epitelio en, 843
evolución de, 446-447, 456t, *635*
extinción de, 456t
fotorreceptores en, 927-928
mantenimiento del equilibrio en, 916, 918-919, *918*, 934
marinos, 834
músculos en, 828, 848
órganos excretores en, 649, 669, 1036-1038, *1037*, *1038*,1049
osmorregulación y excreción en, 649, 669, 1036-1038
partenogénesis en, 530, 1109, 1141
respuestas inmunes en, 964-965, 989
sistema(s) nervioso(s) en, 883-884
sistemas digestivos en, 1015-1016
sistemas endocrinos en, 1060, *1061*, 1074
sistemas esqueléticos en, 844-845
tejidos musculares en, 828
Wolbachia en, 530
Vea también anélidos (gusanos segmentados); arácnidos; artrópodos; bivalvos; ciempiés; cefalópodos; chitones; cnidarios; crustáceos; ctenóforos; equinodermos; platelmintos; trematodos; gastrópodos; insectos; cordados invertebrados; lofoforados; milípedos; moluscos; nematodos (gusanos redondos); nemertinos; rotíferos; esponjas;tenias; trilobites
invertebrados cordados, 681-683
Vea también lanceolados; tunicados
invertebrados marinos, 834
investigación asistida por computadora, 67
investigación biológica: hongos usados en, 620-621, 624
investigación de células madre, 22, 374
investigación médica: evolución e, 392
inviabilidad de embriones híbridos, 430, *431*
inviabilidad híbrida, 430, *431*
inyección de gammaglobulina para inmunidad pasiva, 982
iones, 34-35
funciones en el cuerpo de los, 42, 164
Vea también iones de calcio; iones hidrógeno; iones hidróxido
iones de amonio, 40, 42
iones de bicarbonato: transporte de dióxido de carbono como,1004
iones de calcio
como cofactores, 164
como segundos mensajeros, 146, 776, 900
y contracción muscular, 115, 852
y potenciación a largo plazo, 900
y transmisión por sinapsis, 875
iones de cloro, 34-35
iones de cloruro: y apertura de estomas, 735, *736*
Vea también canales de cloruro
iones de hidrógeno, 40, 42
concentraciones de, 41
iones de malato: y apertura de estomas, 735
iones de nitrato, 42
iones de potasio
secreción de, 1045
y abertura de estomas, 735, *736*
Vea también canales de potasio
iones de sodio. *Vea* canales de sodio
iones hidronio, 40
iones hidróxido, 40, 42
iones poliatómicos, 35
ionización de agua, 40
ionona, 926
iris, *798*
inviabilidad de híbrido, 430, *431*
iris (del ojo), 928, 929, *930*
irrigación en la agricultura: desarrollo de, 478
Ischnura (libélula), *668*
Isla Daphne Major: pinzones de las Galápagos en, 419
Islandia: efecto fundador y cuellos de botella en, 417
islas
en términos ecológicos, 1246
especiación alopátrica en, 432
especies invasivas en, 1247-1248
tendencias evolutivas de mamíferos, 476
zonas adaptativas en, 441
Islas de Cabo Verde: observaciones de Darwin en, 401
Islas Galápagos
colonización de, 432
iguana rosada, *481*
observaciones de Darwin en, 393-394, 401
pájaro bobo de patas azules, *426*
pinzones, 395, 396, 406, 419, *419*, 420
pinzones de Darwin, 1179-1180, *1180*
islas hawaianas: colonización de, 432
Islas Pribiloff: regulación ecológica en, 1187
islotes de Langerhans, 1067-1068, *1069*
isobutano, *47*
isocitrato, *181*
isoleucina, 61, *63*
isomerasas, 164t
isómeros, 48, *49*, 71
isómeros geométricos, 48, *49*
isómeros estructurales, 48, *49*
isopentano, *47*
isópodos, 663t, 667
Isoptera (orden), 668t
isótopos, 29-30, *29*, 31
isótopos de carbono: huellas en Groenlandia, 451
Vea también carbono 12; carbono 14
isótopos de hidrógeno, 29
isótopos radiactivos: y cadenas alimentarias, 1202
IsRM (Imágenes de resonancia magnética funcionales, 882-883
IsSRS (inhibidores selectivos de la recaptación de serotonina), 875, 906t
istmo de Panamá, 1238
iteroparidad, 1162, 1170
Ivanowsky, Dimitri, 501

Jacob, François, 309, 310
jaguar *(Panthera onca)*, 26
Japón: demografía humana en, 1167
Jeffersonia diphylla (flor de hoja gemela)*, 592*
Jenner, Edward, 981
jerarquía de categorías taxonómicas, 11, 483
jerarquía de dominancia femenina, 1139-1140, 1143
jerarquía de dominancia masculina, 1139-1140, 1142
jerarquías de dominancia, 1139-1140, 1150
Jerne, Niels, 978-979
jirafas, 704t
Johanson, Donald, 473
judío errante *(Zebrina pendula)*, *732*
jugo gástrico
pH del, 41t, *41*
secreción del, 1018-1019, 1023
Junggar Basin, 698

Kalanchoe (madre de miles), 798, *799*
Kenia: tasa de natalidad en, 1168t
Khorana, H. Gobind, 287
kilocaloría(s), 155, 1024
kilojoules, 155
King, Thomas J., 372
kiwi (ave), 16, *17*, 404
Koch, Robert, 532
Kohler, Georges, 979
Kornberg, Roger, 289
Krakatoa: sucesión primaria en, 1190-1191
Krebs, Hans, 177
krummholz, 1220
kwashiorkor, 1031, *1031*

la luz, como señal de migración, 1135-1136
labios mayores, 1088, *1088*
labios menores, 1088, *1088*
laberinto (oído interno), 919, *919*
laca de los insectos escama, 670
laca, en insectos, 670
Laccaria bicolor, 771
lactato. *Vea* ácido láctico
lactación, 1062, 1089
lácteos (capilares linfáticos), 1023
lactoferrina, *341*
lactosa, 53.
metabolismo de, en *E. coli*, 309-312
lagartija lava *(Tropiduris)*, *1014*
lagartijas
características, 686t, 695t
clasificación de, *694*
como ectotérmicos, 695, 836, *837*
nichos ecológicos, 1176
orígenes de, 457, 458, 459
y poblaciones de arañas, 1160, *1161*
Vea también iguanas
lagartos, 686t, *694*, 695t, 697, 916
lagunas, en condrocitos, 828, *829*, 847
Lagomorpha (orden), 704t
Laguncularia racemosa (manglar blanco), *769*
Lago Tanganika: cíclidos, 421-422, *422*

Lago Victoria: cíclidos, 436-437, *436*, *437*, 441
lagos, 1229-1231, *1229*, *1230*, 1239
Lake Superior, (Lago Superior) Canadá: fósiles en sus orillas, 452, 455
Lamarck, Jean Baptiste de, 393, 408
lamela media, 102, *102*, 738
lamelas, 828
lámina nuclear, 86-88
Laminaria, *550*
láminas (de hongos), 612, *614*, *616*
lamprea del Pacífico *(Eptatretus stouti)*, *685*
lampreas, 685, 686, 686t, *687*, 1184
clasificación, *684*, *685*
Lampropeltis triangulum elapsoides (serpiente rey escarlata),*1182*
lancetas (anfioxos), 637t, 680, 682, *682*, 705
clasificación/filogenia, *680*, 683, *684*
segmentación radial en, 1111
vs. peces, 682
langostas, 663t, 667, *667*
langostas espinosas *(Panulirus* sp.), *628*, *667*
Laos: demografía humana en, 1167
lapas, 654
Laretia acaulis (plantas cojín de enfermera), *1174*
laringe, 999
Larus argentatus (gaviota argéntea), 1163-1164, *1164*
larva de nauplio, 666
larva trocófora, 634, 648, 654, *654*, 657
larva velíger, 654
larvas, 376, 627, *628*
de crustáceos, 666, 667
de *Drosophila*, 376, *378*
de equinodermos, 676
de esponjas, 641, 642-643
de gasterópodos (velíger), 654
de insectos, 669, 670
de lancetas, 682
de plánulas, 646
de ranas y sapos (renacuajos), 692
de tunicados, 681, *681*
larvas de la mosca de la fruta *(Rhagoletis pomonella)*, 435-436, *435*
larvas de las moscas de la fruta, 435-436, *435*
larvas de la mosca de la manzana , 435-436
latencia, 709
de bacterias, 520
de plantas perennes, 709
de rotíferos, 660
de semillas, 791-793, 796-797, 811, 812
de tumores, 831
latido, 948-949
iniciación de, 949, *949*
Vea también frecuencia cardiaca
Latimeria chalumnae (pez de aletas lobuladas), *691*
Latrodectus mactans (araña viuda negra), *665*, *666*
Laufs, Patrick, *731*
Laurasia, *401*
Leakey, Louis, *465*
Leakey, Mary, *465*, 473
Leakey, Meave, *465*, 473
leche. *Vea* leche de pecho; leche de vaca
leche de pecho, 1089
leche de vaca: pH, *41*
lechos y arrecifes con algas: productividad, 1201t
lechuga marina *(Ulva)*, *553*
lecitina, *58*
legislación ambiental: Acta de Especies Amenazadas (AEA),
Leeuwenhoek, Antonie van, 77, 517
legumbre (fruta simple), *792*, 793
leguminosas, *684*
mutualismo en, 1183, 1194
y bacterias rizobiales: mutualismo, 528t, 531, 771-772, *771*
lejía: valor pH, *41*
lemming o topo siberiano marrón *(Lemmus trimucronatus)*, *1159*
lemmings siberiano o topo, 1159, *1159*
lemmings siberiano o topo de collar (roedor), 1159
Lemmus trimucronatus (lemming o topo siberiano marrón), *1159*
lémures, 467, *467*, 704t, *704*
mano y pie, *466*
homólogos marsupiales, *702*
lengua horquillada de serpientes, 697
lengua: lengua horquillada de serpientes, 697
lente (del ojo), 927, 928, *929*, *930*
lenticela, 750, *750*
leñosas, 767, *768*
en tallos: de eudicotiledóneas herbáceas, 745, *746*; de plantas leñosas, 746, *748*, *749*
y crecimiento secundario: en raíces, 767, *768*; en tallos, 746-750, *748*, *749*
león *(Panthera leo)*, *13*
familias, 1137, 1141
comportamiento reproductivo, *1079*, 1141, 1143
Leonardo da Vinci, 392
leones marinos, 704t
Lepas fascicularis (percebes cuello de ganso), *666*
Lepidodendron, *573*
Lepidoptera (orden), 668t
Lepidosauria (superorden), 695t
Lepidosiren paradoxus (pez pulmonado de Sudamérica), *691*
Lepisma saccharina (pececito de plata), *668*
lepra (enfermedad de Hansen), 533t
causa de, 529t, 533t
leptina: y metabolismo energético, 1029, 1030
Leptinotarsa decemlineata (escarabajo de la papa de Colorado), *668*
Leptonicteris curasoae (murciélago hocicudo de Curazao), *786*
Leptospermum laevigatum (árbol de té australiano), *786*
lesiones necróticas, 817, *817*
letargo, 837
leucina, 61, 62
leucemia, 942-943
causas de, 352, 361-362
leucocitos. *Vea* células blancas de la sangre
leucocitos agranulares, *941*, 942, 942t
leucocitos granulares, *941*, 942, 942t
leucoplastos, 97
levadura de cerveza. *Vea Saccharomyces cerevisiae*
levadura de pan. *Vea Saccharomyces cerevisiae*
levaduras, 188, 602-603, *603*, 611
ADN, 267t
aplicaciones biológicas, 620-621
del cervecero/panadero. *Vea Saccharomyces cerevisiae*
fermentación por, 188-189
proteínas de andamiaje en, 147
reproducción en, 603, *603*, 612
Levan, Albert, 348
levantamiento geológico, 1204, 1207
Lewis, Edward B., 376
Lewis, G. N., 32
ley de difusión de Fick, 1003
ley de las presiones parciales (Ley de Dalton), 1002-1003
ley de Sterling del corazón, 951
leyes de termodinámica, 155-156, 158, 169
lianas, 1227
liasas, 164t
libélulas, 670
libélulas, *56*, *457*, 668t
libélulas, 668t, *668*
liberación de virus de las células, 506, *506*, 511
liberador (estímulo signo): para patrón de comportamiento, 1130
licopodios, *573*, *576*
lidocaína, 867
liebres, 704t
ligadura de trompas, 1099t, *1100*, 1101
ligamentos, *826*, 828, 848
ligandos, 126, 138
ligasas, 164t
ligasa del ADN, 274t, 275, 324
ligasas de ADN, 274t, 275, 324, 327
lignina, 564-565, 619, 714
lilas (*Lilium*), *784*
lilas marinas, 455, 678, 678t
Limenitis archippus (mariposa virrey), 1183, *1183*
limpiador de horno: valor pH, *41*
Limulus polyphemus (cangrejo herradura), 665
linajes celulares
de *C. elegans*, 382, *383*
de vertebrados, *371*
Lindblad-Toh, Kerstin, *491*
línea arbórea, 1220
línea lateral de los peces (órgano), 688, 915t, 919, *919*, 934
línea primitiva en el embrión, 1113-1114
línea Z, 850, *851*
líneas epifisarias, 847
líneas genéticamente puras, 238-239
linfa, 828, 956
flujo de la, 957
linfedema. *Vea* edema
linfocitos, *941*, *942*, 942t, 965
en respuestas inmunes específicas, 971-973
Vea también células B; células T
linfoma de Burkitt: causa de, 508t
linfoma difuso de células grandes B, 338
linfomas
linfoma de Burkitt, 508t
linfoma difuso de células grandes, 338
Linnaeus, Carolus, 11, 427, 483
lipasa, 164
lipasa lipoproteína, 1025
fosfolipasa C, 145, *145*
pancreática, 1021, 1022
lipasa lipoproteína, 1025
lipasa pancreática, 1021, 1022
lípidos, 56-60, 70t, 71
anfipático, 58-59, 107
carbohidratos y. *Vea* glucolípidos o glicolípidos
como mediadores químicos, 59-60
como moléculas hidrofóbicas o hidrófobas, 56
componentes de los, 50–51
digestión de, 1022, 1022t
en enfermedad de Tay-Sachs, 360
en membranas celulares. *Vea* fosfolípidos
función de los, 70t
glicolípidos, 55, *110*
lípidos de membrana, 110-111
peroxisomas y, 94
rendimiento de energía, 187
requerimientos nutricionales, 1024–1026
síntesis de, 89, 94
transporte/metabolismo de, 90
Vea también carotenoides; grasas; fosfolípidos; esteroides; triacilgliceroles
lípidos anfipáticos, 58-59, 107
lípidos de membrana, 110-111
lipoproteínas, 1025
alta densidad (LsADs), 938, 1025
baja densidad. *Vea* lipoproteínas de baja densidad (LsBD)
lipoproteínas de alta densidad (LPsAD), 938, 1025
lipoproteínas de baja densidad (LsBD), 125, 1025
importación de, 125-127, *126*
y enfermedad cardiovascular, 959, 1025
liposomas: y difusión de la glucosa, 121
líquenes, 554, 602, 617-619, *619*, 624, 1204
líquenes crustáceos, 618, *619*
líquenes foliosos, 618, *619*
líquenes fruticulosos, 618, *619*
Liquidambar styraciflua (liquidámbar), *730*
líquido sinovial, 848
líquidos: movimiento molecular en, 116
lirio-mariposa de la Península del Tiburón, 1245
lirios acuáticos *(Nymphaea)*, 594, *597*, 598, 734
lisina, 61, 63
lisina/receptora de lisina, 430
lisosomas (sacos membranosos), *85*, 90t, 93, *93*, 103, *547*, 942
en endocitosis, 125, *125*, 126-127, *126*
fiebre y, 969
formación de los, 91
en enfermedad de Tay-Sachs, 360
lisosomas primarios, 93, *93*
lisosomas secundarios, 93, *93*
lisozima, 164, 966
Lithobius (ciempiés), 665
litosfera, 6
lixiviación de minerales del suelo(s), 774, 775
llamadas
de animales, 1138
de aves, 700, 1138
llamas, 1238
lluvia: precipitación ácida, 1247
lluvia. *Vea* precipitación
lobo de mar. *Vea* pez lobo del Atlántico
lobo de Tasmania *(Thylacinus)*, *702*
lobo gris, 1186
y el perro doméstico, 491, *491*
lobos, 427, 704t, *704*
comunicación olfativa, 1139
corredor de hábitat para los, 1251
cuidado de los cachorros, 1144
homólogos o contrapartes marsupiales, *702*
jaurías de caza, 1137
lobo de Tasmania, *702*
lobo gris, 1186; y el perro doméstico, 491, *491*
lóbulo(s) frontal(es), 892, *892*, *894*, *897*
lóbulo(s) occipital(es), 892, *892*, *894*
lóbulo(s) temporal(es), 892, *892*, *894*, *897*
lóbulo(s) parietal(es), 892, *892*, *894*
lóbulos olfatorios, *887*
lóbulos ópticos, 886t, *887*, 888
loci. *Vea* loci de genes o génicos
loci de un gen , 242, *242*
alelos múltiples en , 256-257
frecuencia de entrecruzamiento entre genes ligados, 250, 250t
locomoción (movimiento), 4
adaptaciones para, 630, 843
caminar apoyándose en los nudillos, 470
de amebas, 4, 76-77, 100, 555
de anélidos, 656-657
de cefalópodos, 656
de células de cáncer, 100
de equinodermos, 679
de esponjas, 641
de los neutrófilos hacia las bacterias patógenas, 148
de procariotas, 82, 520-521
de protistas, 538, *538*; apicomplejos, 545; ciliados, 547; diatomeas, 549; dinoflagelados, 545
deslizamiento celular, 100
locus S, 784
lofoforados, 658-660, 673
atributos/características, 636t, 671t
clasificación, *635*, 636t, 659-660
lofóforo, 634, 636t, 648
lofotrocozoa (Lophotrochozoa), 634, 648-660, 672
atributos/características, 636t, 671t
clasificación, 635, 636t
Vea también anélidos; platelmintos; lofoforados; moluscos; nemertinos; rotíferos
Lohmann, Kenneth, 1136
lombrices de tierra, 656-657, 656t, *656*, 657-658, 1079
atributos/características, 636t, 671t
anatomía interna, *657*
clasificación, 633, 636t
"corazones", 939
en suelos, 774-775, *774*
hemoglobina, 658, 940
ingestión, 1013
metanefridios en, 657, *657*
secreciones epiteliales, 843
sistema circulatorio, 658, 939, *940*
sistema/tracto digestivo, 658, *1015*

Lomo, T. J., 899
longitud de onda, 194, *194*
Lorenz, Konrad, 1132
Loris (primates), 467
loto sagrado *(Nelumbo nucifera)*, 183, 793
loto. *Vea* loto sagrado
Loxiodes bailleui (palilla), *15*
Loxosceles reclusa (araña violinista o reclusa), 666
LPBD o LDLs. *Vea* lipoproteínas de baja densidad
LPsAD o HDL, gen receptor de lipoproteínas de alta densidad, 938
LPsAD o HDLs (lipoproteínas de alta densidad), 938, 1025
Lucy. *Vea Ausralopithecus afarensis*
lucha por la existencia: y selección natural, 14, 394, 395
Lumbricus terrestres (lombriz de tierra), 657-658, *657*
lumen del RE, 89, *91*
síntesis de proteínas en el, 113, *113*
lumen tilacoidal, 96, *96*, 195, *196*, 202, *202*
lumen: lumen del tilacoide o tilacoidal, 96, *96*, 195, *196*
Vea también lumen del retículo endoplasmático
LUREs, 789
Lutjanus kasmira (pargo de franja azul), *1155*
luz
en el extremo rojo del espectro visible/rojo lejano, 814-815, 816
en la fotosíntesis, 194-195
fotones, 194, *195*
receptores de. *Vea* fotorreceptores
y apertura de los estomas, 735, *736*, 741-742
y desarrollo de plantas, 813-817
y enzimas, 209
y florecimiento, 813-814, *814*, 819
y germinación, 796, 816
Vea también luz azul; luz roja; luz solar
luz azul: y apertura de los estomas, 735, *736*, 741-742
luz roja, 814, 816
luz roja lejana (730 nm), 814-815, 816
luz solar
competencia de plantas por la, 815-816
y niveles de fitocromo, 815
Vea también ritmos circadianos; luz; radiación ultravioleta
luz visible, 194, *194*
y fotosíntesis, 194; espectro de acción, 197, *197*
Vea también luz; luz solar
Lycaenops (terapsidos), *701*
Lycopodium, 572, 573
Lyell, Charles, 394
Lyon, Mary, 255
Lystrosaurus, 402

macacos, 469, 470
MacArthur, Robert, 1179
machos
cuidado de las crías, 1144-1145, *1145*
determinación del sexo en, 251-252
enfermedades genéticas de liga X en, 253-254, 354-355
genes ligados al X como equidad en cifras con hembras y, 254-255, *254*
hemicigotos en, 253
MacKinnon, Roderick, 115
MacLeod, Colin M., 265, 267t
McAullife, Katherine, 1149
McCarty, Maclyn, 265, 267t
McClintock, Barbara, 303
Macrocystis (pylifera), 550, *550*
macroevolución, 392, 439-443, 444
probabilidad en, 397
Vea también evolución; especiación
macrófagos, 127, 825, 942, *963*, 966-967, *967*, 972, 973
bacterias vs. 966-967
en la respuesta inflamatoria, 969, *970-971*
microglia, *864*, 865, 874
secreciones de, 968, 973
y factor de necrosis tumoral, 968
macromoléculas, 7, 47, 51, 71, 135
origen y, 446
Vea también ácidos nucleicos; polímeros; proteínas; receptores
macronúcleo en ciliados, 547, *547*
macronutrientes de las plantas, 775-776, 776t
Macropus giganteus (canguro gris oriental), *702*
Macrotus californicus (murciélago de nariz de hoja de California), *911*
madera de balsa (árbol de balsa), 751
madera de primavera, *749*, 751
madera de verano, *749*, 751
madera petrificada, *399*
madera (tejido leñoso), 102, 595, *720*
anillos anuales. *Vea* anillos de los árboles
como digerida por termitas/cucarachas, 543
contenido de celulosa, 54
términos asociados con, 750-751
Vea también xilema secundario
maderas blandas, 751
maderas duras, árboles frondosos de, 750
madre de miles *(Kalanchoe)*, *798, 799*
madreperla, 655
madre sustituta, *1094*, 1251
maduración de la fruta: etileno y, 810-811, *811*
magnesio, 1028t
como cofactor, 164
función en organismos/plantas, 27t, 776, 776t
modelo de Bohr, *28*
magnificación biológica, 1202, *1202*
Magnolia grandiflora, *597*
magnólidas, *597*, 598
maíz: transposones en, *303*
Vea también maíz
maíz *(Zea mays)*
ADN, 267t
clasificación, 483t
crecimiento de semillas, *797*
genéticamente modificado (GM), 342-343, *342*
gravitropismo en, *804*
hojas, *733*
raíces, 767
tallo, *747*
Malacostraca (clase), 663t
malaria (paludismo), 546, 1184
causa de (parásito), 338, 546. *Vea también Plasmodium*
cambio climático y, 1258
métodos de control, 621
y anemia de glóbulos rojos falciformes, 359, 421; distribución geográfica, *421*
malato, *181*
descarboxilación de, 207, 208, *208*
"malezas resistentes", 343
malnutrición, 1013
deficiencia proteínica, 1031, *1031*
desnutrición, 1030-1031
y obesidad, 1030
maltasa, 1021
Malthus, Thomas, 394, 1166
maltosa, 53, *54*, 209, 1021
malva de la India, 1179
Mammalia (clase), 11
mamíferos, 834
adaptaciones a la vida terrestre, 629, 700-701
Antiguedad de los Mamíferos, 461-462
atributos/características de los, 489-490, 491-492, 686t, 700, 706
buceo de los mamíferos acuáticos, 1006-1007, *1007*
caracteres compartidos, 489-490, 491-492, *497*
cerebro, 700, *887*, 888
ciclos estrales, 1093
clasificación de los, *684, 694, 701*
clivaje o segmentación de embriones, 1109
clonación de los, 373, *374*
como endotermos, 700, 836-837
comunicación y feromonas en los, 1139
corazón, 946, *947*, 1116
cuidado parental por, 1144-1145
derivados de la piel, 843
desarrollo de los, 384-386
determinación del sexo en, 251-253, *252*
especies en peligro, 1253t
evolución de, 456t, 462, 466, 700-701, *701*; en islas, *476*
extinción de grandes mamíferos, 456t, 462
fertilización en, 1108
grupos: órdenes, 704t; subclases, 701-703, 706
hipótesis de tener/dar a luz a un ser vivo en, 17-18
huesos del oído medio, 489, 490, 491-492, *497*, 700
impronta en, 1132
mantenimiento del equilibrio en, 919-920, *921*, *922*
marsupiales, 401
modelo de desarrollo de: en un ratón, 384-386
monotremas, 401
oído interno, 919-920, *920*
origen, 456t
osmorregulación y excreción en, 1039-1040, *1040*
pelo. *Vea* pelo
piel (células epiteliales), 127
placentarios. *Vea* mamíferos placentarios
proteína de andamiaje en, 147
pulmones, 995
radiación adaptativa de, 441, 462, 701
reproducción en: regulación de, 150
sistema circulatorio de los, 946, *947*
sistema respiratorio. *Vea* sistema respiratorio de mamíferos
sistema urinario. *Vea* sistema urinario
sistemas de órganos en, 830, *832-833*
y relojes biológicos, 1135
y reptiles. *Vea* amniotas
mamíferos adaptados para el buceo, 1006-1007, *1007*
mamíferos con bolsa ventral. *Vea* marsupiales
mamíferos con pezuñas pares: ballenas y, 405-406, *407*
mamíferos placentarios (euterianos), 401, 466, 686t, *701*, 703, *703*
evolución de, 702-703
grupos (órdenes), 704t, *704*
homólogos o contrapartes marsupiales, 702–703, *702*
mamíferos que ponen huevos (monotremas), 401
manadas (de leones), 1137, 1141
manantiales de agua caliente: Yellowstone National Park, *39*, 165, *165*; especies nativas, 165, *165*, 330
Vea también chimeneas hidrotermales
mancha del sur, 331, *333*
manchas oculares, *544*, 649, *649*, *660*, 927, *928*
manatíes, 545, 704t, *704*
mandíbulas
evolución de, 681, *684*, *687*; cladogramas en, 494, *495*
de serpientes, 697
mandíbulas (de crustáceos), 666
mandioca o yuca *(Manihot esculenta)*, *761*
manejo de conservación: evolución y, 392
manejo de los ecosistemas, 1214
manganeso, 1028t
función en organismos/plantas, 27t, 776, 776t
manglar blanco *(Laguncularia racemosa)*, *769*
manglar rojo *(Rhizophora mangle)*, *1232*
manglares: neumatóforos (raíces adaptadas para la respiración), 767, *769*
mangosta, suricata africana, 1148, 1149
Manihot esculenta (mandioca), *761*
Manis crassicaudata (pangolín), 403, *404*
mano(s)
adaptaciones de primates, 466, *466*
formación de, 381-383
mantenimiento de equilibrio
en invertebrados, 916, 918-919, *918*, 934
en vertebrados, 916, 919-920, *920*, 934
manto: de moluscos, 652, 654
manto de la Tierra, 402
mapas de ligamiento genético, 251
mapeo
de cromosomas, *347*
de genes, 250-251, *251*, 310
Vea también secuenciación del ADN
mapeo de cromosomas, *347*
mapeo genético, 250-251, *251*, 310
MAPs (microtúbulos asociados a proteínas) estructurales, 97
maquinaria de transcripción general, *318*
máquinas/técnicas automatizadas de secuenciación del ADN, 333, 335
impresión de resultados, 335
Maquis o maquia (vegetación), 1223
marañas (ovillos) neurofibrilares, 874, *874*
marcapasos artificial, 949
marcapasos natural, 857, 946, 949, *949*
marcas de radiación UV en las flores, 787
Marchantia polymorpha (hepática común), 567, *569*
Marchantia, propágulos en copas, *569*, 570
marco de lectura del mensaje genético, 287
mareas rojas, 545, *545*, 1230
mareas, 1232
mareos, 920
margaritas de mar, 678
marihuana, 906t, 1181
mariposa cola de golondrina o mariposa tigre, del este *(Pterurus glaucas)*, *786*
mariposa monarca *(Danaus plexippus)*, 343-344, 1135
mimetismo en, 1182, 1183, *1183*
orugas, 1181, *1181*
mariposa virrey *(Limenitis archippus)*, 1183, *1183*
mariposas, 668t, 669
calentamiento muscular, 849
cola de golondrina o mariposa tigre (del este), *786*
mimetismo en, 1182, 1183, *1183*
pelos sensoriales, 924
Vea también mariposa monarca
marismas, 1232
marismas costeros, 1232
Marrella splendens, fósil 457
marsopas, 704t, 1148
Vea también delfines
marsupiales, 401, 686t, 701, *701*, 702-703, *702*, 1238
radiación adaptativa, 702-703
homólogos euterianos, 702-703, *702*
marsupio (bolsa), 702
masa, 29n2, 155
masa molecular, 31-32
masa atómica, 29
masa celular interna (embrioblasto), 1118, *1119*, 1121
masa molecular (de un compuesto), 31-32
masa visceral (de moluscos), 652
mastectomía, 957
mastocitos: en la respuesta inflamatoria, 969, *970-971*
materia, 27, 155
ciclos de. *Vea* ciclos biogeoquímicos
Vea también estados de la materia
materia blanca
cerebelo, 888, 891t, 893
médula espinal, 889, *890*
materia gris
cerebro, 888, 891t, 893
médula espinal
material genético
ADN como, 264-265, *266*, 271, 279
en fagos, 265, *266*
proteína considerada como, 264
material hereditario. *Vea* material genético
material pericentriolar, 219-220

matorral, 1223
matorral de semidesiertos, productividad, 1201t
matorrales *mallee*, 1223
matorrales: productividad, 1201t
matriz. *Vea* matriz extracelular; matriz mitocondrial
matriz extracelular (MEC), 74, 102, *102*
anclaje de células a la, 114, *114*
matriz mitocondrial, 95, *95*, *182*, 184, *184*, *185*, 187
Matthaei, Heinrich, 287
maxilas (de crustáceos/langostas), 666, 667
maxilípedos (de langostas), 667, *667*
máximo transporte tubular (mtt), 1045
Mayr, Ernst, 396, 427
MDMA, 3,4-metilendioxianfetamina) o tenamfetamina 907t
MEC. *Vea* matriz extracelular
mecanismos de tiempo, 1134-1135, 1135
mecanismos homeostáticos, 3, 834-835, 839-840, *839*
sistema amortiguador de la sangre, 42
mecanismos internos para medir el tiempo, 1135
mecanorreceptores, 914, 915t, 916-924, 934
de la gravedad, 916, 918-919, *918*, 919-920, *920*
del movimiento de agua, 919, *919*
del movimiento de músculos, 918, *918*
del sonido, 920-924, *923*
del tacto, 916-917, *917*
Medawar, Sir Peter, 506
medicamentos anti-ansiedad, 875, 906t
medicamentos antirrechazo, 989
medicamentos antisicóticos, 906*t*
medicamentos antivirales, 512
medicamentos para la fertilidad: y nacimientos múltiples, 1121
medicina (práctica médica)
evolución de, 392
hongos utilizados en, 620-621, 624
radioisótopos utilizados en, 29-30
sanguijuelas utilizadas en, *658, 659*
medicinas: productos proteínicos genéticamente modificados, 339-340
Vea también medicamentos
médula (en eudicotiledóneas herbáceas), 745-746, *746*, *748*
médula (órgano del cerebro), 886, 886t, *887*, 891t, *893*
regulación de la respiración, 1004
médula adrenal o suprarrenal, 1071-1072, *1071*
hormonas, 1054, 1062t, 1071, 1075. *Vea* también epinefrina;
reacción de alarma (respuesta de estrés), 148, 1071-1072, *1072*
médula amarilla, 828, 847, *848*
médula espinal, *856*, 886, 886t, 889-891, *890*, *894*, 908
desarrollo en vertebrados primitivos, 1115-1116
lesiones, 891
tejido de, *860*
médula ósea, 828, 847, *848*
desarrollo de linfocitos en, 972
médula renal, 1040, *1041, 1046, 1047*
médula renal. *Vea* renal, médula
médula roja, 828, 847, *848*
médula suprarrenal. *Vea* adrenal, médula
médula. *Vea* médula ósea
medusa Carabela portuguesa *(Physalia physalis)*, 644, *644*, 645
medusa urticante/medusa cubo, 645-646
medusas (escifozoos, Scyphozoa), *643*, 644t, 645
fósiles, *399*
red nerviosa, 883
origen, 455
Vea también medusa de caja
medusas cono. *Vea* ctenóforos
medusas cubo (avispas de mar), 645-646
medusas venenosas, 645-646
MEE(microscopio electrónico de escaneo), 79, *80*
megafósiles, 578-579
megáfilos, 571
evolución de, 571, *572*
Megaptera novaeangliae (ballena jorobada), *703*, *704*
megasporangios (de plantas heterosporas), 576, *578*
Vea también óvulos
megasporas (de plantas heterosporas), 576, *578*
de coníferas, 586-587, *586*
de plantas con flores, 592, 783
megasporocitos (de heterosporas), 576, *578*
de coníferas, 586, *586*
de plantas con flores, 592, 783
meiosis, 214, 227-233, *232*, 234, 241
cuerpo polar, 233, 352
después de citoquinesis, 229, 231
divisiones. *Vea* meiosis I; meiosis II
en hongos, *604*
entrecruzamiento en, 230, 231, *231*, 250, *251*
híbridos estériles por problemas durante, 430
no disyunción en la, 352, *353*, 366
recombinación genética y variación durante la, 230, 231
vs. mitosis, 227, 231–233, 234
y cruzamientos monohíbridos, 243, *243*
y distribución independiente, 246, *246*
meiosis I, 227, *228-229*, 230-231
meiosis II, 227, 228-*229*, 231
mejillones, 655
en ecosistemas de chimeneas hidrotermales, 1209
en zona intermareal rocosa, 1232
mejillón cebra, 1247, *1248*
melanina, 843, 844
melanoma, maligno, 844
melanopsina, 930
melatonina, 895, 1054, 1062t, 1073, 1135
melaza de mohos oídios, 601, 611, 622
memantina, 874
membrana basal, 822, *825*
membrana de filtración, 1044, *1044*
membrana de nailon, *328*, 331
membrana epitelial, 823
membrana mitocondrial externa, 95, *95*
membrana mitocondrial interna, 95, *95*
cadena de transporte de electrones en, 175, 177-184, *182*, *185*
gradiente de protones a través de la, 183-184, *183*
membrana neuronal
despolarización/repolarización de, 867-870, *870*, *871*, 875
hiperpolarización de, 867, 875-877
períodos refractarios, 869
permeabilidad, 866, *866*
polarización de la, 865
potencial (voltaje entre). *Vea* potencial de membrana; potencial en reposo
membrana nitrocelulosa, *328*, 331
membrana plasmática (de células eucariotas), 3, 75, 76, *83, 84, 85*, 90t, *92*, *102*, 103, 130
canales iónicos a través de. *Vea* canales iónicos
como bicapa de lípidos. *Vea* bicapa(s) lipídica
como estructuras polarizadas, 121, 865
depresiones revestidas , 126, *126*
despolarización/repolarización de, 867-870, *870*, *871*, 875
en endocitosis, 125, *126*, 127
en exocitosis, 92, 123-124, *124*, 127
estructura de, 107-114, *108*, *109*, *110*
experimento de fusión humano-ratón, 109-110, *109*
fluidez de, 109-111, *109*
gradientes a través de. *Vea* gradientes de concentración; gradientes eléctricos
hiperpolarización de, 867, 875-877
microvellosidades. *Vea* microvellosidades
modelos de, 108-109, *108*
penetración de virus en , 505, *506*, 508, *510*
permeabilidad de, 115
proteínas asociadas con. *Vea* proteínas de membranas
transporte a través de. *Vea* transporte a través de membranas celulares
voltaje en. *Vea* potencial de membrana
membrana plasmática (de células procariotas), 3, 75, 76, 81-82, *82*, 519, *519*, *520*
gradiente de protones a través de, 175, 183-184, *183*, *184*
respiración aeróbica en, 174, 177
membrana pleural, 1001
membrana serosa, 823
membrana tilacoidal o membrana del tilacoide, 96-97, *96*, 195, *196*
gradiente de protones a través de, 201, 202-203
membranas
de nitrocelulosa/membranas de nailon, *328*, 331
extraembrionarias, 693
permeabilidad. *Vea* permeabilidad de membranas
Vea también membranas de células (m. celulares); membranas de plasma (m. plasmáticas)
membranas biológicas. *Vea* membranas
membranas celulares, 59, 75, 77, 82-83, 86, 89, 103, 106-123
componentes de, 107. *Vea también* fosfolípidos
de cloroplastos, 96-97. *Vea también* membrana tilacoide
de vacuolas, *93*
difusión a través de las, 116-121
en las mitocondrias. *Vea* membranas mitocondriales
enzimas en, 82, 89
estructura de. *Vea* bicapa lipídica
fluidez de, 109-111, *109*
formación de vesículas, 111
funciones de, 107
fusión de. *Vea* fusión de membrana
lípidos en. *Vea* fosfolípidos
membranas del retículo endoplasmático (RE), 89
membranas internas, 74
modelos, 108-109, *108*
permeabilidad de, 115
proteínas asociadas con. *Vea* proteínas de membrana
sistema de endomembranas, 83, *83, 84, 85*, 107
transporte a través de. *Vea* transporte a través de las membranas celulares
Vea también membrana plasmática
membranas de cloroplastos: enzimas en, 114-115
membranas del RE, 89
membranas extraembrionarias, 693
membranas mitocondriales, 95, *95*
enzimas en, 114-115
Vea también membrana mitocondrial interna
memoria
consolidación y almacenamiento de, 899-900
corto y largo plazo, 899-900
de cefalópodos/octópodos, 656, 884
de planarias, 649
formación de, 899
y aprendizaje, 899-900
Vea también memoria inmunológica
Mendel, Gregor, 214, 239, 395
experimentos de reproducción, 237-238, 238-241, 240t, *240*, 245
principios de la herencia. *Vea* principios de la herencia de Mendel
meninges, 888-889, *889*
meningitis, *889*
menopausia, 1093
mensajeros retrógradas, 875
mensajeros/mediadores químicos; lípidos como, 59-60
menstruación, 1087
meristema apical de la raíz, 719, *719*, 721, *721*, *722*, 723
meristemo apical de un brote, 719, *720*, *721*
meristemos, 718-720, 726
laterales, 719-720
Vea también meristemos apicales
memoria declarativa, 899
memoria explícita, 899
memoria de corto plazo, 899, 900
memoria de largo plazo, 899-900
expresión génica y, 900
memoria de procedimiento (procedural), 899
memoria implícita, 899
memoria inmunológica, 964, 965, 990
e inmunidad a largo plazo, 979-982, *981*
meristemos apicales, 578, 719, *719*, *720*
meristemos apicales de brotes, 719, *720*, *721*
meristemos apicales de raíz, 719, *719*, 721, *721*, *722*, *723*
meristemos laterales, 719-720, 746
Vea también cámbium del corcho; cámbium vascular
merostomas (Merostoma), 663t, 664, 665
MEs (microscopios electrónicos), 79, *80*, 108, 502
Meselson, Mathew, 267t, 271-272, *272*
mesencéfalo, 886t, *886*, 888
mesencéfalo, 886, 886t, *886*, 888, 891t, *893*
mesencéfalo (cerebro medio), 886, 886t, *886*
mesodermo, 632
en desarrollo animal, 1113, *1114*, 1115t, 1116
somitos , 683, 1116
mesófilo esponjoso, *196*, *731*, 732
mesoglea (en cnidarios), *643*, 644, 645, *645*
mesohilo (en esponjas), 642
mesófilo (en hojas), 195, *196*, *207*, *731*, 732
mesófilo en empalizada, *196*, *731*, 732
mesosaurios, 459-460
Mesosaurus, *402*
MET (microscopia electrónica de transmisión), 79, 80
metabolismo, 3, 8, 156, 1024
controles. *Vea* enzimas
de aminoácidos, 187, 358
de grasas, 1025, *1025*
errores congénitos de…, *283*, 358
glucosa y, 53
origen, 449-450, *450*
y energía, 156-159
y regulación del metabolismo energético, 1029-1030
metabolismo ácido de las crasuláceas (MAC) vía, 207-208
metabolismo energético: regulación de, 1029-1030
metacualona, 907t
metacualona o quaaludes (sedante), 907t
metafase
en meiosis. *Vea* metafase I; metafase II
en mitosis, *219*, 220-221, *221*
metafase I (meiosis), 229, 231, *241*, *246*
metafase II (meiosis), 228, 231, *241*, *246*
metáfisis, 847, *848*
metagenoma, 335
metales pesados: y cadenas alimenticias o alimentarias, 1202
metalotioneína, 341
metamorfosis, 627
en anfibios, 692
en insectos, 376, 669, 670, *670*
metamorfosis completa, 669
metamorfosis incompleta, 669
metanefridios
en anélidos/lombrices de tierra, 657, *657*, 1037-1038, *1037*
en moluscos, 652, 655, *655*, 1037
metano
enlace covalente, 33, 34, *34*, 48
forma molecular, 33-34, *34*, 48
metanógenos, 485, 486t, 527, 528t, *528*
metapoblaciones, 1153, 1164-1165, 1171
metarteriolas, 945, *945*

metástasis, 387, 831, *831*
Metaterios (subclase), 701
Vea también marsupiales
metazoa. *Vea* animales
metencéfalo, 886, 886t, *886*
meteoritos. *Vea* impactos de objetos extraterrestres en la Tierra
Methanococcus jannaschii, 485
Methanosarcina mazei, *13*
Methanospirillum hungatii, 528t, *528*
metilación de ADN: e inactivación de genes, 316
metionina, 61, *63*, 294-295
método científico, 15-16, 24
hipótesis en, 15, 17-18, 19-20
predicciones con base en, 15, 18-19, 20
método del ritmo (de control natal), 1098, 1099t
método enzimático de terminación de cadena (método Sanger, secuenciación del ADN), 333-335, *334*, 345
métodos anticonceptivos moleculares, 1101
métodos de control natal, 1098-1101, 1099t
Vea también métodos específicos
métodos de estudio, 77-81, 103
métodos para tomar imágenes
Imágenes por resonancia magnética (IsRM funcionales, 882-883
escaneos PET, 874
metotrexato, 1101
Metriorrhynchus rhipidus (escarabajo narigudo australiano lícido), *786*
México
demografía humana en, 1166, *1166*, 1167
tasa de fertilidad en, 1168
tasas de natalidad y mortalidad, 1166, *1166*
mezcla de aguas en primavera (y variación de temperatura de un lago), 1230, *1230*
miARNs (microARNs), 299t, 300, *300*
micelio primario, 612, *616*
micelio secundario, 612, *616*
micelios
de hongos, *602*, 603, *603*, *604*; primarios/secundarios, 612, *616*
de moho del agua, 548, *548*
micobacterias, 529t
micoplasmas, 529t
micorrizas arbusculares, 609, *611*
micorrizas (relaciones micorrizales), 607, 609-611, *611*, 612, 617, *618*, 624, 770-771, *770*
micorrizas: mutualismo y, 1184, 1194
micotoxinas, 621
Micrasterias thomasiana, *542*
microARN simple (miARNs), 299t, 300, *300*
microbiota (microflora), 532
microclimas, 1213
microencefalia, 476
microevolución, 392, 415-420, 424
en acción: enlace antígeno-anticuerpo como, 978
especiación alopátrica y, 432
por apareamiento o emparejamiento no aleatorio, 415-416, *415*, 424
por deriva génica, 416-417
por flujo de genes o flujo génico, 417
por mutación, 416
por selección natural, 417-420
probabilidad vs., 396-397, 443
microfibrilla. *Vea* microfibrilla de celulosa
microfibrillas de celulosa, 714
y alargamiento/expansión celular, 721-722, 723
microfilamentos (filamentos de actina), *74*, 90t, 99-101, *101*, *102*
en citoquinesis, 222
ensamble de, 148
y anclaje (de células), 114, *114*
Vea también filamentos de actina (microfilamentos)
microfilos, 571
evolución de, *572*
microflora (microbiota), 532
microfósiles, 451-452
microglia, *864*, 865
en enfermedad de Alzheimer, 874
micrografías: fotomicrografías, *74*, 75, *78*, 79, 80t
micrografías ópticas o de luz (MSL), 77
Micrographia (Hooke), 77
microhábitats, 1186
micromanipuladores para estudio de cromosomas, 221
micronúcleos en ciliados, 547, *547*
micronutrientes para las plantas, 775, 776, 776t
Microraptor gui, 461, *461*, 697-698
microscopia, 78-79, *78*
microscopia de fluorescencia, 79, *98*; confocal, *74*, *78*, 79
microscopia de contraste por interferencia diferencial, 78-79, *78*, 382
microscopia de efecto túnel, 27
microscopia electrónica de crio-fractura, *88*, *112*, 113
microscopia de campo brillante, 78, *78*
microscopia de campo oscuro, 78, *78*
microscopia de contraste por interferencia diferencial , 78-79, *78*, 382
microscopia de fluorescencia, 79, *98*
confocal, *74*, *78*, 79
microscopia de Nomarski, 78-79, *78*, 382
microscopio compuesto, 77
microscopio de contraste de fases, 78-79, *78*, *80*
microscopio de fluorescencia confocal, *74*, *78*, 79
microscopio de túnel de escaneo (MTE), 27
microscopio electrónico de escaneo (MEE), 79, *80*
microscopio electrónico de transmisión (MET), 79, *80*
microscopios, 77-79, 80, 214
microscopios electrónicos (MEs), 79, *80*, 108, 502
microscopios ópticos o de luz (MsL), 77-79, *80*, 214
microsferas, 449, *449*
microsporangios (de plantas heterosporas), 576, *578*
de coníferas, 586, *586*
de plantas con flores, 593, *593*
microsporas (de plantas heterosporas), 576, *578*
de coníferas, 586, *586*
de plantas con flores, 593, *593*, 784
granos de polen como evolucionados desde, 595
microsporidia, 605, 609, 624
aplicaciones, para el control de plagas, 621
clasificación, 609
infección por, *611*
microsporocitos (de plantas heterosporas), 576, *578*
de coníferas, 586, *586*
de plantas con flores, 593, *593*, 784
microtúbulos
complejo apical, 546
de coanoflagelados, 558, *558*
de pinocitosis, 125, *125*
de vellosidades intestinales, 1020-1021, *1020*
en cilios y flagelos, 98-99; arreglo 9 + 2, 99, *100*, 919;
microvellosidades (de la membrana plasmática), 76,100-101
en la división celular, 98; meiosis, *228-229*, 230; mitosis, 218-220, *218-219*, *220*, 220-221, *221*, *222*
y axópodos, *551*, 552
microtúbulos astrales, 220-221, *221*, 230
microtúbulos cinetocoros, 220-221, *221*, *222*
microtúbulos del huso (en mitosis), 220-221, *220*, *221*, *222*
microtúbulos polares, 220-221, *221*, *222*
Micrurus fulvius fulvius (serpiente coral del este), *1182*
mielencéfalo, 886, 886t, *886*
mielina, 862, 865
Miescher, Friedrich, 68, 267t
migración
de aves, 700, 916
de humanos alrededor del mundo, 477, *477*
de tortugas marinas, 916
regulación del comportamiento animal y, 1134-1135, 1150
ritmos biológicos y fisiología, 1135-1136, 1150
y equilibrio genético, 414
y flujo génico, 417
Vea también radiación adaptativa
milenrama *(Achillea millefolium*), 422-423, *423*
Millenium Ecosystem Assessment report (Reporte de Evaluación de los ecosistemas del milenio), 1243
Miller, Stanley, 448
milpiés, 457, 663t, 664, *665*
comensalismo y, 1184
Milstein, Cesar, 979
mimetismo
mimetismo de Bates (mimetismo batesiano), 1182, *1182*, 1183
mimetismo de Müller 1182, 1183, *1183*
Vea también coloración críptica
mimetismo de Bates (batesiano), 1182, *1182*, 1183
mimetismo de Müller, 1182, 1183, *1183*
mimetismo molecular, 986
Mimivirus, 502, 512, 513
Mimulus cardinalis, *788*, 789
Mimulus lewissi, *788*, 789
minerales
estudios nutricionales de, 776, *777*
lixiviación de, en el suelo, 774, 775
nutrientes, 1026-1027, 1028t; de las plantas, 775-776, 776t
valor(es) del pH del suelo y la disponibilidad de, 775
Vea también trazas de elementos
mineralocorticoides, 1062t, 1072, 1073
minería marina, 1236
Mirabilis jalapa (don Diego de noche), 255-256, *256*
Mirounga angustirostris. *Vea* elefante marino
Misumena vatia (araña cangrejo amarilla), 1180, *1181*
Mitchell, Peter, 183
mitocondria, 74, 83, *83*, *84*, *85*, 90t, *91*, 94-96, *94*, *95*, 104, 404
ADN en. *Vea* ADN mitocondrial
cloroplastos y, 209
de hongos, 605
división de, 222
en espermatozoides, 1081
en músculos de insectos voladores, 849
evolución de, 94, 454, *454*, 539
radicales libres en la, 96
respiración aeróbica, 174, *174*, 177-185
síntesis de ATP en, 95, 123
tamaño de, *76*
y apoptosis, 96, 383
mitosis, 213-214, 217-222, *218-219*, *232*, 234
citoquinesis después de, *219*, 222, 223, *223*
en el ciclo celular, 217, *217*
no disyunción en, 352
vs. meiosis, 227, 231-233, 234
mitosis, *219*, 221, *222*
conjuntos: doble (diploide) vs. sencillo (haploide), 227
estructura/organización, 214-215, *216*; y expresión génica, 315, 321
no disociación de, 352; en meiosis, 352, *353*, 366
no homólogas, *242*; alelos en, 245-246
número de. *Vea* número de cromosomas
separación de, *228*, *229*, 231-241, *241*
sexo. *Vea* cromosomas sexuales
variación entre especies, 215-216
mixedema, 1067
mixopterigio o gonopodios (en aleta pelviana), 688
moco, 55, 92
en la fibrosis cística, 359, *360*
respuesta inmune en el, 966
modelado
de muerte celular programada (apoptosis), 21
de las interacciones proteínicas, 21, 22
modelo ABC (para explicar el desarrollo de flores), 386
modelo de mosaico fluido (membranas celulares), 108-109, *108*, 130
modelo de evolución de equilibrio puntuado, 438-439, 444
modelo de evolución de gradualismo filético, 439, *439*, 444
modelo de Davson-Danielli (membranas celulares), 108-109, *108*
modelo de emparedado de las membranas celulares. *Vea* modelo de Davson-Danielli
modelo individualista de comunidades, 1192, *1193*, 1194
modelo de filamento deslizante, 852, *853*, *854*
modelo de flujo de presión, 756-757, *757*, *759*
modelo de tensión-cohesión en el transporte de agua, 754-756, *755*, 759
modelo de transpiración-cohesión en el transporte de agua, 754-756, *755*
modelo del mundo del ARN, 450-451, 463
modelo fuera de África, 476-477, 479
modelo organísmico de comunidades, 1192, *1193*, 1194
modelo RAO (Origen africano reciente de los humanos modernos), 476-477
modelos
de átomos. *Vea* modelos de Bohr
de poblaciones, 1156
para probar hipótesis, 18
Vea también organismos modelo
modelos de Bohr (de elementos), 28, *28*
modelos de ratón
en desórdenes genéticos/enfermedades, 351, 356, 359, 360-361, *366*
en el desarrollo de mamíferos, 384-386
en estudios de inmunodeficiencia, 984
modelos matemáticos: de tamaño de población, 1156
modificación molecular. *Vea* ingeniería genética
moho azul del pan. *Vea Penicillium*
moho del agua del tizón, 549
moho del pan, 603
azul. *Vea Penicillium*
negro, 607-609, *610*
rosa o-anaranjado. *Vea Neurospora*
moho negro del pan *(Rhizopus stolonifer)*, 607-609, *610*
moho rosa-naranja del pan. *Vea Neurospora*
mohos de fango (mucilaginosos), 542t, 555-558
clasificación, 485, *541*
Vea también células del moho de fango (mucilaginosos); mohos plasmodiales
mohos del agua, 539, 542t, 544, 548-549, *548*, 559
clasificación de, 485, *541*, 548
mohos marrones o pardos, 611
mohos mucilaginosos, 222, 542t, 555-556, *559*
clasificación, *541*
mohos: hongos, 531, 603, 611; en alimentos/edificios, 621-622. *Vea también* moho del pan
Vea también mohos mucilaginosos; moho del agua
Mola mola (pez luna marino), *440*, 690
molares, 1017, *1017*
molécula de hidrógeno: enlace covalente, *33*
molécula de oxígeno: enlace covalente, 33
moléculas, 6, 31
ARN como la primera molécula de información, 450
enlaces o puentes de hidrógeno entre, *36*

formas, 33-34, *34*, 48. *Vea también* conformación de proteínas
señalización. *Vea* moléculas de señalización
grandes. *Vea* macromoléculas
interacciones de luz con, 194-195, *195*
molécula del ADN, 6, *8*
moléculas polares, 34, *34*, 38
moléculas reguladoras, 223-224
movimiento de, en estados de la materia, *116*
no polares. *Vea* no polares, moléculas
moléculas aceptadoras, en reacciones redox, 161, *161*, 162
moléculas biológicas. *Vea* moléculas orgánicas
moléculas circulares de ADN, 273, 275
Vea también plásmidos
moléculas coestimuladoras, 973
moléculas de adhesión celular, 106
molécula(s) de ADN, 88, 214, 267, 273
en células eucariotas vs. procariotas, 273, 521
Vea también plásmidos
moléculas de ARN, *282*
detección de, 331
evolución de, 629
moléculas de señal (señalizadoras). *Vea* moléculas de señalización
moléculas de señalización extracelular quinasa (EQR 1 y EQR 2), 148, *150*
moléculas de señalización intracelular, 141
moléculas de señalización/proteínas, 135-136, 136-137, *136*, *137*, 138, *138*, 151, 406
citocinas, 968, 969
como interruptores moleculares, 141
en la regulación del metabolismo energético, 1029
en plantas, *571*, 817-818
moléculas coestimuladoras, 973
moléculas de señalización intracelulares, 141
primeros mensajeros, 143, 1059, *1059*
segundos mensajeros, 143-146, *143*, *144*, *145*, 152, 1059-1060, *1059* señal extracelular quinasa (EQR 1 y EQR 2), 148, *150*
y genes, 147
Vea también AMP cíclico; hormonas; reguladores locales; neurotransmisores
moléculas lineales de ADN (con extremos libres), 273, 277
moléculas no polares, 57
interacciones de van der Waals, 36, *57*, 111
permeabilidad de membranas a, 115
moléculas orgánicas (moléculas biológicas), 47-51, *47*
energía en, 154
formación de, 446, 448-449, *448*, 453, 463
formas de, 48
funciones de, 193
funciones, 208-209
grandes. *Vea* macromoléculas
grupos funcionales en, 49-51, *50*, 71; en aminoácidos, 60-61
identificación de, 69, 70t
síntesis de. *Vea* fotosíntesis
moléculas polares, 34, *34*, 38
impermeabilidad de membranas a, 115
moléculas reguladoras, 223-224
molibdeno: función en organismos/plantas, 27t, 776, 776t
molleja
en aves, 700
en lombrices de tierra, *657*, 658, *1015*
Mollusca (filo), 652, 653t
molusco cebra *(Dreissena polymorpha)*, *1247*, *1248*
moluscos, 648, 652-656, *653*, 673
atributos/características, 636t, 652, 653t, 671t
clasificación de, 633, *635*, 636t
clivaje o segmentación en espiral en, 1109
conchas (exoesqueletos), 845
corazón de, 939, *939*
evolución de, 652
metanefridios en, 652, 655, *655*, 1037
órganos/sistemas de órganos en, 652-654
planos del cuerpo, *653*
sistema circulatorio en, 939, *939*
Vea también bivalvos; cefalópodos; chitones; gasterópodos
Monilinia fruticola, *622*
mono de cara blanca *(Cebus capucinus)*, *468*
Mono lake, Lago Mono (California): valor pH, *41*
mono Rhesus, 470, 1140
monofosfato de adenosina. *Vea* AMP
monogamia sexual, 1144
monoacilgliceroles (monoglicéridos), 57, 71
autoensamblaje de, 1023
digestión de grasas/lípidos a, 1022, 1022t
monocitos, *941*, 942, 942t, 966, *971*, *972*
monocotiledóneas (monocotiledóneas herbáceas), 590, *590*, 599
características, 590t
endosperma, 594
estructura de hojas, *590*, 732-733, *733*
estructura de raíces, 766-767, *767*, 778
estructura de tallos, 746, *747*, 758
evolución de, *597*
sistema de raíces o radicular, 762, *762*
Vea también monocotiledóneas leñosas
monocotiledóneas semejantes a madera, 746
Vea también palmas Monod, Jacques, 309, 310
monogamia, 1139, 1144
monogamia social, 1144
Monogenea (clase), 648, 648t
Vea también tremátodos
monoglicéridos. *Vea* monoacilgliceroles
monómeros, 51, *51*, 71
mononucleótido de flavina (MNF), 180
monosacáridos, 52-53, *52*, *53*, *54*, 70t, 71
digestión de carbohidratos a, 1021, 1022t
Vea también fructuosa; glucosa; ribosa
monos araña, *466*, 468
monos del Nuevo Mundo, *467*, 468-469, *468*
monos del Viejo Mundo, *467*, 468, *468*, 469
monos, *467*, 468-469, *468*, 704t
mono Rhesus, 470, 1140
monosomía, 352
monosomías/trisomías autosómicas, 352
monotremas, 401, 686t, 701-702, *701*, 1238
monóxido de carbono, 873t, 875
Montañas de la Sierra Nevada, 1245
Montañas Mackenzie (Canadá): depósitos de fósiles, 455
montañas: árboles y plantas en, 1220
Montastrea cavernosa: coral, *643*
monte de venus, 1088, *1088*
Monte Waialeale (Hawai), 1212
morel amarillo, 611, 620, *620*
morfina, 875, 906t
morfogénesis, 370, 724, 726, 1107, 1124
morfógenos, 379
Morgan, Thomas Hunt, 247-249
morsas, 704t
mortalidad, 1156, 1170
peso al nacer y, 418-419, *419*
de la población humana, 1166
Vea también muerte(s)
mórula, 1109
Morus capensis (alcatraces del Cabo), *1155*
MOs (micrografías ópticas o de luz), 77
MOs (microscopios ópticos o de luz), 77-79, *80*, 214
mosca. *Vea* moscas; moscas de la fruta
mosca de la fruta del Mediterráneo, (*Ceratitis capitata*), 929
moscas
características de, 663t
como polinizadores, 787
de la fruta, *668*
efemerópteros, 669
expresión del gen luciferasa en plantas de tabaco, *288*
larvas y moscas de la fruta: en el espino y manzano , 435-436, *435*
moscas domésticas, 668t
pelos sensoriales, 924
Vea también moscas de la fruta
moscas azules
contracción de músculos para volar, 849
pelos sensoriales, 924
moscas de la fruta *(Drosophila)*, 668t
capacidad reproductiva, 670
compensación de dosis en, 254-255
D. melanogaster. Vea Drosophila melanogaster
D. persimilis, 428, *431*
D. pseudoobscura, 428, *431*
D. subobscura, 396, *397*
moscas domésticas, 668t
moscas negras, 1229
mosquitos, 668t, 669, 915
adaptaciones, 1014
cambio climático y salud humana, 1258
mosquito *Anopheles*, 546, 621
reproducción de, 1162
tamaño poblacional, 1161
motilidad, 1015
movimiento. *Vea* movilidad; locomoción
movimiento, 4
de las proteínas de membrana, 109-110, *109*
de los fosfolípidos, 109, *109*
en los apicomplejos, 545
por acción de la auxina, 807-808, *808*
y receptores del movimiento de agua, 919, *919*
y receptores del movimiento muscular, 918, *918*
Vea también locomoción; transporte; tropismos
movimiento circadiano del sueño en hojas, 816
movimiento de fuerza: en contracción muscular, 852, *854*
movimiento molecular (en estados de la materia), 116
movimientos de cabeza: mantenimiento del equilibrio durante, 920, *921*, *922*
movimientos fetales, 1120
MPA o AMP (monofosfato de adenosina o adenosina monofosfato): y DPA o ADP, 160
Vea también MPA o AMP cíclico
MPA cíclico (monofosfato cíclico de adenosina/ MPAc), 68-69, *69*
activación de proteínas quinasas, 167-168, 1059-1060
como segundo mensajero, 143-145, *143*, 900
de moho mulaginosos, 135, 557-558
inactivación de, 143, *144*, 149-150
neurotransmisores y, 148, 875
síntesis de, 143, *144*, 148, *151*
y PAC (proteína activadora de catabolito), 312
y canales iónicos, 148
MPAc. *Vea* MPA cíclico
Mucana holtonii, *788*
mucina, 966
mucosa gástrica, 1019, *1019*
mucosa (membrana mucosa), 823
de tracto digestivo, 1016-1017, *1017*; mucosa gástrica, 1019, *1019*
muda (ecdisis), 634, 661
en artrópodos, 662, 845, *846*; insectos, 669
en *Drosophila*, 376
muérdago, 767
muerte celular
no controlada, 95-96
programada. *Vea* apoptosis
muerte celular programada. *Vea* apoptosis
muerte de células cerebrales: causa de, 96
muerte(s): por cánceres, 831
muestreo de vellosidades coriónicas (MVCVS), 363, *364*, 367, 1118, 1121
mulas, 430, *430*, *431*
Mullis, Kary, 329
Münch, Ernst, 756
murciélago de nariz de hoja de California *(Macrotus californicus)*, *911*
murciélago egipcio de la fruta *(Rousettus aegyptiacus)*, *703*
murciélago hocicudo de Curazao *(Leptonycteris cuarasoae)*, *786*
murciélagos vampiro, 1148
murciélagos, 704t
adaptaciones de los murciélagos para evadir a los predadores, 911
adaptaciones para alimentarse, 1014
clasificación, 490
estructura de alas, 402, *403*
flores polinizadas por, 787-788
murciélago californiano de nariz de hoja, *911*
murciélago egipcio de la fruta, *703*
murciélago hocicudo de Curazao, *786*
sistema de ecolocación, 911
murmullo del corazón, 950
Mus musculus. Vea ratón *(Mus musculus)*
musarañas, 704t, 1132
músculo agonista, 849
músculo antagonista, 849
músculo cardiaco, 828, 830t, *851*, 856-857, *949*
potenciales de acción en, 948
uniones en hendidura del, 129, 136, 856-857, 948
músculo ciliar (del ojo), *929*, *930*
músculo(s) esquelético(s), 828, 830t, 849-856, *849*, *850*, *851*, *853*, 855t, *856*, 858
contracción de. *Vea* contracción muscular
en humanos, 849-856
músculos especializados, 855
potenciales de acción, 948
Vea también células del músculo esquelético (fibras musculares)
músculo(s) liso(s), 828-829, 830t, 856
contracción de, 59, 146
músculos (tejido muscular), 828-829, 830t, 839
agonista/antagonista, 849, *849*
cánceres en los, 831
contracción de. *Vea* contracción muscular
del ojo, 929, *930*
en cordados, 681
en invertebrados, 828, 848
en sistemas digestivos, 685
en vertebrados, 828
especializados, 855
estriaciones en, 828, *830*, *851*
fatiga de los, 189, 855
necesarios para la vida terrestre, 629, 692
para el vuelo en los insectos, 848-849, 858
relajación de, 852
tono muscular, 856
uniones neuromusculares, 856, *856*
Vea también músculo cardiaco; músculo(s) esquelético(s); músculo(s) liso(s)
músculos especializados, 855
músculos intercostales externos, 1002
músculos intercostales internos, 1002
músculos papilares, 948, *948*
músculos para el vuelo, de aves, 699, 855
músculos para el vuelo, de insectos, 848-849, 858
musgo de club , 565, *565*, 566t, 567, 572, *573*, 580
hojas (microfilamentos), 571
origen, 456t, 457
musgo español *(Tillandsia usneoides)*, 567, 1184, *1184*
musgo o liquen de los renos, 567, 618
musgos, 564, 565-567, *565*, 566t, *567*
ciclo vital, 566-567, *568*, 580
organismo modelo, 570, *571*
plantas mal llamadas como, 567, 572
musgos de pantano, 567
musgos hoja de cola gecko*(Uroplatus sikorae)*, 1181, *1182*
mutágenos, 303
mutantes, 369, 724
homeóticos, 380, *380*, 386, *386*, 724, 725
mutación genética. *Vea* mutación(es)
mutación(es), 5, 88, 263, 300-304, 416, 424
capacidad de heredar (heredabilidad), 416

causas de las, 303
cribado de mutagénesis para la búsqueda de, 336
de desarrollo. *Vea* mutaciones de desarrollo
de un solo gen: enfermedades genéticas por, 358-361
desórdenes genéticos/enfermedades genéticas por, 339, 358-361
en células somáticas, 304, 416
en el ADN de las mitocondrias (ADN mitocondrial), 96
en la función del peroxisoma, 94
en proteínas de transporte, 115
envejecimiento y, 96, 1123
enzimas de reparación de mutaciones en el ADN, 277
estabilidad de proteínas en las, 301
mutaciones de *Antennapedia*, 380, *380*
perpetuación de, 273, *273*
por sustituciones en pares de bases, 301, *302*
puntos calientes (de alta actividad) en el ADN de, 303
recesivas, 358
relacionadas con cáncer, 277, 304, 388
tipos, 302, *302*
y equilibrio genético, 414
y frecuencias de alelo (alélicas), 416
y variación, 15, 301, 396, 416
mutaciones del desarrollo, 406, 409
en *C. elegans,* 382
en *D. melanogaster,* 376-377, 380, *380*
mutaciones con cambio del marco de lectura, 301-303, *302*
mutaciones en un solo gen: enfermedades genéticas por, 358-361
mutaciones en *Antennapedia*, 380, *380*
mutaciones: en genes homeóticos, 380, *380*, 381, 406
mutaciones por la sustitución de un par de bases, 301, *302*
mutaciones recesivas, 358
mutaciones silenciosas, 301, *302*
mutaciones sin sentido, 301, *302*
mutaciones somáticas, 304
mutantes reguladores: estudio de, 310-311
mutualismo, 530, 538, 779
en comunidades, 1178t, 1182, 1183-1184, *1183*, 1194
entre hormigas y hongos, 617
entre raíces de leguminosas y bacterias rizobiales, 528t, 531, 771-772, *771*
entre raíces y hongos micorrizales. *Vea* micorrizas
entre rumiantes y bacterias/hongos, 54-55, 530, 615-617
entre termitas y bacterias, 55, 543
liquen como contraejemplo de, 617-618
Vea también endosimbiontes; endosimbiosis
mutualismo facultativo, 1183
mutualismo obligado, 1183
MVC (muestreo de vellosidades coriónicas), 363, *364*, 367, 1118, 1121
Mycobacterium leprae, 533t
Mycobacterium tuberculosis, 533t
Mycteria americana (cigüeña americana), *696*
Myriapoda (subfilo), 663t, 664
Myrmecabius (oso hormiguero), *702*
Myrmecophaga tridactyla. Vea oso hormiguero gigante
Myxini (clase), 685, 686t
Vea también lampreas
Myxotricha paradoxa, 454

N-acetil glucosamina (NAG), 55, 56
nacimiento, 1121
nacimiento (en humanos)
adaptación del neonato después del, 1121, 1123
cifras anuales a nivel mundial, 1098
múltiple, 1121
prematuro, 1120
nacimientos múltiples, 1121
NAD^+ (nicotinamín adenin dinucleótido o dinucleótido de adenina y nicotinamida), 69, 72, 161
en respiración aeróbica, 175, *176*, 177, *179*, *180*
en fermentación, 188, *188*
reducción de, 161-162, *161*
NADH, 69
en respiración aeróbica, 186; formación de acetil CoA, 177, *180*; ciclo del ácido cítrico, 175, 177, *180, 181*; cadena de transporte de electrones, 177, 180, *182*, 184; glicólisis, 175, *176, 179*
NADP (nicotinamida adenina dinucleótido fosfato o fosfato dinucleótido de adenina y nicotinamida, FDAN), 162, 198
Forma reducida del, 200
NADPH+ (forma reducida), 162, 198-199
en fotosíntesis: reacciones de fijación de carbono, 204, *205*, 207, *208*; reacciones de pendientes de la luz, 200, 201-202, *201*
producción de, 200
Nanoarchaeoum, 527
nanoplancton, 551
narinas (fosas nasales): en monos del Viejo Mundo vs. monos del Nuevo Mundo, *468*, 469
natalidad, 1156, 1170
National Human Genome Research Institute (Instituto Nacional de Investigación en el Genoma Humano), 350, 365
naturaleza autocorrectiva de la ciencia, 348, 579
naturaleza y crianza, 260, 1128
nautilus pompilius, de cámaras, 655
navegación de los animales (orientación), 916, 1135-1136, 1150
Neandertales, 475-476, 479
genoma, 331
necrosis, 95-96
néctares (de flores), 787
necton, 1228, 1235, 1239
necton marino, 1235
necturos (Necturus), 692, *995*
Necturus (necturos), 692
Neff, Bryan D., 1144
nefridióporos, 1037, *1037*
nefronas (de riñones), *1041*, 1042-1043, *1042*
nefronas corticales, *1041*, 1042-1043, *1042*
nefronas yustamedulares, *1041*, 1042-1043, *1042*
Neisseria gonorrhoeae, 528t, 533t
Nelumbo nucifera (loto sagrado), 183, 793
nematocistos, 644, *644*
nematodos del suelo, 661
Vea también Caenorhabditis elegans
nematodos (lombrices), 215, 661, *661*, *662*, 673
atributos/características, 636t, 671t
circulación en, 938-939
clasificación de, *635*, 636t
como parásitos de, 661
crecimiento poblacional del urogallo rojo y, 1160
genes de, 314
planos corporales de, *632, 662*, 671t
porcentaje identificado de, 481
Vea también Caenorhabditis elegans
Nematostella vectensis (vea anémona), 630
nemertinos (gusanos aplanadoso gusanos probóscide), 651-652, *652*, 672
atributos/características, 636t, 671t
sistema circulatorio de, 939
clasificación de, *635*, 636t, 652
protonefridios de, 1037
nene (ganso hawaiano), *433*
neocorteza de, 700, 888
neognatos, 699
neón, 31
modelo de Bohr, *28, 30*
neonato (humano), 1121, 1125
neoplasmas, 831
Nepal: tasa de natalidad en, 1168t
nervio neumogástrico o vago, 902, *902*
nervio olfatorio, 926
nervio(s) óptico, 930, *930*, 933, *933*
nervios, 830, 863, *863*, 884
aferentes, 884, *885*, 902, *1115*, 1116
craneales, 684, 885, 902
de doble inervación en órganos, 902, *902*
eferentes, 884, *885*, 902
espinales, 885, 902
nervios aferentes (nervios sensoriales), 884, *885*, 902, *1115*, 1116
nervios craneales, 684, 885, 902
nervios de la espina, 885, 902
nervios eferentes, 884, *885*, 902
nervios motores, *885*, 1116
nervios sensoriales. *Vea* nervios aferentes
neumatóforos (para la respiración de las raíces), *767*, *769*
neumonía, 533t
neuraminidasa, 512
neurobiología, 860
neurogénesis, 861, 862-863
neuroglia, 863
neurohormonas, 1053, 1055, 1060
neuromoduladores, 875
neuronas (células nerviosas), 77, 98, 135, 136, 829-830, *830*, 839, 860, *860*, 862
adrenérgicas, 872
aferentes, 861, 885, 912
asociación entre. *Vea* interneuronas
colinérgicas, 872
cuerpo celular de, 862, *862*, *863*
eferentes, 861-862, 885, 902
en la retina, 930, *931*
en la señalización celular, 135, 136
estructura de, 862, *862*, 878-879
membrana plasmática de. *Vea* membrana neuronal
multipolares, 862, *862*
neuronas motoras (motoneuronas), 861-862
postsinápticas, 872, *876*, 877
presinápticas, 872, *876*
procesos en(extensiones citoplasmáticas). *Vea* axones; dendritas
producción de, 861, 862-863
sensoriales. *Vea* neuronas aferentes
tamaño de, *76*
transmisión de señales/señalización neural a lo largo de, 865-871, *870*, *879*
uniones entre, 129
uniones neuromusculares, 856, *856*
Vea también interneuronas
neuronas adrenérgicas, 872
neuronas aferentes (neuronas sensoriales), 861, *885*, 912
neuronas colinérgicas, 872
neuronas de asociación. *Vea* interneuronas
neuronas eferentes, 861-862, 885, 902
neuronas motoras, 852, 861-862, 885
unidades motoras (motoneuronas), 855-856, *856*
neuronas multipolares, 862, *862*
Vea también neuronas
neuronas post-gangliónicas/nervios, 902, 903, *903*, 904
neuronas post-sinápticas, 872, *876*, 877
adición de la acción de, 877-878, *877*
neuronas pre-ganglionares/nervios, *902*, 903, 903t, 904
neuronas pre-sinápticas, 872, *876*
neuronas sensoriales. *Vea* neuronas aferentes
neuropéptido Y (NPY), 1029
neuropéptidos, 873t, 875, 916, 1054, *1055*
Neurospora (moho rosa-naranja del pan), 251, 283-284, *284*
neurotransmisores, 8, 860, 862, 872, 872-877, 879
efectos excitadores/inhibidores, 875-877
en señalización celular, 136-137, 139, 148
gaseosos, 873t, 875
grupos, estructura y acción, 873t
inactivación de, 875
recaptación de, 875, *904*
receptores de, 860, 875, *876*
segundos mensajeros en , 875
uniones con receptores, 875
y AMPc (monofosfato de adenosina, MPA cíclico), 148
neurotransmisores gaseosos, 873t, 875
neutrones, 27
características de, 29t
neutrófilos, *941*, 942, 942t, 966
en la respuesta inflamatoria, 969, *970-971*
movimiento de, hacia las bacterias patógenas, 148
Newfoundland: depósitos fósiles, 455
Nicolson, Garth, 109, 113
Nicotiana tabacum: tabaco, *94*
nicotina, 907t, 1008
nicho fundamental, 1176, 1193
nicho realizado, 1176, 1193
nichos. *Vea* nichos ecológicos
nichos ecológicos, 441, 821, 1175-1177, *1176*, *1177*, 1193
factores abióticos que influyen sobre, 1177
hábitat y, 1176
nicho fundamental, 1176, 1193
nicho realizado, 1176, 1193
para plantas, 777
recursos limitados, 777, 1176-1177, 1186
y tamaño animal, 821
nieve marina, 1235, 1240
Níger: demografía humana en, 1167
Nigeria: tasa de natalidad en, 1168t
niguas (pulgas rojas), 666
niños
relación entre madre-hijo o niñera-niño, 897
requerimientos hormonales para su crecimiento, 1066
níquel: función en plantas, 776, 776t
Nirenberg, Marshall, 287
nitrato: en la cadena de transporte de electrones (respiración anaeróbica), 187
nitrificación, 525, 531, 1204-1205, *1205*, 1215
nitrificación de arqueobacterias, 531
nitrificación de bacterias, 525
nitrógeno, 29, 31
atmosférico, 1210
electronegatividad, 34
en lípidos, 59
enlace covalente, 33, 33t
función en los organismos/en las plantas, 27t, 775, 776t
isótopo pesado, 271-272
modelo de Bohr, *28*
plantas como fuentes de, 42
y enfermedad por descompresión, 1006
nitrogenasa, 1204
nitroglicerina, 959
nivel de organización celular, 6, 7
nivel del mar: cambio climático y elevación del, 1257, 1258
niveles de energía de los electrones, 30-31, *30*
niveles de energía de los electrones principales, 30, *30*
niveles de organización biológica, 5-6, 7, 23
niveles de organización ecológica, 6, 7, 23
niveles de organización química, 6, 7
niveles tróficos, 1185, *1197*, 1198-1199, 1215
pirámides ecológicas, 1198-1200, *1199*, *1200*, 1215
nociceptores mecánicos, 916
nociceptores (receptores de dolor), 914, 915t, 916, 934
nociceptores térmicos, 916
noción de la herencia mezclada, 240
nodo atrioventricular (nodo AV), 949, *949*
nodo AV (nodo atrioventricular), 949, *949*
nodo de Hensen, 1114
nodo SA (nodo sinoauricular), 946, 949, *949*
nodo sinoatrial (nodo SA), 946, 949, *949*
nodos
en cladogramas, 487, 494
en tallos, *710*, 729, 750, *751*
nodos de Ranvier, 862, *862*, 871, *872*
nodos linfáticos, 956, *956*

nódulos
bacterias fijadoras de nitrógeno, 1204, *1205*
en las raíces con bacterias rizobiales, 771, *774*
nódulos linfáticos, 956
nogal americano, 1190
nombre de especies. *Vea* epíteto específico en botánica
nombre del género (en los nombres científicos), 11, 482
nombres científicos, 11, 482-483
nomenclatura de los organismos, en el sistema binomial, 11, 482-483
nomenclatura, sistema binomial de, 11, 482-483
no disyunción (de cromosomas), 352
en meiosis, 352, *353*, 366
no electrolitos, 42
nopales *(Opuntia)*, *208*
NPY (neuropéptido Y), 1029
norepinefrina, 872-873, 873t, 904, 1054, *1055*, 1062t, 1071
y la frecuencia cardiaca, 951, *952*
norepinefrina gorgojo de la bellota *(Curculio)*, *1014*
nori, algas *552*
norma de reacción, 259, 261
notación de puntos (de Lewis) para símbolos químicos, 32
notocordio, 490, 680, *680*, 682, 686, 1115, *1115*, 1117t, 1118
Nottebohm, Fernando, 863
novedades evolutivas (en fenotipos), 440, 444
adaptaciones de primates, 466, *466*
alas de insectos, 404
plumas, 440, 461
novocaína, 867
NSQ (núcleo supraquiasmático), 1135
nubes de electrones, 30
núcleo atómico, 27
núcleos. *Vea* núcleo
núcleos geniculados laterales, 933, *933*
nucleoide. *Vea* área o región nuclear en células procariotas
nucléolo/nucléolos, *83*, *84*, *85*, *88*, 89
en mitosis, 220, 222
nucleoplasma, 82, *88*
nucleosomas, 214-215, *215*, *216*, 315
nucleótidos, *6*, *8*, 68-69
componentes, 68, 72. *Vea también* bases (bases de nucleótidos)
dideoxinucleótidos, 334
en ADN, 6, *8*, 68, 267, 267t, *267*
en ARN, 68, *69*, 285
nucleótidos de la guanina, 139
polímeros de. *Vea* ácidos nucleicos
Vea también ATP (trifosfato de adenosina); AMP cíclico; GDP (difosfato de guanosina); GTP (trifosfato de guanosina)
nucleótidos de guanina, 139
núcleo accumbens, 905
núcleo de cigoto (en hongos), *604*, 605
anormalidades de cromosomas, 352
clivaje o segmentación del, 627, 633, 637, 1109-1112
de animales, 1106, 1107
humano, 1117-1118
y diferenciación de células, 370
núcleo rojo, 888
núcleo supraquiásmico (NSQ), 894-895, 930, 1135
núcleo/núcleos (en átomos), 27
núcleo/núcleos (en células eucariotas), 3, 74, *83*, *84*, *85*, 86-89, *88*, 90t, 103
en células del saco embrionario, 592-593, *593*
en ciliados, 547, *547*
experimento para remover el núcleo de una ameba, 18-19, *18*
experimentos de transplante de/totipotencia, 372, *373*
funciones del, 90t
núcleo de cigoto (en hongos), *604*, 605
sincronización del ciclo celular del núcleo donador y de la célula huevo, 373
tamaño del, *76*
totipotencia del, 370, *373*
núcleo/núcleos (en el sistema nervioso central, SNC), 863, 888, 894-895
núcleos polares en células del saco embrionario, 592-593, *593*, 783
nudibranquios *(Chromodoris porterae)*, 654, *654*, 1077, *1077*
nudivirus, *513*
nueces , *792*, *793*
nuevas proteínas a partir de la recombinación genética, 298
número atómico, 27-28
número de Avogadro, 32
número haploide de cromosomas, 227
número(s) de cromosomas
anormalidades en, 351-355
diploide vs. haploide, 227
duplicación de
en individuos de padres de especies diferentes, 430
variación entre especies, 215-216
números de cromosomas diploides, 227
números de cromosomas en organismos poliploides, 227
Nurse, Paul, 224
Nüsslein-Volhard, Christine, 376
absorción de, 1013, 1023, 1032
digestión de, 1021-1022, 1022t, 1032
en plantas, 775-776, 776t
en semillas, 583
nutrias, 704t
nutrias marinas, 1187
nutrientes, 1012
reabsorción de (en riñones), 1044-1045
rendimiento de energía, 186-187
requerimientos en la dieta, 1024-1029, 1032
rutas catabólicas de los, *187*, 190
Vea también nutrientes específicos
nutrición, 1012
y evolución humana, 1013
Vea también desnutrición; nutrientes; tipos de nutrición
NuvaRing (anillo contraceptivo), 1099
Nymphaea (ninfeas, lirios acuáticos), 594, *597*, 598, 734
ñu *(Connochaetes taurinus)*, *703*, *1225*

Obelia, 645, *646*
obesidad, 1032
riesgos y causas de, 1030
tratamiento con medicamentos diana, 1030
y diabetes tipo 2
y enfermedad cardiovascular, 960
observaciones en ciencia, 16-17
océano
acidificación del, 1204
actividades humanas y, 1236
acumulación de oxígeno en, 452-453
calentamiento global y, 1256, 1257
contaminantes en el, 1236
elevación del nivel del mar y cambio climático, 1257, 1258
océano mundial, 1211-1212, *1211*
presupuesto mundial o global de carbono, 1204
productividad del, 1201t
Vea también ecosistemas marinos/ambiente marino
Océano Atlántico, 402, 468
corrientes del, 1211, *1211*
riqueza de especies en, 1201
océano global, 1211-1212, *1211*
Océano Pacífico, 1211
corrientes, 1211, *1211*
eventos de ENSO (Oscilación del sur El Niño), 1211-1212
ocelos. *Vea* manchas oculares
octópodos, 655, 656
Odonata (orden), 668t
Oenothera (onagra vespertina), *786*
ofiuroides (Ophiuroidea), 677, *677*, 678t, 679
oídio (hongos muy pequeños), 611, 622
oído humano, *920*
oído interno: aparato vestibular, 919-920, *920*
oídos
aparato vestibular, 919-920, *920*
como requerimiento para la vida terrestre, 692
huesos en el oído medio, 489, 490, 491-492, *497*, 700, 920, 921
oído medio, *920*
sensibilidad, 922
ojo humano, 929-930, *930*
poder de resolución, 79
ojos compuestos, 662, 927-928, *929*
de arañas, 665
imagen producida por, 927-928
ojos (simples), 928-933, 935
adaptaciones de primates, 466
de serpientes, 697
en cefalópodos, 655
en humanos. *Vea* ojo humano
estructura de, 928-929, *930*
poder de acomodación de los, 929, *930*
vestigiales, 404
Vea también ojos compuestos; retina
olfación. *Vea* olfato
olfato, 924, 926, *927*
adaptación del, 926
bulbos olfatorios, *887*, 888, *897*, *927*
en la comunicación animal, 1139
impronta en mamíferos, 1132
proceso de transducción de señales del, 926, *927*
receptores del, 924, 926, *927*
sentido del, 787, 888, 924, 926, *927*
y migración de las tortugas, 1136
y sabor, 926
Vea también receptores olfatorios u olfativos; aroma
Oligochaeta (clase), 656t, 657
Vea también lombrices de tierra
oligodendrocitos, *864*, 865
ommatidia, 662, 927, *929*
omnívoros, 1013, 1198
dientes, *1017*
omóplato (hueso) (escápula), 846, *847*
omóplatos, 846, *847*
Omphalotus olearius (seta del olivo), *614*
On the Origin of Species by Natural Selection (*El origen de las especies por selección natural*, Darwin), 14, 395
ON. *Vea* óxido nítrico
onagra vespertina*(Oenothera)*, *786*
oncogenes, 353, 387, 389
onda de despolarización, 870, *871*
Vea también clima
ondas de radio, 194, *194*
ondas delta, 896, *896*
ondas REM/no REM del cerebro durante sueño, 896, *896*
ondas teta, 896
onicóforos (gusanos de terciopelo), *635*, 636t, 662, *663*
oocito primario, 1085, 1086, *1088*
oocitos, 354
primarios, 1085
secundarios, 1086, *1087*, 1095, *1095*
oogénesis, 233, 1085-1086, *1088*
oogonia
en humanos, 1085
en moho del agua, *548*
oosferas, *548*
oosporas (de moho del agua), 548-549, *548*
Oparin, A. I., 448
opérculo, 689, 996
operón de lactosa (operón lac), *308*, 309-311, *311*, 312
control positivo de, 312, *313*
operón de lactosa. *Vea* operón lac
operón trp (operón tritofano), 311-312, *312*
operones (en bacterias), 309-312, 320
Ophiopholis aculeata (estrella quebradiza), *677*
opiáceos, 875, 906t
opiodes: naurotransmisores, 875
opistocontos, 542t, 554-555, 605, 629
clasificación, *541*, 605
Vea también animales; coanoflagelados; hongos
oportunistas, 532
agentes subvirales como, 513-514
respuestas de las plantas a, 817-818
toxinas de, 533-534
virus de tipo, 506-512, 508t
opsinas, 930
Opuntia (nopal), *208*
orangutanes *(Pongo)*, *467*, 469, 470, *470*
órbitas (de electrones), 30, *30*
hibridización de, 34
órbitas de valencia, 48
órbitas de valencia, 48
orbitales atómicos, 30, *30*
orcas (ballenas asesinas), 1138, 1148, 1180, 1187
órdenes (en taxonomía), 11, 483
oreja de elefante *(Caladium)*, 797
oreja de ratón *(Cerastium arvense)*, *1174*
organismos de uso comercial: secuenciación de genoma, 338
organismos duales. *Vea* líquenes
organismos marinos
conchas de, 1204
extinción en masa, 442, 458
organismos modelo, 347-348, 376-386, *377*, 388-389, 611
Ciona intestinalis (tunicados), 683
en estudios del desarrollo animal, 1107
envejecimiento y expectativa de vida, 1123
genomas, 386, *571*. *Vea también* genoma del ratón
pez globo, 338, *867*
Physcomitrella (musgo), 570, *571*
Vea también Arabidopsis thaliana (berro oreja de ratón, organismo modelo); *Caenorhabditis elegans* (nemátodo); *Dictyostelium discoideum* (moho mucilaginoso); *Drosophila melanogaster* (mosca de la fruta); ratón *(Mus musculus)*; *Neurospora* (moho rosa-naranja del pan); *Saccharomyces cerevisiae* (levadura del cervecero/panadero); pez cebra *(Danio rerio)*
organismos multicelulares, 3, 3, 6
animales como, 821-822
hormonas en, 8
origen de, 446, *635*
Vea también animales; plantas; hongos
organismos que aparecen en, 456t, 457; animales, 628, 685, 687; plantas, 561, 565
organismos transgénicos, 340-343, 345
animales, *323*, 341-342, *341*, 384-385, *385*
cuestiones de seguridad/riesgos, 342-343
plantas, *288*, 342-343, 386, 724
producción de, 373, 384-385, *385*
Vea también clonación
organismos unicelulares, 3, *3*, 74
gigantes: *Acetabularia*, *86*, *86-87*
origen, 446
Vea también procariotas; protozoarios; levaduras
organismos unicelulares. *Vea* organismos unicelulares
organismos, 6, 822, 830
adaptación por. *Vea* adaptación(es)
agua y, 37, 40, 1034
ancestros comunes. *Vea* ancestros comunes
aplicabilidad de los estudios en bacterias/ratas a otros, 26
características de, 2-5
clasificación de. *Vea* clasificación
como sistemas abiertos, 156
crecimiento de. *Vea* crecimiento
desarrollo de. *Vea* desarrollo
funciones de los elementos químicos en, 27t

ideas pre-darwinianas acerca de, 392-393
locomoción de. *Vea* locomoción
modelo. *Vea* organismos modelo
movimiento de. *Vea* movimiento
multicelulares. *Vea* organismos multicelulares
niveles de organización, 6, 7
nomenclatura, 11, 482-483
reproducción por. *Vea* reproducción
respuesta a estímulos, 4
similitudes químicas de, 26
tipos de nutrición. *Vea* tipos de nutrición
tipos de transferencia de energía. *Vea* consumidores; descomponedores; organismos productores
transferencia de energía/flujo de energía a través de, 2, 8-9, 9-10, *9*
unicelulares. *Vea* organismos unicelulares
Vea también especies
organización social de los animales, 1139-1140
órgano de Corti, 921, *923*
órgano en foseta (receptor térmico), 697, *915*
órgano tendinoso de Golgi u órgano de Golgi, 915t, 918, *918*
órgano vomeronasal, 926, 1139
organogénesis, 1115, 1115-1116, 1116, 1125
en el desarrollo humano, 1118, 1120
órganos, 6, 627, 822, 830
desarrollo de. *Vea* organogénesis
innervación dual de, 902, *902*
ingeniería genética de, 339
nivel de organización, 6, 7
Vea también órganos internos; *y órganos específicos*
órganos internos
tejido muscular, 828-829
receptores sensoriales de, 916
Vea también órganos específicos
órganos nefridiales (nefridios), 1037-1038, *1037*, 1049
de dolor, 869, 916; obstrucción o bloqueo, 875
órganos sensoriales, 911-936
de artrópodos, 662, 666
de reptiles, 695
de serpientes, 697
de tiburones, 688
del equilibrio. *Vea* estatocistos
Vea también oídos; ojos; manchas oculares
órganos sexuales. *Vea* gametangia; pene; vagina
orgánulos, 3, 74, 75, 82, 89-97, 90t
división de, 222
sistema de endomembranas y , 83, *83*, *84*, *85*, 107
funciones de los, 90t
estudio de, 79-81
transporte de, en células, 98
Vea también amiloplastos; cloroplastos; retículo endoplasmático; complejo de Golgi; lisosomas; mitocondrias; núcleos/núcleo (en células eucariotas); peroxisomas; membrana plasmática; plastidios; ribosomas
orgasmo, 1097
orientación direccional, 1135, 1150
origen, 453-454, 456t, *526*
las primeras. *Vea* protistas
origen, 453-454, 456t, 526
reproducción. *Vea* ciclos vitales (de eucariotas)
supergrupos, 485, 539-540, *541*, 542t
transferencia de genes en, 487-488
Vea también animales; fungi; plantas; protistas
origen(es) de replicación, 223, 273, *326*
orina
composición de, 1046
esterilidad en, 1046
flujo de, 1040
osmolaridad en, 1045
proceso de producción de, 1043-1046, 1049-1050
regulación de volumen de, 1046-1047, *1048*
Vea también filtrado glomerular
ornamentos en selección de pareja, 1143
Ornithorhynchus anatinus. *Vea* ornitorrinco pico de pato
ornitorrinco pico de pato *(Ornithorhynchus anatinus)*, 17-18, 490, *490*, 701, 702, 1238
ornitorrinco, pico de pato. *Vea* ornitorrinco pico de pato
Orobates pabsti, 446
"oronja mortal" *(Amanita phalloides)*, 620
orquídea polilla *(Phalaenopsis* híbrida), *769*
orquídeas *(Orchidaceae)*
formas de, que atraen a los polinizadores, 788
raíces epífitas, 767, *769*
Orrorin, 472, *473*, 479
Ortho Evra (parche contraceptivo), 1098-1099
Orthoptera (orden), 668t
ortiga de cáñamo *(Galeopsis)*, 435
ortiga marina *(Chrysaora fuscescens)*, *643*
ortomixovirus, 508t
orugas, *670*, 1181
Orycteropus afer (cerdo hormiguero), 403, *404*
ósculo (en esponjas), 641, *642*
osmoconformadores, 1036
osmolaridad, 1035
de sangre y orina, 1045
osmol, unidad de medida, 1035
osmorregulación, 1035
osmorregulación y excreción
en invertebrados, 649, *669*, 1036-1038, 1049
en vertebrados, 1038-1040, 1049; especies de agua dulce, 628, 1038-1039; mamíferos, 1039-1040, *1040*. *Vea también* sistema urinario (en mamíferos)
osmorreguladores, 1036
ósmosis, 117-119, *117*, 131, 754, 1035
Vea también quimiósmosis
oso gris *(Ursus arctos)*, *172*, 1136
oso hormiguero espinoso *(Tachyglossus aculeatus)*, 17, 701-702, *701*
oso hormiguero gigante *(Myrmecophaga tridactyla)*, *404*
homólogos marsupiales, *702*
oso polar *(Ursus maritimus), 703*
osos, 704t, 1136
oso gris, *172*, 1136
Vea también pandas gigantes
osos de agua. *Vea* tardígrados
osos hormigueros, 403, 704t
espinoso, 17, 701-702, *701*
gigantes, *404*; homólogos marsupiales, *702*
osos hormigueros espinosos, 1238
osteoartritis, 848
osteoblastos, 847
osteocitos, 828, *829*, 847
osteoclastos, 847
osteonas, 828, *829*, 847
osteoporosis, 847
ostia, 641, *642*, 662, 939, *939*
ostracodermos, 457, *457*, 685, 687
Vea también lampreas; lampreas marinas
ostras, 655, 1163
otolitos, 920, *921*
ovarios (del pistilo), *591*, 592, *592*, 783, *783*
ovarios (de vertebrados/humanos), *1063*, 1085, *1086*
hormonas, 1062t, 1089t
ovejas, 704t, 1132
clonación de, 373, *374*
como especie invasora en Hawai, 1247-1248
comportamiento social, 1161
mutualismo con bacterias, 54-55, 530
rascadera en, 514
oviductos, 1086, *1086*, *1087*, 1118
corte/bloqueo de, *1100*, 1101
ovinos: rascadera, 514
Ovis canadensis (carnero de las montañas), 419-420, *419*
ovulación, 1086
óvulos (de plantas con semillas), 583, *583*, 584
de coníferas, *583*, 586, *586*
de plantas con flores, *583*, 591-592, *591*, 783, *783*
evolución de, 595, 596-597
óvulos/óvulo. *Vea* huevo(s)
oxoloacetato
en el ciclo del ácido cítrico, 175, 177, 180, *181*
en la fijación de carbono, 207, 208, *208*
oxidación, 37, 161
oxidación beta (oxidación *b*), 187, 1025
óxido nítrico (NO), 873t, 875, 900
en señalización celular, 137, 141
en señalización endocrina, 1056
regulación de la presión sanguínea, 954
óxido nitroso: y cambio climático, 1256, 1256t
óxidos de nitrógeno: producidos por la combustión de combustibles oxirreductasa NADH-ubiquinona, 180, *182*
oxidorreductasas, 164t
oxígeno (O_2), 29, 31
atmosférico, 1210
electronegatividad, 34, 37
en la atmósfera, 447; acumulación, 452-453; producción, 10, 200-201, 209, 452. *Vea también* capa de ozono
en la cadena de transporte de electrones, 180-182
enlace covalente, 32, 33t, *33*, *34*
función en organismos/plantas, 27t, 775, 776t
ley de las presiones parciales, 1003, 1006
modelo de Bohr, *28*
reacción explosiva con hidrógeno, 162-163, *163*
transporte de, en la sangre, 1003-1004, 1009
y germinación, 796
oxihemoglobina, *1003*
oxitocina, 1054, *1055*, 1061-1063, 1062t, *1064*, 1089t
y lactación, 1062, 1089
y parto, 1062, 1096
oxiuros, 661, 1184
ozono, 1259, 1262
y cambio climático, 1256, 1256t
Vea también capa de ozono
ozono estratosférico. *Vea* capa de ozono
P27: fosforilación de, 224
P680 (fotosistema II), 200, *201*, *203*
P700 (fotosistema I), 200, *201*, *203*
PABA (ácido para-aminobenzoico), 168, *168*
PAC (proteína activadora por catabolitos): AMP cíclico y, 312
Pachycereus (cactus cardón), *786*
Pacífico Sur: especies de aves, *1188*
Packer, Craig, 1137
Paedocypris progenetica, 690
págalos de cola larga (aves árticas), 1159
paidomorfosis, 440, *441*, 444, 692
Paine, Robert T., 1185
paisaje de bosque, 1164, *1165*
paisajes, 1164, *1165*, 1171, 1219, 1249, 1261
países altamente desarrollados
demografía humana en, 1167, 1167t, 1171
sobrepoblación de consumo en, 1170, 1171
países desarrollados/en desarrollo
tasa de fertilidad en, 1167-1168, 1168t, 1169
demografía humana en, 1167-1168, 1167t, 1168t, 1171
sobrepoblación humana en, 1171
países menos desarrollados: demografía humana en, 1167
países moderadamente desarrollados: demografía humana en, 1167
pájaro bobo de patas azules, *426*
pájaros azules, 1144
pájaros carpinteros alirrojos, 437, 438
pájaros mieleros, 1248. *Vea también* pájaros mieleros de Hawai
pájaros mieleros de Hawai, 15, *15*, 441, *442*
paleoantropología, 465-466
paleocorteza, 888
paleognatos, 699
paliativos de dolor, 875
palila, pinzón de pico mielero *(Loxiodes bailleui)*, *15*
palma datilera *(Phoenix dactilifera)*, 791-793
palma de coco, 796
palmas marinas *(Postelsia)*, 1233
palmera de agua *(Wolffia microscopica)*, 729
palmera rafia *(Raphia ruffia)*, 729
palmeras (árboles), 462, 746, 767
palmera de coco, 796
palmera datilera, 791-793
palmera rafia, 729
palomas, 1131
palomas mensajeras, *1243*, 1248
Pan paniscus (chimpancé bonobo), *470*
Pan troglodytes. *Vea* chimpancé común
panartrópodos, 662
páncreas, *1016*, 1021, *1021*, *1063*, 1067-1069, *1068*
uniones celulares, 129
hormonas, 61, 1062t, 1067-1068
pancrustácea, 669
panda. *Vea* panda gigante
panda gigante *(Ailuropoda melanoleuca)*, *154*, *1014*
amenazado, 1245, 1251
Pandanus (pino pándano), *769*
pandemia de H1N1, 1, 507
pandemia de influenza H1N1, 1
Panel de expertos sobre el cambio climático (PICC), 1256
Panel intergubernamental de expertos sobre el cambio climático (PICC), 1256
Pangea, 401, *401*, 402
pangolín *(Manis crassicaudata)*, 403, *404*
pantanos
como ecosistemas de humedales, 1231, *1231*
productividad, 1201t
pantanos salados, 1231, *1232*, 1239
Panthera leo. *Vea* león
Panthera onca (jaguar), *26*
Panulirus sp. (langostas espinosas), *628*, 667
papas, 797, *798*
moho del agua en la roya, 549
Papio anubis (papión Anubis), *468*
papiones, 469
comportamiento en la búsqueda de alimento (forrajeo), 1136-1137
papión Anubis, *468*
selección intrasexual, 1142
Papio papio. *Vea* babuinos
papilas gustativas, 925, *925*
papilas renales, 1040, *1041*
Papión oliva *(Papio anubis)*, *468*
papovavirus, 508t
par XY: no disyunción de, 352
parabasálidos, 542-543, 542t, *542*, *543*, 559
parabronquios (en aves), 998
Paraceratherium, 462, *462*
paradigmas, 21
Paramecium, *3*, *78*, *80*, 118
cilios, 3, 547, *547*
conjugación en, 547-548, *547*
Paramecium aurelia, 1178-1179, *1178*
Paramecium caudatum, 1158, 1178-1179, *1178*
paramixovirus, 508t
Paranthropus aethiopicus, *473*, 474
Paranthropus boisei, *465*, *473*, 474
Paranthropus robustus, *473*, 474
parapodios (en poliquetos), *657*
parásitos obligados, 530
parásitos intracelulares, 502
parásitos, 1184, 1194
avispas como, 512
crecimiento de la población y, 1160
hongos, 606, 611, 617-618, 622-623, *622*. *Vea también* microsporidios
insectos. *Vea* insectos parásitos

lampreas, 686, *687*
microsporidios, 605, 609, *611*
nematodos (lombrices redondas), 661
platelmintos, 649. *Vea también* duela; tenias
sanguijuelas, 656t, *656*, 658, *659*
uso de, en el control de plagas, 817-818
virus como, 502
parasitismo, 530, 538
controlado, en el liquen, 617-618
en comunidades, 1178t, 1182, 1184, *1185*, 1194
hospedadores intermedios, 650, *650*
parazoa, 641
parche anticonceptivo para control natal, 1098-1099
pared celular primaria (plantas), 102, *102*, 709
pared celular secundaria (plantas), 102, *102*, 709, 713
pared de las celulas vegetales, 54, *56*, 82, *83*, *84*, 102, *102*
componentes (química), 714
fosas o pozos en, 713-714, 716
polisacáridos en, 102, 553, 714
primarias/secundarias, 102, *102*, 709, 713
transducción de señales en, 710
paredes celulares, 74, 102
de células eucariotas, 82, *83*, *84*
de células procariotas, 82, *82*, 519, *519*, *520*, 534
de hongos, 55, 82, 602, 605
de plantas. *Vea* paredes celulares
de protistas: algas pardas, 550; algas rojas, 553; moho del agua , 548
presión de turgencia y, 118-119
parénquima de corcho, 711t, *717*, 718, 720, 750, *750*
parénquima de floema, 711t, 716
parénquima del xilema, 711t, 716
pargo de franja azul *(Lutjanus kasmira)*, *1155*
Parque Nacional de Yellowstone
lobos en, 1186-1187
manantiales de agua caliente, *39*, 165, *165*; especies nativas , 165, *165*, 330, 526
sucesión secundaria en, 1191
paro cardiaco, 959
parsimonia (simplicidad) en la construcción de cladogramas, 496-497, *497*
partenogénesis, 1078
en invertebrados, 530, 1109, 1141
partes de la boca de insectos, 669
partícula de ARN en el reconocimiento de señales (PRS ARN), 299, 299t
partículas subatómicas, 27
Vea también electrones; neutrones; protones
parto (proceso de nacimiento), 1062, 1096, *1097*
parvovirus, 508t
Vea también esponjas
Pasteur, Louis, 5, 532, 535, 981
pastizales templados, 1222-1223, *1223*, *1227*, 1239
incendios en, 1213
productividad de, 1201t
pastizales tropicales. *Vea* sabana
pastizales. *Vea* sabana; pastizales templados
Patagonia, Argentina, 458
patas por, 380, *380*
patas venenosas del ciempiés, 664
patines (peces cartilaginosos), 686t, 688
patógenos, 517, 963, 1184, 1194
adaptaciones de los, 532-534, 535
bacterias como, 517, 524t, 528-529t, 532-534, 533t
mimetismo molecular de algunos, 986
peligro de, 1, 2
resistencia a los medicamentos. *Vea* resistencia a los medicamentos
patógenos oportunistas, 532
patos: impronta en, 1132
acondroplasia, 353
enanismo pituitario, 339, 1066
enanismo sicosocial, 1066
síndrome de Ellis-van Creveld, 417
patrones de comportamiento, 1130
patrones de expresión proteínica (en células), 339
patrones de precipitación
cambio climático y, 1257
ecosistemas y, 1212-1213, *1213*, 1216
patrones de ritmo alfa, 896, *896*
patrones de ritmo beta, 896, *896*
patrones moleculares asociados a patógenos (PMAPs), 966, 967
Pauling, Linus, 284
PCP (fenilciclohexilpiperidina, fenciclidina, polvo de ángel), 907t
pececito de plata, insecto *(Lepisma saccharina)*, *668*, 669
y hormigas soldado, 1184, 1194
peces, 675
adaptación a hábitats de agua dulce, 1038
cartilaginosos. *Vea* peces cartilaginosos
cerebro de, *887*, 888
cíclidos. *Vea* cíclidos
clasificación de, 685
comportamiento en cardúmenes de, 1137, 1155, *1155*
con aletas lobuladas. *Vea* peces con aletas lobuladas
con mandíbulas (acantodios), 456t, 457
corazón de, 946, *947*
de aletas radiadas, *684*, 686t, 689-690
de provincia oceánica, 1236
delfines vs., 489-490, 493, *497*
desarrollo de, 406
determinación del sexo en, *252*
electrorreceptores en, 916
en ecosistemas de agua dulce, 1229
en ecosistemas de arrecifes de coral, 1234
en la provincia nerítica del océano, 1235
en lagos templados, *1229*, 1231
Era de, 457
escamas de, 843
especies en peligro, 1253t
experimentos con peces arcoíris (guppies), 407-408, *408*, 419
jerarquías de dominancia y reversión de sexo en, 1139
línea lateral (órgano) en, 919
orígenes de, 455, 456t, 457
óseos. *Vea* peces óseos
osmorregulación y excreción en, 1038, *1039*
peces cachorritos de manantial, 432, *432*
peces espinosos, 396-397
peces transgénicos, 323
pulmonados. *Vea* pulmones, peces pulmonados
radiación adaptativa, 457, 689
riñones en, 1038
sin mandíbulas (agnatos), 456t, 457, *457*
sistema circulatorio de, 946, *947*, 996
vs. lanceolados, 682
y campos magnéticos, 1136
peces cartilaginosos, 687-689
características, 686t
clasificación de, *684*
esqueleto de, 688
evolución de, 689
osmorregulación y excreción en, 1039, *1039*
Vea también rayas; tiburones
peces con aletas radiadas, *684*, 686t, 689-690
peces con mandíbulas, 456t, 457, *684*, 685, 686t, 706
Vea también peces óseos; peces cartilaginosos; peces de aletas lobuladas; peces de aletas radiadas
peces consumidores de insectos escama. *Vea* cíclidos
peces de aletas lobuladas, 686t, 689-690, 690, *691*
peces de arrecifes de coral, 1139
peces eóseos, 689-690, *690*, *691*
branquias/intercambio gaseoso en, 996, *997*
características, 686t
evolución de, 689-690
peces ovíparos, 688, 689
peces pulmonados, 686t, 689, 690, *691*
clasificación de, *684*
pulmones/branquias, 995, 996
tetrápodos como evolucionados de, 684, 690-692
peces sin mandíbulas (agnatos), 456t, *684*, 685, 685-687, *685*, 686t, 687, 706
ostracodermos, 457, *457*, 685, 687
Peces (superclase), 685
pechos, 1088-1089, *1089*
peciolos, *710*, 729, *729*
pectina(s), 102, 714
pedicelarios, 676, *679*
Pediculus humanus (piojo de la cabeza), *668*
pedigrí (análisis del árbol familiar), 349, *350*, 366
pedipalpos, 664-665
pedúnculo (de flor), 591, *591*
pejesapos, *691*
pelícanos: pelícano marrón, 1180
pelícanos marrones, 1180
película protectora que rodea a la euglena, 543, *544*
películas formadas por bacterias. *Vea* biopelículas
pelo (en mamíferos), 489, 700, *701*, 843
proteínas fibrosas en, 64
pelos
de esporofitas del musgo, 566, *567*
en segmentos de anélidos, 656-657, *656*, *657*
pelos radicales o absorbentes, 718, 719, 762-763, *763*
pelos sensoriales de insectos, 788, 924-925
pelvis: en humanos vs. simios, 471, *471*
pelvis renal, 1040, *1041*
pene, 695, *1080*, 1083, *1083*
erección del, 845, 1083
penetración a las células por virus, 505, *506*, 508-509, *510*
penicilina, 16-17, 519
como inhibidor enzimático, 169
descubrimiento de la, 16, 621
extracción de, 16-17
penicilinasa, 169
Penicillium (moho azul del pan), 16-17, *612*, 620, 621
Peñones de Pilbara (Australia), 451-452
PEP (fosfoenolpiruvato, FEP), *179*, 207, *208*
pepinos de mar, *677*, 678t, 679-680
pepsina, 164, 165, *165*, 1019, 1021
pepsinógeno, 1018-1019
péptido YY, 1029
péptido glucano, 485, 519, *520*, *521*, 525
péptido natriurético auricular (PNA), 954, 1047t
y reabsorción de sal, 1048
péptido insulinotrópico dependiente de la glucosa (PIDG), 1022-1023, 1022t
péptidos
antimicrobianos, 964, 966
bradicinina (hormona polipéptida), 969
citocinas (o proteínas citoquinas), 968
dipéptidos, 61, *64*
secreciones de, por anfibios, 842
Vea también polipéptidos
péptidos antimicrobianos, 964, 966
pera *(Pyrus communis)*, *794*
perca, *690*
perca del Nilo, 436
percebes, 663t, *666*, 667
competencia por recursos limitados en, 1177, *1177*
en ecosistemas de las chimeneas hidrotermales, 1209
en zona rocosa (litoral) o intermareal, 1232
percebes de ganso *(Lepas fascicularis)*, *666*
percepción de quórum (por las bacterias), 134-135
percepción sensorial. *Vea* sensación(es)
Vea también neuronas aferentes, células ciliadas(sensores)
percepción(es). *Vea* sensación(es)
pérdida de agua (en animales terrestres), 628-629, 692, 994, 1036, 1039
pérdida de agua (en plantas)
en gutación (transpiración), 737, *738*, 742, 756
en transpiración, 736-737, *737*
prevención de, 206, 594, 730-732, 738
prevención de, 628, 692, 693
perennes (plantas), 709
perezosos, 704t
perforaciones petrolíferas marinas, 1236
perforinas, 967
pericardio, 947
periciclo, *764*, 765, 766, 767, *767*
peridermo (corteza exterior), 711t, 718, 720, *720*, 746, *748*, *749*, 750
en raíces, 767
período arqueano, 455, 456t
período Cámbrico, 456t
organismos que aparecen en, 455, 456t
animales, 663, *666*, *676*
período Carbonífero, 456t
bosques del, *458*, 574
formación de carbón en, 572, *573*, 574
organismos que aparecen en, 456t, 457, 667-668, 693
período Cretáceo, 456t
extinción en masa al final del, 441-442, 456t, 460-461
masas de tierra, *401*
organismos que aparecen en, 456t, 459-460; animales, 697; plantas, 565, 596-597
período crítico para la impronta animal, 1131-1132
período cuaternario, 456t, 461
período de gestación, humana, 1117
período del Paleógeno, 456t, 461
masas de tierra, *401*
período Devónico, 456t
organismos que aparecen en, 456t, 457; animales, 628, 667, 687, 687-688, 689; plantas, 565, 595
período Ediacárico, 456t
organismos en, 455, *455*, 456t, 463, 629
período Jurásico, 456t
organismos que aparecieron en, 456t, 459-460; plantas, 595,
596-597
período Neogeno de, 456t, 461
período Ordovícico, 456t
organismos que aparecen en, 456t, 457, 685
período Pérmico, 402, 456t
extinción en masa al término de, 456t, 458
organismos que aparecieron en, 456t, 458, *701*
período Proterozoico temprano, 456t
período refractario absoluto, 867
período refractario relativo, 867
período Silúrico, 456t
fósiles de, 578-579
período Triásico, 456t
masas de tierra (continentes), *401*
organismos que aparecen en, 456t, 458-459; animales, 459, 700; plantas, 587
períodos refractarios de las membranas neuronales, 869
períodos (unidad de tiempo geológico), 455, 456t
periostio, 846-847, *848*
Periplaneta americana (cucaracha americana), 668t
periquito del búfalo *(Stictocephala bubalus)*, *668*
periquitos de Carolina, 1248
periquitos del amor *(Agapornis)*, 1129
periquitos: explotación comercial, 1248, *1248*
Perysodactila (orden), 704t
Perissodus microlepsis (cíclidos), 421-422, *422*
peristalsis, 1015-1016, 1018, *1018*
peritoneo parietal, 1017
peritoneo visceral, 1017, *1017*, *1019*
peritoneo, 1017
peritonitis, 1017

perlas: formación de, 655
permafrost (suelo congelado), *1219*, 1220, 1239
permeabilidad de las membranas, 115
selectiva , 115, 117, *117*, 130-131
permeabilidad selectiva de las membranas, 115, 117, *117*, 130-131
permeasa de lactosa, 309, 310
Peromyscus eremicus (ratón del cactus), 838
Peromyscus leucopus. Vea ratón de patas blancas
peróxido de hidrógeno, 94
descomposición catalítica del, 162
peroxisomas (sacos membranosos), 90t, 93-94, *94*, 103
perro. *Vea* perro doméstico
perro doméstico *(Canis lupus familiaris)*, 704t
comunicación mediante el olfato, 1139
epistasia en, 257, *258*
relaciones evolutivas, 491, *491*
y el lobo gris, 491, *491*
perros de caza (Labrador retriever), 257, *258*
perros de la pradera de cola negra, 1218-1219
persecución de la presa, 1180
persistencia (de plaguicidas sintéticos), 1202
perturbación (ecológica), 1189, 1191-1192, 1194
pertussis (tos ferina), 533t
Perú: riqueza de especies en, 1189
pérulas o catafilos de las yemas, 750, *751*
pérulas o escamas de las yemas, 739, *739*, *740*, 750, *751*
pesca excesiva (sobrepesca), 1245
pesca: y ecosistemas oceánicos, 1236, 1245
peso atómico, 29
peso al nacer (de humanos), 418-419, *419*
peso corporal
agua como un porcentaje de, 37
punto de equilibrio, 1030
regulación de, 1029-1030
Vea también obesidad
peso. *Vea* peso al nacer
peste, 533t
pétalos (de flor), 386, 591, *591*, *592*, *710*, 782, *783*
atrayentes de polinizadores, 787-788, *788*, 789
bulbos como, 739, *740*
evolución de, 594-595
pétalos de tulipán: rayados por virus, *507*
Peteinosaurus, *459*
petirrojos, *1145*
petróleo crudo
biorremedación para tratar derrames de petróleo, 531
depósitos sobre estratos rocosos , 552
Petromysontida (clase), 685, 686, 686t
Vea también lampreas
pez aguja de mar, 1181
pez ballesta áspero *(Canthidermis maculatus)*, *1235*
pez cebra *(Danio rerio)*, 338, 376, 377, 690
pez chachorrito del Agujero del Diablo *(Cyprinodon diabolis)*, *432*
pez budión payaso *(Coris gaimard)*, *675*
pez estrella. *Vea* estrellas de mar
pez globo *(Fugu rubripes)*, 338, 867, *869*
pez globo japonés *(Fugu rubripes)*, 338, 867
pez ídolo moro *(Zanchus cornutus)*, *675*
pez lobo del Atlántico *(Anarhichas lupus)*, 1012-1013, *1012*
pez loro *(Scarus gibbus)*, *691*
pez luna marino *(Mola mola)*, *440*, 690
pez mariposa *(Forcipiger longirotris)*, *1014*
pez mixine o mixino del Pacífico, enrollado 685-686, *685*
Pez pescador abisal *(Lophius piscatorius)*, 1236, *1236*
pez puerco espín *(Diodon hystrix)*, *691*
pez pulmonado sudamericano *(Lepidosiren paradoxus)*, *691*
Peziza badio-confusa (hongo copa marrón), *614*
PFV (proteína fluorescente verde), 79
Phacops rana, *664*
Phalaenopsis híbrida (orquídea de polilla), *769*
Phalanger (cuscus), *702*
Phalanger (ardilla voladora), *702*
Phallus revenelii (falo hediondo), *615*
Philodendron selloum (filodendro de hoja pinatífida), 183
Philodina roseola (rotífero inmortal), 427, *427*
Phoenix dactylifera (palma datilera), 791-793
Phragmidedium caricinum (orquídea zapatilla), *13*
Phthiraptera (orden tiráptera), 668t
PhyloCode (Código Internacional de Nomenclatura filogenética), 486
Physalia physalis (Carabela portuguesa), 644, *644*, 645
Physarum polycephalum, 556, *556*
Physcomitrella (patens), 570, *571*, 763
Phytophthora infestans, 549
Phytophtora ramorum, 549
pia madre, 889, *889*
picaduras de insectos: reacciones alérgicas a, 988
picamaderos de cañones rojos (tipo de pájaros carpinteros), 437, 438
picamaderos. *Vea* pájaros carpinteros
PICC, Panel intergubernamental de expertos sobre el cambio climático, 1256
Picea sichensis (abeto de Sitka), *1191*
picornavirus, 508t
picos (de aves), 700
picos: de cefalópodos, 655, 656
PIDG (péptidos insulinotrópicos dependientes de glucosa), 1022-1023, 1022t
pie
de esporofitas del musgo, 566, *567*
de moluscos, 652, *653*
Vea también pies
pie de atleta, 621
piedra caliza: ciclo del carbono y, 1204
piel
como superficie respiratoria, 692, 994, *995*
de anfibios, 692-693, 843; secreciones de la, 842
de humanos, 843, *844*; pigmentación, 257-258, *258*, 843-844
de mamíferos, 127
de vertebrados, 101, 843-844, *844*, *857*
derivados de la, 843
dermatitis, 622
infecciones por hongos (mucosis), 621
proteínas fibrosas en, 64
radiación ultravioleta y, 844
receptores sensoriales en, 843, 916-917, *917*
Vea también epidermis/células epidérmicas
pies ambulacrales (de equinodermos), 676, 678, 679, *679*, 845
pies: adaptaciones en primates, 466, *466*
Vea también pies ambulacrales o tubulares
pies falsos. *Vea* seudópodos
pigmentación de la piel humana, 257-258, *258*
pigmento retinal (visual), 59, *59*, 930
pigmentos, *59*
en cloroplastos, 195-198, *196*, 200, *200*. *Vea también* clorofila
en fototropismo, 804
en líquenes, 618
en melanopsinas, 930
en mohos (hongos), 611
en ojos compuestos, 928
espectro de absorción, 196, *197*
pigmentos respiratorios, 1003-1004. *Vea también* hemoglobina; mioglobina
Vea también criptocromo(s); fitocromo(s); rodopsina(s)
pigmentos respiratorios, 1003-1004
Vea también hemoglobina; mioglobina
Pikaia, 683
pikas americanos, 704t, *704*
píldoras para control natal (contraconceptivos orales), 1098, 1099t
pili, 519-520, 535
pilus sexual, 520, 523
Ptilonorhyncus violacens (ave del paraíso de satín), 429, *429*, *431*
píloro, 1019, *1019*
pingüinos de Adélie: cambio climático y zona de distribución de, 1257
pilus sexual, 520, 523
pimienta de agua, 1179
pingüinos, 699
pingüinos Adélie, 1257
pino azucarero *(Pinus lambertiana)*, 586
pino blanco *(Pinus strobus)*, *585*
pino de arena: dispersión uniforme, 1155, 1155t
pino de piñas erizadas *(Pinus longaeva)*, 584
pino pándano *(Pandanus)*, *769*
pino ponderosa *(Pinus ponderosa)*, *1213*
pinocitosis, 125, *125*
Pinophyta (filo). *Vea* coníferas
pinos
acículas, 584, *585*
ciclo vital, 585-587, *586*, 598
licopodios, mal llamados pinos de tierra como, 572
madera, 584
Vea también coníferas; *Pinus…*
Pinus lambertiana (pino azucarero), 586
Pinus longaeva (pino milenario de piñas erizadas), 584
Pinus ponderosa (pino ponderosa), *1213*
Pinus strobus (pino blanco), *585*
pinzón carpintero *(Camarhynchus pallidus)*, *396*
pinzón curruca *(Certhidia olivacea)*, *396*
pinzón de tierra de pico filoso *(Geospiza difficilis)*, 395
pinzón mediano de tierra *(Geospiza fortis)*, 1179, 1180, *1180*
pinzón pequeño de tierra *(Geospiza fuliginosa)*, 1179, *1180*
pinzones
coloración de, 698
como carácter compartido, 490
de las Galápagos, 395, *396*, 406, 419, *419*, 420plumas, 699, 843
dinosaurios con, 461, *461*, 490, 697-698
evolución de, 440, 461
pinzones de Darwin, 1179-1180, *1180*
pinzones de Darwin: desplazamiento de caracteres en, 1179-1180, *1180*
piojo de la cabeza *(Pediculus humanus)*, *668*
piojos, 668t, *668*
pirámide de biomasa, 1199, *1199*, 1215
pirámide de energía, 1199-1200, *1200*, 1215
pirámide de números, 1199, 1215
pirámide trófica invertida de biomasa, 1199, *1199*
excepción de genes ligados al, 249-250
pirámide trófica invertida de números (poblaciones), 1199
pirámides ecológicas, 1198-1200, *1199*, *1200*, 1215
pirámides renales, 1040, *1041*
piretro, 1181
piridoxina (vitamina B_6), 1027t
pirimidinas, 68, *68*, *267*
piruvato dehidrogenasa, 166, 177
piruvatos
en fermentación, 188, *188*
en fotosíntesis, 207, *208*
en respiración aeróbica: formación de acetil CoA, 175, 177, *180*; glicólisis, 174-175, 175, *176*, *179*
Pisaster ochraceus, 1185, 1186
pistilo (de flor), *591*, 592, *592*, 783, *783*
pistilo compuesto, 592, *592*, 783
pistilo simple, 592, *592*, 783
Pisum sativum. Vea planta de guisantes
pitones: extremidades posteriores vestigiales, 404, *405*, 406, 697
PKU. *Vea* fenilcetonuria
placa celular (en células vegetales), 222, *223*
placa cribosa, *715*, 716
placa dental, 519, 530, *530*
placa metafase, 220
placa neural, 1115-1116, *1115*, 1117t, 1118
placa: aterosclerótica, 958-960, *959*
Vea también placa dental
placas amiloides, 874, *874*
placas tectónicas, 402
placenta, 700, 703, 1095, 1096
placodermos , 457, 687, *687*
plaguicidas
cultivos genéticamente modificados (CGM) y, 342-343
magnificación biológica, 1202, 1202
resistencia a, 546
y cadenas alimentarias, 1202
y deformidades en los anfibios, 1245
plan B (contraceptivo), 1100
planarias, 648t, 649-650, *649*, 938
manchas oculares, *928*
protonefridios, 1037, *1037*
sistema nervioso, 883, *883*
Vea también platelmintos
plancton, 486t, 538-539, 545, 549, 552, 627, 1228, 1230
nonoplancton, 551
Vea también zooplancton
plancton marino. *Vea* plancton
planeación familiar natural, 1098, 1099t
planicies y praderas: como ecosistemas de humedales, 1231
plano corporal de un tubo dentro de otro tubo, 632, *662*, 680-681, *680*, 1015-1016, *1015*
plano de división celular (en plantas), 721, *722*
plano frontal del cuerpo, 631, *631*
plano sagital del cuerpo, 631, *631*
plano(s)corporales o del cuerpo, 627, 630
de acelomados, *632*
de algas verdes, 553, 553
de animales triploblásticos, *632*
de celomados (celomados verdaderos), *632*
de cnidarios, 671t
de cordados, 680-681, *680*, 705t
de ctenóforos, 671t
de ecdisozoos, 671t
de equinodermos, 705t
de esponjas, 671t
de insectos, 669
de lofotrocozoos(gusanos planos, y otros), 671t
de moluscos, *653*
de nematodos (ascárides), *632*, *662*, 671t
de plantas. *Vea* cuerpo de la planta
de platelmintos, *632*, 671t
de protistas, 538
de seudocelomados, *632*
de hongos, 602–603, 602
diseño de un tubo dentro de otro tubo, 632, *662*, 680-681, *680*, 1015-1016, *1015*
explosión del Cámbrico en, 629
Vea también simetría corporal
planta *Coleus*, 720
planta de carroña *(Stapelia)*, *786*, 787
planta de frijol, *797*, 816
planta derris, 1181
planta insectívora de cántaro *(Sarracenia purpurea)*, 739, *741*
planta no me toques (mimosa), 796
Plantae (reino Plantas), 14, 483-485, 486t
plantas, 14, 486t
adaptaciones defensivas, 1180-1181, *1181*
adaptaciones para prevenir la depredación, 1180-1181, *1181*
adaptaciones para vida terrestre, 562-565, *564*, *571*, 580, 587, 611
almacenamiento de energía, 9, 54
alternancia de generaciones. *Vea en* alternancia de generaciones
ambientes de, 709
ancestros comunes, 570
atributos/características, 14, 486t, 562
autocompatibilidad en, 784
autofertilización, *238*, 415
autopolinización, 784
biogeografía, 1237-1238, *1238*
biomas. *Vea* biomas
biomasa de la Tierra y, 517

cambio climático y la distribución de, 1257-1258
características homólogas, 403, *403*
características homoplásticas, 404, *405*
carnívoras, 739-741, *741*
ciclo del carbono, 1203-1204, *1203*
ciclos vitales. *Vea en* ciclos vitales
cigoto(s). *Vea en* cigoto(s)
clasificación, *13*, 486t, *541*, *564*
como productores primarios, 1198
competencia por luz solar, 815-816
comunicación entre plantas e insectos, 135
comunicación entre, 135
crecimiento. *Vea* crecimiento de plantas
defensas químicas de, 1180-1181, *1181*
desarrollo de. *Vea* desarrollo de plantas
disminución o declinación de la diversidad biológica, 1243-1248
disponibilidad del dióxido de carbono en, 206
distribución geográfica de, 400-402, *402*
diversidad biológica, 562
embriones. *Vea* embrión(es) en plantas
en bosque boreal, 1221, *1221*
en bosques caducifolios templados, 1222, *1222*
en bosques lluviosos templados, 1221, *1222*
en bosques tropicales, 1226-1227, *1226*
en chaparral, 1223, *1224*
en ecosistema de aguas estancadas, 1230
en ecosistemas de humedales, 1231
en el desierto, 1224
en la sabana, 1225, *1225*
en la zona béntica del océano, 1234
en montañas, 1220
en pastizales templados, 1223, *1223*
enfermedades fúngicas (por hongos), 611, 622-623
enfermedades virales, 506-507
especiación simpátrica en, 434-435
especies en peligro, 1244-1246, 1252, 1253, 1253t, 1261
esporas. *Vea en* esporas
estructura. *Vea* cuerpo de plantas
evolución de. *Vea* evolución de plantas
explotación comercial, 1248
extinción, 1243, 1244, 1261
fertilización en. *Vea en* fertilización
fila, 566t
formación de carbón y, 572, 573, 574
fósiles. *Vea en* fósiles
grupos principales, 564-565, *565*
heterospóricas. *Vea plantas heterospóricas*
hojas. *Vea* hojas
hormonas. *Vea* hormonas vegetales
ingeniería genética de, 206, *288*, 340, 342-343, 372
marchitación en, 737, *737*
micorrizas y, 1184, 1194
modo nutricional, 9-10, 208-209
moléculas de señalización en, *571*, 817-818
no vasculares. *Vea* plantas no vasculares
nutrientes para, 775-776, 776t
pérdida de agua. *Vea* pérdida de agua (en plantas)
plantas generadoras de calor, 183
plantas terrestres: evolución de, 456t, 457
plantas transgénicas, *288*, 342-343, 386, 724
polimorfismo genético en, 420
poliploidía (alopoliploidia) en, 227, 434-435, *434*, 578, 799
productividad primaria bruta (PPB), 1200, 1215
productividad, 1200-1201, 1201t, 1215
protección del hábitat de las, 1249
radiación adaptativa, 441
receptores de la superficie celular, 139
recursos limitantes, 777
repartición de recursos en, 1179
reproducción. *Vea* reproducción de plantas
respuesta a estímulos, 4
secuencias homeóticas en, 381
selección artificial de, 394
semillas. *Vea* plantas con semillas
señalización eléctrica en, 130
sin semillas. *Vea* plantas sin semillas
síntesis de aminoácidos, 61
tipos de fijación del carbono. *Vea* plantas C3; plantas C4; plantas CAM
tipos fotoperiódicos, 813-814
transporte en. *Vea* transporte en plantas
traslocación de azúcar en. *Vea* traslocación de azúcar en plantas
variación en el tamaño, 562
vascular. *Vea* plantas vasculares
y algas verdes: diferencia, 553, *562*, *571*; similitudes/antecesores comunes, 553, 561, 564
zonas de afectación de, 1258
Vea también plantas específicas
plantas C_3, 204, 206, *207*
plantas C_4, 207, *207*
plantas alpinas: facilitación y, *1174*, 1175
plantas anuales: ciclo de vida o ciclo vital, 1161-1162
plantas caducifolias, 709
plantas carnívoras, 739-741, *741*
plantas con flores (angiospermas), 564, 565, *565*, 584, 589-595, 599
adaptaciones, 594, 599
aislamiento mecánico en, 429
angiospermas basales, 597-598, *597*
angiospermas centrales, 598
antigüedad de las plantas con flores, 461-462
aplicaciones de, 589-590
ciclo vital, 592-594, *593*, 599, 782-784
clases de, 590, 595, 597-598
clasificación de, *597*
coevolución entre insectos polinizadores y, 594, 595-596, 784-785, 788, 800
de hojas grandes(megafilos), 571, 594
desarrollo embrionario en, 790, *791*, 801
en el registro paleontológico, 434-435, 596-597
estructura (cuerpo de la planta), 709-718, *710*, *711*
evolución de, 456t, 595-597, *597*, *598*, 599
fertilización en, 592-594, *592*, *593*, 781, 789-790, *790*, 800
filos (divisiones), 566t
fósiles, 596-597, *596*
interdependencias con insectos, 594, 595-596
organismo modelo *(Arabidopsis)*, 376, *377*, 386, *386*, 724, 725
órganos/sistemas de órganos, 6, 7, 709, *710*, 725, 832-833. *Vea también* sistema(s); sistema(s) radicular(es); sistema(s) aéreo(s)
origen, 456t
óvulos, 583, *583*, 584
polinización en, 784-789, *790*, 800
poliploides (alopoliploide) en, 227, 434-435
radiación adaptativa, 462, 701
reproducción en: asexual, 781-782, 797-799, *798*, 801; sexual, 589, 590-594, *593*, 781, 782-797; sexual vs. asexual, 799-800, 801
semilla, *583*
sistemas de tejidos, 709, 711t, *711*, 725-726. *Vea también* sistema de tejido dérmico; sistema de tejidos fundamentales; sistema de tejido vascular
tejidos. *Vea* tejidos vasculares en plantas
vs. gimnospermas, 584t, 598, *598*
Vea también plantas
plantas con flores (angiospermas)
especies en peligro de, 1253t
estructura de una comunidad ecológica de, 1178
plantas con semillas, 582-599
clasificación, 585
como heterospermas, 583
evolución de, 458, *585*, 595-598, *596*
filos, 566t, *585*
grupos principales, 564-565, *565*, 582
Vea también plantas con flores (angiospermas); plantas gimnospermas
plantas con semillas, 583
plantas de cojín de enfermera *(Lauretia acaulis)*, 1174
plantas de colza (especie de col): transgénico, 343
plantas de día corto, 813, *814*
experimentos de floración en, 814, *814*
plantas de día intermedio, 813, *814*
plantas de día largo, 813, *814*
experimentos de floración en, 813, *813*, 814, *814*
fitocromos en, 814
plantas de guisantes (guisante de jardín) *(Pisum sativum)*, 239
polinización cruzada de, *238*, 239
experimentos de Mendel sobre el cruzamiento de , 237-238, 238-241, 240t, *240*, 245
estructura de zarcillo, *403*
plantas de hoja perenne, 709
plantas de noche corta. *Vea* plantas de día largo
plantas de noche larga. *Vea* plantas de día corto
plantas dioicas: cícadas, 587, *588*
plantas de tomate rojo, 817
experimentos agrícolas con acochados de colores, *815*
plantas herbáceas, 590, 708-709
proceso de crecimiento, 719, 745
Vea también eudicotiledóneas herbáceas; monocotiledóneas (monocotiledóneas herbáceas)
plantas heterosporas, 576, 586
ciclo vital de, 576-578, *578*
plantas con semillas como, 583
Vea también plantas con flores (angiospermas); gimnospermas
plantas híbridas, 238
plantas homósporas, 576
plantas leñosas, 590, 708-709
estructura de hoja, 732-733, *733*
estructura de raíz, *767*, *768*
estructura de tallo, 746-750, *748*, *749*
procesos de crecimiento, 719, 745, 746
sistema radicular, 762, *762*
plantas MAC (metabolismo ácido de las crasuláceas) CAM, 207-208, *208*
plantas medicinales: gingko, 588
plantas monoicas, *585*
plantas neutrales al día, 813, *813*
Vea también mortalidad
plantas no vasculares, 14, 564, *565*
grupos, 566t
filos, 566t
Vea también briófitas
plantas perennes: reproducción de, 1162
plantas polinizadas por el viento, 789, *789*
plantas sin semilla, 561-580, 565-579
grupos principales, 564-565, *565*, 566t
filos, 566t
Vea también plantas no vasculares; plantas; plantas vasculares sin semillas
plantas terrestres. *Vea* plantas
plantas terrestres: transpiración de, 1208
plantas vasculares sin semillas, 571-579, 580
evolución de, 578-579
filos, 566t
grupos/clados, 566t, 571-572, *573*
plantas vasculares, 571-579, 580, 582-599
radiación adaptativa, 457
transporte interno en. *Vea* traslocación de azúcar en plantas; transporte de agua en plantas
grupos principales, 14, 564-565, *565*
órganos/sistemas de órganos, 709, *710*, 725. *Vea también* sistema(s) de raíces; raíces; sistema(s) de brotes o; brotes
estructura (cuerpo de las plantas), 709-718, *710*, *711*
origen, 456t
sistemas de tejido, 709, 711t, *711*, 725-726. *Vea también* sistema de tejido dérmico; sistema de tejidos fundamentales; sistema de tejido vascular
tejidos. *Vea* tejidos vasculares en plantas
Vea también plantas con semillas; plantas vasculares sin semillas
plantas vasculares sin semillas. *Vea* plantas vasculares sin semillas
plantas xéricas, 207-208
plántulas, 372, *372*, 798, *798*
plánula, 646
plaquetas, 828, *941*, 942t, 943, *943*
plasma (plasma sanguíneo), 940-941
paso a través de capilares, 957, *958*
plásmidos recombinantes, 324, 325, 327, *327*
plásmidos Ti, 342
plásmidos, 275-276, *277*, 324, 325, 326, *326*, 521, 523, *523*, 534
genes resistentes a los antibióticos, 326, *326*, 534
factores R (de resistencia a los antibióticos), 534
plásmidos recombinantes, 324, 327, *327*
plásmidos Ti (de tipo inductor), 342
virus como originados desde, 512
plasmodesmos, 129-130, *130*, 136, 717, 765
plasmodios multinucleados, 555, 556
Plasmodium, 1184
Plasmodium (falciparum) (parásito del paludismo), 338, 359, 546
ciclo vital, *546*
cloroplastos, 539
plasmogamia (en hongos), *604*, 605, 623
en ascomicetos, 605, 611-612, *613*
en basidiomicetos, 605
en cigomicetos, *607*, *610*
plasmólisis, 119, *119*
plasticidad sináptica, 899, 900-901
plástidos, 90t, 97
quinoplástidos, 543-544
Vea también arqueoplástidos; cloroplastos-placas tectónicas, 402
Platelmintos (filo), 648-651, 648t, *649*, *650*, *651*
platelmintos turbelarios (Turbellaria), 648, 648t, 649
Vea también gusanos planarios
platizoa, 648
playas de arena blanca, *691*
plegamiento de las proteínas, 66, 68
proteínas lineales (sin plegar), 67, 68, 314
pleiotropía, 257, 261
pleópodos (de langostas), 667, *667*
plesiomorfías (caracteres ancestrales compartidos), 489, 490, 493
plesiosaurios, 458
Pleurobrachia (grosella de mar), *647*
plexo coroideo, 889, *889*
pliegues del estómago, 1018, *1019*
pliegues neurales, *1115*, 1116
PLP(potenciación de largo plazo), 900, *901*
plúmula (de semilla), 791, *791*
PMAPs (patrones moleculares asociados a patógenos), 966, 967
PMO4 (BMP4; proteína morfogenética ósea 4), 406
PMV (población mínima viable), 1244, 1245
PNA: *Vea* péptidos natriuréticos atriales
población fuente, 1164, *1165*, 1171
población mínima viable (PMV), 1244, 1245
población sumidero, 1164-1165, *1165*, 1171
poblaciones, 6, 392, 411, 489, 1153, 1154
alelos múltiples en, 256-257
características de, 1153, 1154-1155
cuellos de botella en, 416, 417
deriva génica en, 414, 416-417, 424, 432
evolución de, 10, 15, 392, 413, 415
flujo génico (genético) entre, 417
nivel de organización en, 6, 7
población mínima viable (PMV), 1244, 1245
propiedades emergentes en, 6
variación en. *Vea* variación

y metapoblaciones, 1153, 1164-1165, 1171
Vea también ecología de poblaciones; crecimiento de población; tamaño de la población
población(es) humana(s), 1153, 1165-1170, 1167t
capacidad de carga, 1166-1167
estadísticas de la población mundial, 1166, *1166*, 1168-1169
estructura por edades (estructura etaria) en países desarrollados y en desarrollo, 1168, *1168*, 1171
nivel de reemplazo de fertilidad, 1167, 1168, 1171
sobrepoblación, 1169-1170, 1171
Vea también crecimiento de la población humana
Pocillopora (coral pedregoso), *1183*
podredumbre parda del melocotón, 622-623, *622*
podocitos, 1044, *1044*
Pol III de ADN, 274
poliadenilación, 292-292, 319
poliandria, 1144
polidnavirus, 512, *513*
poligenia, 1143
polilla de luna *(Aetias luna)*, *668*
Polilla gitana, 1139
en comunidades, 1175, *1175*
polilla Polifemo , 670
polillas, 668t, *668*, 669
gitanas, 1139, 1175, *1175*
metamorfosis, *670*
polimerasa Taq, 330
polimerasas de ADN
dirigidas por ARN. *Vea* transcriptasa inversa o retrotranscriptasa
en amplificación del ADN, 329-330, *330*
en clonación del ADNc, 329
en replicación del ADN, 274, 274t, 304
polimerasas. *Vea* polimerasas de ADN
polímeros: formación de, en la Tierra primitiva, 448-449
Vea también ácidos nucleicos; proteínas
polimorfismo balanceado, 420-422
polimorfismo genético, 331, 420-422, 424
en huellas de ADN, 340
polimorfismo. *Vea* polimorfismo genético
polimorfismos de un solo nucleótido (PSNs), 420
polinización cruzada
de guisantes, *238*, 239
de plantas con flores, 594
polinizadores animales, 670, 784-789, *786-787*
atrayentes florales de, 785-788, 787t
coevolución de plantas con flores y, 594, 595-596, 784-785, 788, 800
polinización
en coníferas, 587
en plantas con flores, 784-789, *790*, 800; por animales, 670
por insectos, 670
polio
causa de, 508t
vacuna contra, 340
poliovirus, 502, 508, 508t, 511
polipéptidos (cadenas de polipéptidos), 61, *64*, 70t, 71, 284, *286*, 287, *291*
en anticuerpos, 977
enlaces iónicos en, 65, *66*
enlaces o puentes de hidrógeno en, 64, 65, *65*, *66*
grupos *R* en, *65*, *66*
interacciones hidrofóbicas en, *65*, *66*
niveles de organización de, 61-66, 72; determinación de, 67
secuencias de aminoácidos en, 66-67, 285, *302*
síntesis/formación de, 285, 285-287, 293, 294-297, *296*, 299, 451. *Vea también* transcripción (de secuencias de ADN); traducción (de secuencias de ARN)
transporte en células, 90
Vea también proteínas
poliplacoforos, 653t, *653*, 654
poliploidía, 227, 351-352, 434
en animales, 351-352
en plantas, 227, 434-435, *434*, 578, 799
poliquetos (gusanos marinos), 656, 656t, *656*, 657, 1036
polirribosomas (polisomas), 298
polisacáridos, 53-55, *55*, *56*, 70t, 1024
digestión de, 1021, 1022t
en las paredes de las celulas vegetales, 102, 553, 714
producción de, en plantas, 91
Vea también celulosa; glicógeno; almidón
pollos, 256, 257, *257*, 1140
polo vegetal, 1111, *1112*, 1113
"polvo de ángel" (fenciclidina), 875, 907t
Polychaeta, Poliquetos (clase), 656t
Polypodium aureum (helecho palma), 575
Polysiphonia, 552
Polystichum acrostichoides (helecho de Navidad), *575*
Pomacea bridgesi (caracol misterioso), *653*
Pongo (orangutanes), *467*, 469, 470, *470*
Populus tremuloides (álamos temblones), 798
Populus trichocarpa (álamo balsámico de occidente), *571*
porcentaje de saturación de O_2 de la hemoglobina, 1003
Porella, 569
poríferos. *Vea esponjas*
porinas, 115, 120
porocitos (en esponjas), 641, *642*
poros nucleares, *84*, *85*, 86, *88*
portadores (de afecciones/enfermedades recesivas), 253-254, 364-365
Porter, Rodney, 977
posición del cuerpo. *Vea* mantenimiento del equilibrio
Postelsia (palmera marina), 1233
postulados de Koch, 532, 535
potasio, 31, 1028t
función en organismos/plantas, 27t, 775-776, 776t
isótopo. *Vea* potasio 40
modelo de Bohr, *28*
potencial de equilibrio, 866
potenciación a largo plazo (PLP), 900, *901*
potenciadores (de transcripción), 317, *317*, 318
potencial de acción, 862, 867, 879, *913*, 914
como respuesta total o nula, 869
de músculo cardíaco vs. esquelético, 948
en autopropagación, 870, *871*
en fibras musculares, 852
generación de, 867-868, *870*, 875, 912
velocidad, 871
potencial de equilibrio, 866
potencial de reposo de la (membrana plasmática/de la neurona), 865-867, 879, 912
potencial químico del agua, 754, 759
potenciales de receptor, 912, *913*
potenciales postsinápticos excitatorios (PPSEs), 875
adición (acumulación) espacial de, *877*, 878
poxvirus, 502, 507-508, 508t
PPB (productividad primaria bruta), 1200, 1215
PPEs. *Vea* potenciales postsinápticos excitatorios
PPN(productividad primaria neta), 1200-1201, 1201t, 1215
praderas
ecología de restauración, *1252*
praderas de pastizales altos, 1222, 1223
praderas de pastizales cortos, 1223
Vea también praderas templadas
praderas de pastizales altos, 1222, *1223*
praderas de pasto corto, 1223
praderas marinas, *1200*, 1234, *1234*, 1240
preadaptaciones, 440, 461
pre-ARNm (precursor ARNm), 291, 319
modificación de, 291, *292*, 293
pre-ARNr, 299
pre-células, 449-450
precipitación
deforestación y, 1253, 1254
precipitación ácida, 775, 1247
predicciones (científicas), 15, 18
prueba de, 18-19, 20
pre-hipertensión, 953
premolares, 1017, *1017*
preparación fisiológica
en la migración, 1135
en el apareamiento, 1139, 1143
en el comportamiento, 1130
prepucio, 1083
presa
interacciones depredador-presa, 1180, 1193
selección dependiente de la frecuencia de la, 422
Vea también depredación
presión de turgencia (en células de plantas), 93, 118-119, *119*, 721, 726
pérdida de, en tiempo de sequía, 737
y dehiscencia explosiva, 796
y traslocación de azúcar en el floema, 756
presión hidrostática: de la sangre, 957, *958*
Vea también presión de turgencia
presión neta de filtración (en vasos sanguíneos), 957
presión osmótica, 117, *117*, 118, 1035
de sangre/fluido intestinal, 957, *958*
presión radial, 756, 759
presión sanguínea, 951-954, *953*, 961
regulación de, 954
valores: normal/alta, 952-953
variación en vasos sanguíneos, 953-954, *953*
presión sanguínea alta, 953
presiones parciales
de dióxido de carbono, 1003
del oxígeno, 1003, 1006
ley de Dalton sobre, 1002-1003
presupuesto global del carbono, 1204
presupuesto global del fósforo, 1207
presupuesto global del nitrógeno, 1206
primasa de ADN, 274-275, 274t, 275
primates, 465-479
adaptaciones/características de, 466, *466*, 479, 704t
clasificación de, 467-470; cladograma, *467*
diferencias en la secuencia del ADN, *406*
evolución de homínidos, 471-477, *473*
evolución de, 465-466, 467-470; homínidos, 471-477, *473*
fósiles, 466, 468, 469; homínidos, 471-477; dientes, 465-466
origen de, *466*
secuenciación del genoma en, 338
subórdenes en, 467, *467*, 479
Vea también antropoides; simios; homínidos; hominoides; humanos; monos; prosimios, tarsieres
Primates (orden), 704t
Primavera silenciosa (Carson), 1202
primaveras: flor de primavera de kew, 435, *435*
primer trimestre: desarrollo de órganos en, 1118, 1120
primera ley de termodinámica, 155-156, 169
primera hipótesis del metabolismo, 449-450, *450*
primeros mensajeros, 143
primordios foliares, 719, *720*
Primula kewensis (flor de primavera de kew), 435, *435*
principio de distribución independiente, 241t, 245-246, *246*, 260
principio de equivalencia nuclear en la célula, 370, 388, 1107, 1124
principio de Hardy-Weinberg, 412-414, *413*, 423
principio de segregación o distribución. *Vea* principio de segregación
principio de segregación, 241, 241t, 245, *260*
principios de la herencia de Mendel, 238-247, 241t
extensiones de, 255-260
métodos de resolución de problemas, 248; usando reglas de probabilidad, 248-249
reconocimiento de, 246-247
y la teoría de evolución, 395-396
Vea también principio de distribución independiente; principio de segregación
principios de la herencia. *Vea* principios de la herencia de Mendel
Principles of Geology Principios de Geología (Lyell), 394
priones, 68, 513-514, *514*, 515
privacidad de información genética, 22, 365-366, 366
privación de sueño: y amiloide-beta, 874
PRMF (proteína asociada con el retraso mental del síndrome de X frágil), 356
probabilidad
cálculo de probabilidades, 247-248, 248-249, 364-365
máxima probabilidad en sistemática molecular, 497
probabilidad estadística, 19, *20*
reglas de, 247-248, *247*, 260
probabilidad (eventos aleatorios)
de un descubrimiento científico, 17
y deriva génica, 416
y evolución, 396-397, 443
probabilidad estadística, 19, *20*
probabilidad máxima en sistemática molecular, 497
probabilidades de evento: combinación, 247-248
probabilidades de eventos mutuamente exclusivos o excluyentes: combinación, 247-248
probabilidades de un evento independiente: combinación, 247
Proboscidea, proboscidios (orden), 704t
probóscide: en nemertinos, 636t, 651
procariotas, 11, 485, 517-535
aplicaciones comerciales/tecnológicos, 531, 535
biopelículas formadas por , 134-135
capa mucosa o mucilagínosa, 519
cápsula en, *82*, 519
clasificación de, 486t, 524, 525, *525*
como aerobios/anaerobios, 174, 453, 524, 535
como descomponedores y recicladores, 10, *10*, 517-518, 529-531
como productores, 518, 524, 529t
dominios, 485, *485*, 486t, 518, 525. *Vea también* Archaea (dominio); Bacteria (dominio)
en ecosistemas de chimeneas hidrotermales, 1209
evolución de cloroplastos y mitocondrias a partir de bacterias, 94, 454, *454*
evolución de, 150-151, 451-452, 456t
fijación de nitrógeno/nitrificación por, 525, 531
filogenia, 526–527, 528–529t
formas de, 518, 534
fotosintéticas, 195, 518, 524, 529t
funciones ecológicas, 529-531, 535
locomoción (movimiento), 82, 520-521
reproducción en, 521-523, 535; división celular, 222-223, *224*, *517*, 522
respiración aeróbica, 173, 174, 177, 183
respiración anaeróbica, 187
síntesis de aminoácidos, 61
taxonomía, 525-527, 528-529t
tipos de nutrición, 524, 524t, 535
transferencia génica en, 487, 522-523
transferencia horizontal génica entre bacterias, 427, 487, *488*, 522-523, 524, 525, 530, 535
Vea también arqueobacterias o arqueas; bacterias; células procariotas
Procaryotae (reino reclasificado), 485
procedimiento de tinción de Gram, 519

procencéfalo, 886t, *886*, 888
procesamiento proteolítico, 320
proceso arriba-abajo (en la regulación de ecosistemas), 1185, 1186, *1186,* 1187, 1194
proceso de constricción bronquial, 1008
proceso de nacimiento (parto), 1062, 1096, *1097*
proceso de razonamiento en la ciencia, 16
procesos abajo-arriba (ascendentes) (en regulación de ecosistemas), 1185, 1186-1187, *1186,* 1194
procesos de desgaste y formación del suelo, 772-773
procesos de los podocitos, 1044, *1044*
Proconsul, primates extintos, 469, *469*
producción de alimentos
algas en la, 550, 553
bacterias en la, 531
hongos en la, 620
producción de bebidas
bacterias utilizadas en, 531
hongos utilizados en , 619-620
producción de queso: hongos usados en la, 620
productividad
de ecosistemas, 1200-1202, 1201t, *1201*
eventos del fenómeno ENSO y, 1212
productividad neta primaria (PNP), 1200-1201, 1201t, 1215
productividad primaria, 1200-1202, 1201t, *1201*, 1215
global, 1201-1202, *1201*
y riqueza de especies, 1201, 1220
productividad primaria bruta (PPB), 1200, 1215
productividad secundaria, 1200
productores, 9, 10, *10*, 486t, 1175, *1197,* 1198
procariotas como organismos, 518
productores primarios (cadena alimentaria), 1198
productos elaborados por los insectos, 670
productos químicos industriales: y cadenas alimenticias, 1202
proembrión (en semillas), 790, *791*
profagos, 506, 515
profase
en la meiosis. *Vea* profase I; profase II
en la mitosis, 218-220, *218*
profase I (en meiosis), *228*, 230-231
profase II (meiosis), *228*, 231
progesterona, 1054, 1062t, 1089t, *1091*, *1092*, 1093, 1118
en el embarazo, 1095
secreción de, 1086, 1093
progestina: en contraceptivos, 1098-1099, 1100
progimnospermas, 595, *596*
proglótides (de tenias), 651, *651*
programa de activación, 1109
programas de reproducción en cautividad, 1251
programas motores: y patrones de comportamiento, 1130
prolactina, 1062t, 1063, *1065*, 1089, 1089t
proliferación de algas (mareas rojas), 545, *545*, 1230
prolina, 61, 62
prometafase en mitosis, *218*, 220
promotores (de transcripción), 289, *290*, 317, 810
de genes constitutivos, 312-313
de operones, 309, 312, 320
eucariotas, 317, *317*, 318
pronúcleo femenino, 1095, 1109
pronúcleo masculino, 1095, 1109
pronúcleos, 1109
propagación asexual, 808, *809*
Vea también apomixis
propano, *47*
propiedad de rotación (del enlace de carbono), 48
propiedades, emergentes, 6
proplástidos, 97
proporción de sexos en humanos, 252-253
proporción masculino-femenino en humanos, 252-253
proporciones fenotípicas de monohíbridos F_2, 243
proprioceptores, 915t, 918, *918*, 934
Prosimii (suborden), 467, *467*
prosimios, 467, *467*
Vea también lémures
prostaglandinas, 59, 1054, *1055*, 1082
en señalización celular, 137
en señalización endocrino, 1056-1057
en fertilización, 1094
prótalo/prótalos (de helechos), 573, *575*, *576*
Psilotum, 574
proteasas, 320
proteasomas, 91, 320, *320*
proteína CFTR (proteína reguladora de la conductancia transmembrana de la fibrosis quística), 351, 359
proteína activadora por catabolito. *Vea* CAP
proteína de unión, 1108
proteína de unión al elemento de respuesta al AMP cíclico (CREB), 900
proteína fluorescente verde (PFV), 79
proteína morfogénica ósea 4 (PMO4), 406
proteína priónica (PPr), 514
proteína quinasa A, 144, *144*
proteína quinasa C, 145-146
proteina quinasa dependiente del MPAc, 167-168
proteína receptora de lipoproteínas de baja densidad, LPBD, 298
proteína tau, 874
proteína unida a los andrógenos (PUA), 1084
proteínas, 8, 57, 60-68, 70t, 71, 265
aminoácidos y, 47, 60-61, 61-62, 293, 451
clases, 60t
como catalizadoras. *Vea* enzimas
complejos de transporte de electrones, 180, *182*, 184, *185*
conformación de, 61, 66-68
constituyentes de, 51, 60-61
chaperonas moleculares, 66, 90-91, 297, 314
de membrana. *Vea* proteínas de membrana
desnaturalización de, 67
destrucción/degradación de, 320, *320*, 805-807
digestión de, 1021, 1022t
dominios. *Vea* dominios de las proteínas
en la membrana plasmática. *Vea* proteínas de membrana
en la replicación del ADN, 273-276, 274t
en la superficie de la célula, 8
en los microtúbulos, 97-98
factores de iniciación, 294
formas. *Vea* conformación de proteínas
fosforilación de, 224, 320
fuentes, 1026
función(es), 60, 60t, 70t, 114-115, *114*; conformación y, 67
mal plegadas. *Vea* priones
modelo de interacción de, 21, 22
niveles de organización, 61-66, 72; determinación de, 67
nuevas proteínas a partir de la recombinación genética, 298
patrones de expresión (en células), 339
plegamiento de, 66, 68
portadores. *Vea* proteínas portadores
priones, 68, 513-514, *514*, 515
proteínas sin plegar (lineales), 67, 68, 314
proteínas "reporteras", 385
proteínas de andamiaje, 147, *147*, 215, *216*
proteínas de canal, 115-116
proteínas de choque térmico, 314
proteínas de los poros nucleares, *88*
proteínas de transporte, 60t, 115-116
proteínas del complemento, 968, 978, 990
proteínas específicas de células, 370
proteínas fibrosas, 64. *Vea también* colágeno
proteínas globulares, 61, 64-65, 67. *Vea también* hemoglobina
proteínas ligadas a la clorofila, 195
proteínas motoras en la mitosis, 219, 220
proteínas virales, *301*
reguladoras, 224
represoras, 309-310, 311, 314t
requerimientos dietéticos de, 1026
rutas catabólicas, *187*
señalización. *Vea* moléculas de señalización/proteínas de señalización (comunicación)
síntesis de, 89-91, 94, 113, *113*, 114, *146*, 285-287, *286*, 288, 293, 294-297, *299*, 1026, *1026*; catálisis del ARN, 450-451. consideradas como material genético, 264
tamaño, *76*
transporte en células de, 91-92, *92*, 113-114, *113*
ubicación de, 79
variedad, 61
y relojes biológicos, 1135
Vea también antígenos; enzimas; péptidos; polipéptidos; *y proteínas específicas*
Vea también transcripción (de secuencias de ADN); translación (de secuencias del ARN)
proteínas activadas por mitógeno (PsAM), 148
proteínas activadoras, 312, 314t, 318
dominios, 318-319
reacción del acrosoma, 1108
proteínas asociadas a los microtúbulos (PAMs), 97, 98
proteínas blot (inmunotransferencia/transferencia Western), 331
proteínas blot de Northern 331
proteínas blot de Western, 331
proteínas complemento, 968, 978, 990
proteínas completas, 1026
proteínas con caja F, 806-807
proteínas contráctiles. *Vea* actina; miosina
proteínas cremallera de, 318, *318*
proteínas de adhesión celular, *114*
proteínas de almacenamiento, 60t
proteínas de andamiaje, 147, *147*, 215, *216*
proteínas de canal, 115-116, 131
en difusión facilitada, 120
proteínas de choque térmico, 314
proteínas de enlace de cadena simple, 273, 274t, *275*
proteínas de la membrana, 106, 108–109, *108*, *110*
funciones, 114–115, *114*, 130
movimiento, 109–110, *109*
orientación de, a través de la bicapa lipídica, 113-114, *113*, 130
síntesis de, 113, *113*, 114
tipos (clases), *108*, *110*, 111-113, *111*
Vea también proteínas; proteínas transmembrana; proteínas de transporte
proteínas de la superficie celular, 8
proteínas de los poros nucleares (porinas), *88*
proteínas de membrana integral, *108*, *110*, 111, *111*, 129
proteínas de movimiento, 60t
proteínas de protección, 60t
proteínas de superficie, 964
proteínas de transmembrana, *108*, 111, *111*, 115-116, 121, 127, 139, 141
proteínas de transporte, 60t, *114*, 115-116, 131
Vea también proteínas transportadoras; proteínas de canal
proteínas de unión a la clorofila, 195
proteínas del plasma, 940-941, 943
proteínas DELLA, 809-810
proteínas específicas de una célula, 370
proteínas estructurales, 60t
proteínas fibrosas, 64
Vea también colágeno
proteínas G estimulantes, 143
proteínas G
en el gusto, 926
en el olfato, 926
en la vista, 932
en señalización celular, 139, 142-143, 148
en señalización endocrina, 1059-1060
neurotransmisores y, 875
proteínas G estimulantes, 143
proteínas globulares, 61, 64-65, 67
Vea también hemoglobina
proteínas motoras (PsM)/proteínas, 97, 98, *99*
proteínas motoras en mitosis, 219, 220
proteínas periféricas de la membrana celular, *108*, *110*, 111-112, *111*
proteínas portadoras (transportadoras), 115, 131
bomba de sodio-potasio, 121, *122*, 123
bombas de iones (iónicas), 123, 146
bombas de protones, 121-123, *123*
en difusión facilitada, 120-121, *120*
proteínas quinasa activadoras de mitógenos, 148, *149*
proteínas quinasa como receptores, 139, *140*
proteínas quinasa en cascada, 141, *142*
proteínas quinasas, 224, 387
activación de, 167-168
en la señalización celular, 141, *142*, 143, 144, 146-147, 148, *149*, 151, *151*
en la señalización endocrina, 1059-1060
proteínas quinasa dependientes de AMP cíclico, 167-168
proteínas Ras constitutivas, 148
proteínas Ras mutantes, 148
proteínas reguladoras, 60t
proteínas "reporteras," 385
proteínas represoras (represoras), 309-310, 311, 314t
proteínas sin plegar , 67, 68, 314
proteínas virales, *301*
proteobacteria, 524t, 525, 527, 528t, 531
Wolbachia e invertebrados, 530
proteobacteria alfa, 528t
proteobacteria beta, 528t
proteobacteria delta, 528t
proteobacteria épsilon, 528t
proteómica, 339, 345
Protheria (subclase), 701, *701*
Vea también monotremas
Protista (reino reclasificado), 485, 486, 537
protistas, 13-14, 93, 485, 537-559
acuáticas, 538-539
ciclos vitales en, 232, 233; de *Chlamydomonas* (algas verdes), 553-554, *554*; de *Plasmodium, 546;* de moho mucilaginoso, 556-557, *557*; moho de agua acuático, 548-549, *548*
clados, 542t
clasificación de, *13*, 21, 485, 486, 486t, 537, *541*
como endosimbiontes. *Vea en* endosimbiontes
diversidad biológica de, 538-539, 558
esporas. *Vea en* esporas
evolución de, 539-540
filogenia, 539
fotosintéticos. *Vea en* protistas fotosintéticos
importancia de, 538
locomoción. *Vea en* tipos de locomoción
paredes celulares. *Vea* paredes celulares
planos corporales en/tipos de, 538
reproducción. *Vea* reproducción protista
tipos de nutrición, 538
supergrupos, 485, 486, 539-540, *541*, 542t. *Vea también* arcaeplástidos; cromalveolados; excavados; rizarios; unicontes
Vea también actinópodos; algas; alveolados; amebas; coanoflagelados; diatomeas; diplomonados; euglenoides; foramníferos; parabasálidos; protozoa; mohos mucilaginosos; estramenópilos; tripanosomas; moho del agua; *y protistas específicos*
protistas cenocíticas, 538
protistas fotosintéticos, 538, 539, *552*
algas doradas, 551
algas pardas, 549

algas verdes, *538*, 553
cromoalvelados, 544
dinoflagelados, 545
euglenoides, 543
Protocolo de Montreal, 1260
proto-oncogenes, 387, 388, 389
protobiontes, 449, *449*, 463
protofilamentos, *101*
protonema (de musgos), 566, *568*
protonefridios, 1037, *1037*
en planarias, 649-650
en rotíferos, 660, *660*
protones, 27
características de, 29t
en enlaces iónicos, 35
número atómico y, 27-28
protoplasma, 82
protóstomos, 633, 638, 648-671, 671t
atributos/características, 636t, 671t
clasificación, *635*, 636t
clivaje o segmentación en, 633, 1109
formación del celoma en (proceso de esquizocelia), 633, *634*
y clivaje o segmentación en espiral, 1109
Vea también ecdisozoa; lofotrocozoos
protozoarios, 486t, 537
como endosimbiontes, 454
Tetrahimena, 13
vacuolas en, 93
Vea también protistas
protrombina, 943, *943*
protuberancia anular, 886, 886t, 888, 891t, *893*
regulación de la respiración, 1004
proventrículos (en aves), 700
Provincia de Liaoning (China), 461
provincia nerítica (del océano), *1233*, 1235, 1240
provincia oceánica, 1235-1236, *1235*, *1236*, 1240
provirus, 506
provirus de ADN, 300, *301*
Proyecto del Genoma Humano, 21, 26, *67*, 251, 326, 335, 349-351, 366
Proyecto Dinámica Biológica de Fragmentos de Bosque tropical (PDBFBT), 1250
Proyecto Genoma del Cáncer, 388
Proyecto "Tamaño mínimo Crítico de los Ecosistemas" o "Dinámica Biológica de Fragmentos de Bosque", 1250
proyectos de clasificación, 482
Prozac, 875, 906t
PRS de ARN (partícula de reconocimiento de señales del ARN), 299,299t
hormonas, 1062t, 1084t
prueba de hipótesis, 17-18, 19-20
hipótesis de la evolución biológica, 407-408, 409
prueba de Papanicolaou (frotis), 1087
prueba de predicciones, 18–19, 20
prueba genética prenatal, 362-363, *363, 364*, 366
prueba virtual: simulaciones por computadora, 18
pruebas
de equinoideos, 679
de foraminíferos, 551, *551, 552*
pruebas clínicas: en terapia de genes, 362
pruebas de embarazo, 979
pruebas genéticas, 339, 362-364
aspectos éticos de, 339, 366
diagnóstico prenatal, 362-364, *363*, *364*, 366
para cánceres, 831
para enfermedad de Huntington, 361, 363
Vea también cribado genético
Prusiner, Stanley, 513
PsAM (proteínas activadas por mitógenos), 148
PsAMs (proteínas asociadas a microtúbulos), 97, 98, *99*
pseudoceloma, 632-633, *632*, 638
en nematodos, *632*, 661, *662*
pseudocelomados, 632-633, *632*, 660
pseudocopulación por abejas, 788
pseudomonas, 528t
pseudópodos, 100, 538, 555
psilocibina (alcaloide), 620
Psilotum nudum, 574, 577
PsPSI. *Vea* potenciales postsinápticos inhibitorios
PsSN (polimorfismos de un solo nucleótido), 420
PTC (feniltiocarbamida, FTC), 926
Pteridophita (filo). *Vea* helechos; colas de caballo
pterosaurios (reptiles voladores), 458-459, *459*, 694, 695t
ancestros de, 458
clasificación de, *694*
extinción de, 460
Pterorus glaucas (mariposa cola de golondrina o mariposa tigre, del oriente), *786*
pubertad
en hombres, 1084
en mujeres, 1085, 1089
Puccinia (graminis), 622, 623
puente continental o de tierra entre Siberia y Alaska, 1238
puentes cruzados
en músculo esquelético, 852, *853*, *854*
en músculo liso, 856
PUER (proteína de unión al elemento de respuesta del MPA cíclico), 900
puerco espín, 704t, 1238
pulga del perro *(Ctenocephalides canis), 668*
pulgar opuesto, 466, 469
cladogramas en la evolución de, 494-496, *495*, *496*
pulgar. *Vea* dedo pulgar opuesto
pulgas, 668t, *668*
pulmones laminares (en forma de libro) , *662*, 665, *995*, 996
pulmones, 995, 996-998, *998*
como adaptaciones a la vida terrestre, 693
contaminación del aire y, 1007-1008
de artrópodos, 662, 665
de aves, 699, 998, *998*
de humanos, 999, 1001
de mamíferos, *995*
de peces pulmonados, *995*, 996
de reptiles, 695, 997, *998*
desarrollo de, 1116
efectos de fumar en, 1008, *1009*
evolución de, *684*, 690, 692, *995*, 996-998, *998*
manto, en el gasterópodo funciona como, 654
pulmones laminares o en libro, 662, 665, *995*, *996*
ubicación dentro del cuerpo, 628
Vea también sistema respiratorio
pulso arterial, 950
Vea también frecuencia cardiaca
Pundamilia (cíclidos en el Lago Victoria), 436-437, *436*, *437*, 441
Punnett, Reginald, 243
punto ciego (en la cabeza del nervio óptico, disco óptico), 930, *930*
punto de control del ciclo celular, 224-225
punto de control del huso (en mitosis), *225*
punto de equilibrio, 834
para el peso corporal, 1030
punto de control G_2-M, 225
punto de compensación lumínica, 209
puntos calientes o de alta actividad , de la mutación (en ADN), 303
puntos críticos de la biodiversidad, 1249, *1250*, 1261
puntos de control de metafase-anafase, 225
purinas, 68, *68*, 267
Python sebae, 405
Pyrococcus furiosus, 528t, *528*
Pyrus communis (pera), *794*

Quelicerados (subfilo), 663t, 664
Quelicerados, 663t, 664-666, 673
queliceros, 664
quelípedos (tenazas de langostas), 667, *667*
quema controlada, 1213, *1213*
quemaduras: proteínas genéticamente modificadas para tratar, 339
queratina, 843
Quercus. Vea robles
Quetzalcoatlus, 458-459
quiasma, 230-231, *231*
quiasma óptico, 933, *933*
quilomicrones, 1023, 1025
Quilópodos (clase), 663t, 664
quimera, 384
química; importancia, 26-27
Vea también ácidos; átomos; bases; enlaces químicos; reacciones químicas; elementos; moléculas
quimioautótrofos, 209, 524, 524t, 1209
quimiocinas, 968
quimioheterótrofos, 209, 524, 524t
quimiorreceptores, 914, 915t, 924-927, 935
del gusto, 924, *924*, 925-926
del olfato, 924, 926, *927*
para despejar las vías respiratorias, 1007
para regulación respiratoria, 1005
quimiósmosis, 158, 190
como acoplada a la cadena de transporte de electrones, 182-184; o no acoplada, 183
en fotosíntesis, *201*, 202-204, *203*, 206t
en respiración aeróbica, *174*, 175, 182-184, *183*, *185*
rendimiento de ATP, 184, *185*, *186*
quimiotaxis, 521
quimiotripsina, 1021
quimiótrofos, 209, 524
quimo, 1019
quinasas, 139, 164, 320
fototropinas, 804
histidina quinasas, 139-141
Vea también quinasas dependientes de ciclina; proteínas quinasas; quinasas tiroxinas
quinesina, 98, 99
quinocilio, 919, *919*
quitina, 55, *56*, 548, 602
quitones, 653t, *653*, 654
quitones cuna de mar *(Tonicella lineata), 653*
quitridios (quitridiomicetos), 606t, *606*, 606-607, *607*, 623
ciclo vital, 607, *608*
R (símbolo de radical), 49, *50*
rábano *(Raphanus sativus), 719*
rabdoma, 927, *929*
rabdovirus, 508t
rabia: causa de, 508, 508t
radiación (adaptativa). *Vea* radiación adaptativa
radiación(es) adaptativa, 440, 441, 444
de amniotas, 693-694
de anfibios, 457
de antropoides, 468
de aves, 441, *442*, 462
de dinosaurios, 460
de mamíferos, 441-462, 701
de marsupiales, 702-703
de peces, 457, 689
de plantas con flores, 462, 701
de plantas vasculares, 457
de reptiles, 458, 459-460, 693-694
extinción y, 441-442
y diversidad biológica, 440, 441
Vea también radiación/explosión cámbrica; emigración síndrome de inmunodeficiencia adquirida. *Vea* SIDA
radiación/explosión en el Cámbrico, 455, 629-630
fósiles del, *457*, 663
radiación solar (energía solar), 1208, *1209*
efecto invernadero y, 1256, 1262
en grandes alturas, 1220
y temperatura de la Tierra, 1210, 1215
radiación solar: *Vea también* luz; luz solar
radiación ultravioleta (UV), 447-448
marcas de, en las flores, 787
ozono y, 1260
y piel, 844
Vea también luz; luz solar
radiados (peces), 686t, 688, *688*
receptores electro/electromagnéticos, 916
radicales libres, 96, 1027-1028
radícula (raíz embrionaria), 762, 791, *791*, 797
radio (hueso), 846-847, *848*
radioisótopos, 29, 398
aplicaciones de, en la medicina , 29-30
datación de fósiles con, 400
decaimiento de, 29, 398-400, *400*
radiolarios, 552
rádula (de moluscos), 652
raíces, 761-779
crecimiento secundario en, 767, *768*, 778
crecimiento/formación de, 719, 810
embrionarias (radículas), 762
especializadas (modificadas), 767, *769*, 778
estructura, 762-763, 778; en eudicotiledóneas herbáceas, 763-766, *764*, *765*; en monocotiledóneas, 766-767, *767*; en plantas leñosas, 767, *768*
funciones, 594, 761-762, 767, *769*
intercambio de cationes en, 773, *773*, 779
secciones transversales: en eudicotiledóneas, *764*; en monocotiledóneas, *767*
mutualismo: con hongos. *Vea* micorrizas; con bacterias rizobiales (raíces leguminosas), 528t, 531, 771-772, *771*
sistemas de tejidos, *711*
transporte de minerales en, 763-765, *764*, *765*, 766; a través de membranas celulares, 765, 766
transporte de agua en, 763-765, *764*, *765*, 766, 778; a través de membranas celulares, 765, 766
Vea también sistema(s) de raíces
raíces adventicias, 762, 767
raíces aéreas, *767*, *769*
raíces de contrafuerte, 767, *769*
raíces del árbol tamarisco o pino salado, 761
raíces especializadas, 767, *769*, 778
raíces fúlcreas (en forma de zancos), 767, *769*
raíces laterales (raíces rama), 765-766, *766*
raíces secundarias (raíces laterales), 765-766, *766*
raíz embrionaria (radícula), 762
raíz (en cladogramas), 494
ramas (en cladogramas), 487, 494-496
ramas pequeñas, 750, *751*
ramificación dicotómica de tallos, 574
rana, 692
características, 686t
cerebro, *887*
común, Rana temporaria, 1079
deformidades en, 1245, *1245*
disminución de las poblaciones, 1245
experimentos de trasplante nuclear en, 372, *373*
mecanismos de aislamiento reproductivo, 428, 429, 430
poblaciones en declive, 606
pulmones, 996, *998*
punta de flecha, 1181
rana de la madera, 428, *428*, 429t; masas de huevos, *14*
rana leopardo, 428, *428*, 429, 430
rana mugidora, 417, 430
ranas arbóreas del Pacífico, *1245*
ranas leopardo del norte, 1245
secreciones de la piel, 842
rana arbórea del Pacífico, *1245*
rana de la madera *(Rana sylvatica)*, 428, *428*, 429
masa de huevos, *14*
rana leopardo *(Rana pipiens)*, 428, *428*, 429, 430
rana mugidora, 417, 430
Rana pipiens (rana leopardo), 428, *428*, 429
rana punta de flecha*(Dendrobates)*, 1181
Rana ridibanda (rana), 842
Rana sylvatica. Vea rana de la madera
Rana temporaria (rana común), *1079*

ranas leopardo del norte, 1245
ranchos ganaderos: deforestación y, 1255
Ranvier, nodos de, 862, *862*, 871, *872*
Raphanus sativus (rábano), *719*
Raphia ruffia (palmera de rafia), 729
rasgos, 239
alelos y, 255
característicos de los primates modernos, 466
dominantes. *Vea* rasgos dominantes
rasgos de la historia de vida, 407-408, 1161-1164
recesivos. *Vea* rasgos recesivos
reversión de, 489
Vea también atributos; características homólogas; características homoplásticas
rasgos de la historia de la vida, 407-408, 1161-1164
rasgos recesivos, 240
probabilidades de, 364-365
rastreo de las rutas bioquímicas, 29
rastreras (estolones), 798, *798*
rata canguro, 1039, 1189, 1225
rata topo, desnudo, 1148
ratas, 704t
aplicabilidad de estudios a otros organismos, 26
en condiciones operantes, 1132-1133
feromonas y, 1139
rata canguro, 1039, 1189, 1225
rata topo desnudo, 1148
ratite (aves), 699
ratón de cactus *(Peromyscus eremicus)*, 838
ratón de campo: dinámica de redes alimenticias, 1199
ratón de laboratorio. *Vea* ratón *(Mus musculus)*
ratón de patas blancas *(Peromyscus leucopus)*, *415*, *795*
ratón de patas blancas: en comunidades, 1175, *1175*
ratón marsupial *(Dasycerus)*, *702*
ratón quimera, 384, *384*
ratón *(Mus musculus)*, 251, 704t
como organismo modelo, 376, *377*, 384-386, 389. *Vea también* modelos de ratón
cromosomas del, *215*
desarrollo del, 384
desórdenes genéticos/enfermedades genéticas estudiadas en, 351, 356, 359, 360-361, 366
embrión del, *307*
endogamia en , *415*
estudios de obesidad en, 1030
estudios de ratón desnudo o calvo, 984
estudios sobre el envejecimiento en, 385-386
experimentos en ratón transgénico, 341, *341*, 384-385, *385*, 874
feromonas y, 1139
genes homeóticos (homeobox) en, 385
genes *Hox en* , 381, *381*
genoma del . *Vea* genoma
homólogos marsupiales, *702*
quimérico, 384, *384*
ratones "knockout", 336, 385-386
terapia génica en, *362*
variación epigenética en el , *316*
ratones, 704t
ratón del cactus, 838
Vea también ratón *(Dacycerus)*; ratón *(Mus musculus)*; ratón de patas blancas
ratones "knockout", 336, 385-386
Raya de manchas azules *(Taeniura lymma)*, *688*
rayos de la médula (o rayos medulares), 745
rayos gamma, 194, *194*
razonamiento deductivo, 16
RCP(resucitación o reanimación cardiopulmonar), 1006
RE. *Vea* retículo endoplasmático
reabsorción (de filtrado glomerular), 1044-1045
reabsorción de agua (en riñones), 1045-1046, *1046*
hormona antidiurética y, 1046-1047, *1048*
reabsorción de sal (en riñones), 1045-1046, *1046*
aldosterona y, 1047-1048
reacción cortical, 1108, 1109
reacción de alarma (respuesta al estrés), 148, 1071-1072, *1072*, 1073
reacciones acopladas. *Vea* acoplamiento de reacciones
reacciones alérgicas, 987-988
reacciones dependientes de la luz (en la foto síntesis), 198-199, 199-204, *199*, 206t
reacciones de oxidación-reducción. *Vea* reacciones redox
reacciones endergónicas, 157-158, *157*, 169, 175
como acopladas a reacciones exergónicas, 158-159, 160
reacciones espontáneas, 157
reacciones exergónicas, 157, *157*, 169, 173
difusión como, 158
reacciones endergónicas como acopladas a, 158-159, 160
reacciones no espontáneas, 157-158
reacciones oscuras, 199
reacciones redox (reacciones de oxidación-reducción), 36-37, 43
en respiración aeróbica, 173
fotosíntesis como, 198
transferencia de energía en, 161-162, *173*
reacciones químicas, 31-32
acopladas. *Vea* acoplamiento de reacciones (acoplamiento de energía)
cambios de energía libre durante, 157-158, *157*, 158, *173*
catalizadores. *Vea* enzimas
concentraciones y rapidez de reacción de enzimas/substratos, 166-167, *166*
ecuaciones para. *Vea* ecuaciones químicas
energía de activación de las. *Vea* energía de activación
equilibrio dinámico en, 32, 42, 116, 158, 169
Vea también vías (rutas) anabólicas; vías catabólicas; reacciones endergónicas; reacciones exergónicas; reacciones redox
reactivos en reacciones químicas, 32
recaptación de neurotransmisores, 875, *904*
recepción (en señalización celular), 136, *136*, 137-141
recepción (en señalización nerviosa), 861, 912, *913*, 914
recepción sensorial, 861, 912, *913*, 914
Vea también transducción de energía en recepción sensorial;
receptáculo (de la flor), 591, *591*, 782, *783*
receptáculos seminales de lombrices de tierra, 658
receptor adrenérgico beta, 951
receptor de auxinas TIR1, 805, 806
receptores, 135, 136, 138-141, 151-152
de hormonas vegetales, 805, 806, 807
de neurotransmisores, 860, 875, *876*
dominios de, 138
proteínas de membrana como, *114*, 115
receptores de glutamato, 900, *901*
receptores de lipoproteínas de baja densidad (LBD), 126, *126*
sensoriales. *Vea* receptores sensoriales
síntesis de, 138
y actividad enzimática, 148
receptores acoplados a proteínas G, *139*, *140*, 148, 151, 152
en transducción de señales, 142-143, 152, 1059-1060
receptores articulares, 915t, 918
receptores asociados a enzimas, 139-141, *140*, 152, 1060
en transducción de señales, 146-147, 152
receptores auditivos, 920-924, *923*
receptores de célula T (RsCT), 973
diversidad de, 979
receptores de dolor (nociceptores), 914, 915t, 916
receptores de glutamato, 900, *901*
receptores de hormonas, 1057
receptores de la superficie celular, 1059-1060
receptores de la gravedad, 915t, 916
otolitos, 920, *921*
Vea también estatocistos
receptores de la superficie celular, 138, *138*, 139-141, *140*, 1059- 1060
Vea también receptores unidos a enzimas; receptores unidos a proteína G; receptores unidos a canales de iones (iónicos)
receptores de la superficie de una célula vegetal, 139
receptores de luz azul, 138, 804, 816-817
receptores de luz roja, 138, 814-816
receptores de movimiento de giro, 920, *920*, 934
receptores del movimiento de agua, 919, *919*
receptores de NMDA (N-metil-D-aspartato), 900, *901*
receptores de reconocimiento de patrones, 966
receptores de sonido, 915t, 920-924, *923*
receptores de temperatura (termorreceptores), 914, 915, 915t
receptores de tipo toll, 966
receptores de tirosina quinasa, 139, 148, 1060
receptores del factor de crecimiento, 387, *387*, 389
receptores electromagnéticos, 914, 915t, 916, 934
receptores intracelulares, 138, *138*, 141, *146*, 147, 152
receptores ligados a canales iónicos(canales de compuerta ligando), 139, *140*, 152, 875, *876*
en la transducción de señales, 141-142, 152
receptores LPBD, 126, *126*
receptores MPA, 900, *901*
receptores olfatorios, 924, 926, *927*
necesarios para la vida terrestre, 692
receptores sensoriales, 912, 914, 915-933, 934
adaptación a estímulos de, 912-913, 917
clasificación/tipos de, 914, 915t
de dolor, 914, 915t, 916
de flujo de agua, 919, *919*
de la gravedad. *Vea* receptores de gravedad
de la vista, 927-933
de movimiento de músculos, 918, *918*
de movimientos de giro, 920, *920*, 934
de olores, 924, 926, *927*
de órganos internos, 916
de sabores, 924, *924*, 925-926
de sonidos, 920-924, *923*
del tacto, 916-917, *917*
electro/electromagnéticos, 688, 914, 915t, 916
en la piel, 843
impulsos nerviosos provenientes de, 914
nociceptores, 914, 915t, 916
termorreceptores, 914, 915, 915t
Vea también quimiorreceptores; mecanorreceptores; fotorreceptores; *y receptores específicos*
receptores táctiles, 915t, 916-917, *917*, 934
receptores vegetales de proteínas quinasas plantas, 139
rechazo de trasplante, 988-989
rechazo de un injerto, 988-989
recién nacidos (humanos), 1121
prueba de fenilcetonuria (PKU) en , 358, 364, 367
recombinación (recombinación genética), 246, 249, 522-524, *522*, *523*
de genes ligados, 250, 250t, *251*
distribución independiente y, 245-246
en meiosis, 230, 231
nuevas proteínas a partir de, 298
recombinación homóloga, 336
y variación, 230, 231
Vea también cruzamiento; tecnología de ADN recombinante
recombinación genética. *Vea* recombinación
recombinación homóloga, 336
reconocimiento celular, *114*, 115
reconstrucción de los huesos, 847
recto, *1016*, 1023
recursos limitantes, 1176-1177, 1186
para plantas, 777
recursos naturales: crecimiento poblacional y, 1169
recursos: crecimiento poblacional y, 14, 394, 395
rechazo de trasplantes, 988-989
redes alimenticias de detritus
zona béntica del océano, 1234
estuarios y, 1231
ecosistema de bosque de algas, 1234
redes nerviosas (en cnidarios), 644, 883, *883*
redes neurales, 860-861, 878
redes tróficas o alimentarias, 1198, *1198*, 1215
Redi, Francesco, 5
reducción, 37, 161
reduccionismo, 6, 21
reductasa de succinato-ubiquinona, 180, *182*
reflejo de buceo, 1007
reforzamiento de zonas híbridas, 437, *438*
refuerzo negativo en condicionamiento operante, 1132
refugios de fauna silvestre, 1249
regeneración, 86
en esponjas, 643
en *Hydra*, 645
en pepinos de mar, 680
experimentos con *Acetabularia*, *86-87*
región afótica (del océano), 1235
región C de anticuerpos/inmunoglobulinas, 977, *977*
segmentos de genes para la, 979, *980*
región cervical (columna vertebral), 846
región coccígea (columna vertebral), 846
región constante. *Vea* región C de anticuerpos/inmunoglobulinas
región de Sahel, 1257
región del organizador nucleolar, 89
región del Valle de la muerte: especiación alopátrica en, 432
región lumbar (columna vertebral), 846
región sacra (columna vertebral), 846
región torácica (de columna vertebral), 846
región V de anticuerpos/inmunoglobulinas, 977, *977*
segmentos de genes en la, 979, *980*
región variable. *Vea* región V de anticuerpos/inmunoglobulinas
registro fósil, 397-400, *398*, *399*
animales en: orígenes, 628, 629
como incompleto, 438, 439
esponjas en, 629
historia de la vida en, 451-452, 452-453, 455-462
hongos en, 605
plantas con flores en, 434-435, 596-597
semillas en, 587
sesgo en, 397-398
transición de pez-tetrápodo en, 443, 457, 690-692
Vea también fósiles
regla de Hamilton, 1146
regla de la suma, 247-248, 260
regla del producto, 247, 260
reglas de Chargaff, 267-268
Vea también hormonas; neurotransmisores; moléculas de señalización
regulación del pH, 42, 61
regulación génica. *Vea* regulación génica o de genes reguladores, 834
regulación específica tisular(regulación génica), 314
regulación génica o genética , 215, 307-321, 370
en bacterias, 308-309, 309-314, 320
en células eucariotas, 308-309, 314-320, *315*, 321

experimentos en el ratón transgénico, 341, *341*, 384-385,*385*
mecanismos de, 307-308
Vea también silenciamiento de genes o génico
regulación hormonal
de la concentración de calcio, 1053-1054, *1054*, 1067, *1068*
de la concentración de glucosa, 1068-1069, *1070*
de la reproducción femenina, 1089-1093, *1091*, *1092*
de la reproducción masculina, 1084, 1084t, *1085*
de la secreción de la tiroides, 1066-1067, *1067*
regulación paracrina, 137, *137*
regulación por aumento de receptores de hormonas, 1057
regulación por aumento del receptor de hormonas, 139, 1057
regulación por disminución del receptor de hormonas, 138-139, 1057
regulación por retroalimentación de la glicólisis, 186
regulación temporal (regulación génica), 314
reguladores alostéricos, 167
reguladores locales, 137, 151, 1055-1057
Vea también factores de crecimiento; histamina; óxido nítrico; prostaglandinas
reino biogeográfico australiano, 1238, *1238*
reino biogeográfico de Etiopía, 1238, *1238*
reino biogeográfico Neártico, 1238, *1238*
reino biogeográfico Neotropical, 1238, *1238*
reino biogeográfico Oriental, 1238, *1238*
reino biogeográfico Paleártico, 1238, *1238*
reinos biogeográficos, 1238, *1238*, 1240
reinos (en taxonomía), 11, 483, 483-485, 486t
reinos reclasificados, 485. *Vea también* Procaryotae; Protista
Vea también Animalia (Animal); Archaea; Bacteria; Fungi (Hongos); Plantae (Plantas)
relación entre área superficial y volumen celular, 76, 77
origen del término, 77
relación entre área superficial y volumen: en las células, 76, 77
relación madre-hijo, niño-niñera, 897
relaciones evolutivas (relaciones filogenéticas), 489
como se muestra en cladogramas, 486-487, *487*, 491-492, *492*, 496, *496*
de perros domésticos, 491, *491*
entre animales, 629, 630, 633, *635*
entre eucariotas, 537, 539-540, *541*, 555, *555*
entre hongos, 605, *606*
entre plantas, *565*, *573*, *585*, *597*
estudio de diversidad biológica y. *Vea* sistemática
grupos o taxones como base de, 491-492. *Vea también* grupos monofiléticos; grupos parafiléticos
reconstrucción de, 489-492, 493-497, *495*, *497*
y desarrollo embrionario, *381*, 630
Vea también clados; cladogramas; clasificación
relaciones filogenéticas. *Vea* relaciones evolutivas
relaciones posturales: receptores sensoriales en, 918, *918*
relaciones sexuales (cópula)
respuesta sexual humana, 1097-1098
relajación muscular, 852
relojes biológicos, 816-817, 894-895, 930, 1135
relojes moleculares, 490-491
renacuajos, 692
rendimiento de energía
en la respiración aeróbica, 184-186, *186*, 190
de los nutrientes, 186-187
renina, 954, 1042, 1048
renos: capacidad de carga en, 1158, 1160
reovirus, 508t
reparación de apareamientos de bases erróneos (en la replicación del ADN), 276-277
reparación de nucleótidos suprimidos (durante la replicación del ADN), 277, *278*
repartición de recursos, 1179, 1193
repeticiones de secuencias simples de ADN (RsSS), 340
replicación conservativa, 271, 272, *272*
replicación de virus. *Vea en* reproducción
replicación de ADN, 88, *263*, 271-278, *274*, *275*
clonación, 324-329
en bacteria, 223
en el ciclo de la célula, 217, *227*
en virus de ADN, 509
errores en, 273, 276-277, 303
mecanismo, semiconservativo, 271-273, 280
mecanismos de reparación, 276-277, *278*, 280
origen/orígenes de, 223, 273
polimerasas de ADN en, 274, 274t, 304
proteínas involucradas en, 273-276, 274t, 280
reducción de superenrollado del, 273
síntesis de ADN en, 274-275, 275-276
técnica de reacción en cadena de la polimerasa, RCP, 329-331, *330*, 344
tipos, 271, *272*
replicación del ADN. *Vea* replicación del ADN
replicación del ADN viral, 506, *506*, 509
replicación dispersiva, 271, 272, *272*
replicación semiconservativa, 271-272, *272*, 280
repolarización de la membrana plasmática / membrana neuronal, 868-869, *870*, *871*, 875
represa de castores, *1196*, 1197
represas: en ecosistemas de corrientes de agua (sistema lótico), 1229
represor lac (de lactosa), 309-310
reproducción, 5, 1077-1104
en animales. *Vea* reproducción animal
en eucariotas. *Vea* ciclos vitales
en eucariotas. *Vea* reproducción de hongos
en humanos. *Vea* reproducción humana
en iteróparos, 1162, 1170
en mamíferos: regulación de, *150*
en plantas. *Vea* reproducción de plantas
en procariotas, 521-523; división celular, 222-223, *224*, *517*, 522
en protistas. *Vea* reproducción de protistas
en virus. *Vea* reproducción viral
en hongos. *Vea* reproducción de hongos
éxito reproductivo diferencial, 14-15, 394, 395
partenogénesis en invertebrados, 530, 1109, 1141
por fragmentación, 1078
reproducción molecular, 450-451, *451*
semélparos, 1162, *1162*, 1170
transferencia de genes: vertical, 487, 522. *Vea también* transferencia horizontal de genes
Vea también reproducción asexual; división celular; apareamiento o emparejamiento(s); relaciones sexuales; reproducción sexual
reproducción animal, 627, 637
en esponjas, 642-643
en gusanos planarios, 650
en hidrozoos, 645, *646*
en lombrices, 658
en reptiles, 694-695
en tiburones, 688
en tierra, 628-629
en trematodos, 650
en tunicados, 682
fertilización y, 1107-1109
reproducción asexual, 5, *5*, 226, 1078
en animales: hidrozoos, 645, *646*; esponjas, 642
en hongos ascomicetos, 603-604, *604*, 612. *Vea también* reproducción micótica
en plantas con flores, 781-782, 797-799, *798*, 801; vs. reproducción sexual, 799-800
en procariotas, 521-523, 535; división celular, 222-223, *224*, *517*, 522
en protistas, 539. *Vea también* reproducción en protistas
Vea también transferencia de genes horizontal o lateral; mitosis
ventajas y desventajas de, 800
vs. reproducción sexual, 1079-1080; en plantas con flores, 799-800
reproducción de hongos, 603-605
en ascomicetos, 605, 611-612, *613*
en basidiomicetos, 605, 612-614, *616*
en cigomicetos, 607-609, *610*
en glomeromicetos, 609
en microsporidios, 609
en quitridiomicetos, 607, *608*
reproducción de plantas, 781-800
en antocerofitas, 570
en cicadáceas, 587
en coníferas, 585-587, *586*
en equisetos, 575
en helechos, 573-574, *576*
en hepáticas, 568-570, *569*
en licopodios, 572
en musgos, 566-567, *568*
en plantas con flores: asexual, 781-782; sexual, 589, 590-594, *593*, 781, 782-797; sexual vs. asexual, 799-800, 801
en plantas heterosporas, 576-578
reproducción en protistas, 539
en algas doradas, 551
en algas pardas, 550
en algas verdes, 553-554, *554*
en amebas, 5, *5*, 555
en apicomplejos, 546, *546*
en ciliados, 547-548, *547*
en diatomeas, 549, *549*
en moho del agua, 548-549, *554*
reproducción humana
espermatogénesis, 233, 1080, *1082*, 1084, *1085*
fertilización, 1093-1095, *1094*
métodos de control de natalidad, 1098-1101, 1099t
oogénesis, 233, 1085-1086, *1088*
preñez, 1095
proceso de nacimiento (parto), 1062, 1096, *1097*
regulación hormonal: en mujeres, 1089-1093, *1091*, *1092*; en hombres, 1084, 1084t, *1085*
sistema de órganos femenino, *833*, 1084-1093, *1086*
sistema de órganos masculino, *833*, 1080-1084, *1080*
reproducción molecular, 450-451, *451*
reproducción sexual, 5, *5*, 214, 225-227, 627, 637, 1077-1105
como ventajosa, 781, 799, 800, 1079-1080
en animales: *Vea también* reproducción animal
vs. reproducción asexual, 1079-1080; en plantas con flores, 799-800
barreras en , 428-430, 430, *431*, 444
costo energético de la, 800, 1079
condiciones ambientales y, 804
en plantas con flores, 589, 590-594, *593*, 781; vs. reproducción asexual, 799-800, 801
en hongos, 604-605, *604*, 612. *Vea también* reproducción de hongos
en protistas, 539. *Vea también* reproducción en protistas
y variación, 5, 226, 420
Vea también fertilización; apareamiento o emparejamiento; meiosis
reproducción viral, 265, *266*, 504-506, 507-511, *510*, *511*
ciclo lisogénico, 506, *506*, 515
ciclo lítico, 505-506, *505*, 515
reproducción viral en. *Vea* reproducción viral
los virus como evolución de, 512
paredes. *Vea* paredes celulares
trabajo en, 155
Vea también células del sistema inmune
Reptilia, 685, 686t
reptiles, 458-460, 695-700
adaptaciones a la vida terrestre de, 628, 693, 694-695
antigüedad de los reptiles, 458-460, 693-694
aves como evolucionadas a partir de, 460, 461, 490, *494*, 697-699, 706
características de, 686t, 694-695, 706
cerebro en, *887*, 888
clasificación de, 493, *494*, *684*
clivaje o segmentación de embrión, 1109, 1111
como ectotérmicos, 695, 836, *837*
corazón en, 946, *947*
escamas en, 695, 843
especies en peligro, 1253t
evolución de, 456t,
extinción en masa de, 441-442, 460-461
grupos (órdenes), *694*, 695-696, 706
huevos telolecitales de, 1111
intercambio gaseoso en, 997
marinos. *Vea* ictiosaurios
origen de, 456t, 457
pulmones en, 997, *998*
radiaciones adaptativas de, 458, 459-460, 693-694
respiración en, 946
semejantes a mamíferos. *Vea* terápsidos
sistema circulatorio en, 946, *947*
voladores. *Vea* pterosaurios
y mamíferos. *Vea* amniotas
Vea también iguanas; serpientes
reptiles marinos. *Vea* ictiosauros
reptiles semejantes a mamíferos, 457, 458, 466
reptiles voladores. *Vea* pterosaurios
resfriado, común: causa de, 508t
resina (brea), 584
resistencia a la insulina, 1070, 1070-1071
resistencia a las drogas. *Vea* resistencia a drogas
resistencia al flujo sanguíneo, 951-952
resistencia de los patógenos
a antibióticos, 326, *326*, 534
a medicamentos antimaláricos, 546
a medicamentos antivíricos, 512
resistencia muscular, 855
resistencia periférica al flujo sanguíneo, 951-952
resistina: y diabetes, 1071
resolución (poder de resolución)
de los microscopios, 77
del ojo humano, 79
resonancia (en fotosíntesis), 200
respiración
iniciación de, en un neonato, 1123
mecánica de, 1001-1002, *1001*, 1009
regulación de, 1004-1006, 1009
Vea también intercambio gaseoso; respiración, ventilación
respiración, 993
en anélidos, 657
en anfibios, 946
en reptiles, 946
organísmica, 173, 993
respiración cutánea, 657
Vea también respiración aeróbica; respiración anaeróbica; respiración celular; fermentación; intercambio gaseoso; sistema(s) respiratorio(s)
respiración aeróbica, 95, 173, 186, 189
ciclo de ácido cítrico, 174t, *174*, 175, 177, *181*
eficiencia de, 186
formación de acetil CoA, 174t, *174*, 175, 177

glicólisis o glucólisis. *Vea* glicólisis
quimiósmosis, *174*, 175, 182-184, *183*, *185*
rendimiento de energía, 184-186, *186*, 190
rendimiento energético del ATP, 184-186, *186*
transporte de electrones en, 174, 175, 177, 186; cadena de, 174t, 175, 177-184, *182*, *185*, 186
vs. fermentación, 188t, 453
vs. respiración anaeróbica, 188t
respiración aeróbica, continuación vs. fotosíntesis, 204t
etapas, 173-186, 174t, *174*, 189
regulación de, 186, 209
tipos de reacción en, 175
y fotosíntesis, 209
respiración anaeróbica, 173, 187-189
síntesis de ATP en, 187-188, 855
vs. fermentación, 188t, 190
vs. respiración aeróbica, 188t
respiración celular, 8-9, *9*, 10, 154, 172-191
en bacterias, 524
gradiente de concentración en, 158
Vea también respiración aeróbica; respiración anaeróbica; fermentación
respiración cutánea, 657
respiración de las raíces (neumatóforos), 767, *769*
respiración en plantas: productividad, 1200-1201, 1201t
respiración organísmica, 173, 993
Vea también respiración
respuesta (a la señalización celular), 136, *136*, 147-150
respuesta a estrés (reacción de alarma), 148, 1071-1072, *1072*, 1073
respuesta al crecimiento inducido por contacto (en plantas), 805, 811
respuesta de hipersensibilidad (en células vegetales), 817, *817*, 819
respuesta de tropismo hacia la luz en plantas. *Vea fototropismo*
respuesta inmune primaria, 980, *981*
respuesta inmune secundaria, 980-981, *981*
respuesta no condicionada/estímulo no condicionado en
sabor umami, 926
respuesta sexual humana, 1097-1098
respuesta(s) inmunológica(s) no específica(s), 964-965, 966-970, 989
células que participan en, 966-967
en invertebrados y vertebrados, 964-965, 989
sistema del complemento de la, 968, 969
Vea también citocinesis; inflamación
respuestas graduales/potenciales (señalización local), 867, 869, 879
potenciales postsinápticos, 875-877
potenciales receptores, 912, *913*
respuestas inmunes
evolución de, 964-966
exageradas/perjudiciales. *Vea bajo* hipersensibilidad (del sistema inmune) a infección por HIV, 984
no específicas, 964-965, 966-970
primarias, 980, *981*
regulación de, 968
secundarias, 980-981, *981*
Vea también respuestas inmunes no específicas; respuestas inmunes específicas válvula ileocecal, 1023
respuestas inmunitarias específicas, 964, 970-973, 989
células involucradas en, 971-973, *972*, 990; complejo de histocompatibilidad mayor, 973
Vea también respuesta inmunitaria mediada por anticuerpos; respuesta inmunitaria mediada por células de defensa
restauración ecológica, 1251, *1252*
restos de mamut lanudo, 397
restos humanos en turberas pantanosas, 567, *568*
restricción de calorías, 1124
y envejecimiento, 385
resucitación cardiopulmonar (RCP), 1006
resuello del aire, 837
retardo mental: causas de, 93, 94, 352, 352t, 354, 356, 358, 361, 1067
Reticulitermes flavipes (termita subterránea oriental), *668*
retículo endoplásmico (ER), 74, *83*, *84*, *85*, *88*, 89-91, 90t, *91*, 103
lumen del, 89, *91*, *92*
membranas del, 89
polipéptidos en, 299
síntesis de proteínas en, 113, *113*
retículo endoplásmico liso/REL, *83*, *84*, *85*, 89, 90t, *91*, 103
retículo endoplásmico rugoso o áspero/RER, *83*, *84*, *85*, 88, 89-91, 90t, 92, 103, 113
ribosomas en, 89-90
síntesis de proteína, 90, 113, *113*
retículo sarcoplásmico, 850, *851*
retina, 928-933, *930*
causa de la degeneración de la, 99
componentes y organización de, 929-930, *931*, 935
integración de información visual en, 933
vía nerviosa en, *931*
retinol (vitamina A), 1027t
retirada (interrupción del coito), 1099t
retirada refleja, 889-891, *890*
retrotranscriptasa. *Vea* transcriptasa inversa
retrotransposones, 303
retrovirus, 300, 305, 341, 508t, *509*, 984
ciclo vital, *511*, 515
en producción de animales transgénicos, 341
como vectores, 341, 359
Vea también VIH
reversión de rasgos a su estado ancestral, 489
reversión del sexo en el gen Y (RSY), 252
reversión del sexo: jerarquías de dominancia y, 1139
Revolución Industrial, 478
Reznick, David, 407-408, *408*
Rhagoletis pomonella (larvas de las moscas de la fruta), 435-436, *435*
Rhincodon (tiburones ballena), 688
rhizaria (supergrupo), 542t, 551-552, 559
clasificación, *541*, 551
Rhizobium, 1204, *1205*
Rhizophora mangle (manglar rojo), *1232*
Rhizopus stolonifer. *Vea* moho negro del pan
RhoGAM, 987
Rhynia gwynne-vaughanii, 579, *579*
Rhynia major. Vea Aglaophyton major
riboflavina (vitamina B_2), 1027t
ribonucleasa, 1021
ribonucleasa bovina, *66*
ribosa, 52, 68, *69*, 159, 285
ribosomas, 74, *83*, *84*, *85*, 89, 90t, *91*, *92*, 286-287, 294, *294*, *295*, 304
en células procariotas, 82, *82*
en retículo endoplasmático (RE) rugoso, 89-90
síntesis proteínica, 90, 113, 294
sitio de unión en, 294, *294*
tamaño de, *76*
traslocación de, 295-296, *296*
ribosomas adheridos o asociados, 90
ribosomas de ARNr, 525
Vea también subunidad pequeña de ARNr
ribosomas libres, 90
ribozimas, 68, 293, 450-451
ribulosa-1,5-bisfosfato carboxilasa oxigenasa. *Vea* rubisco
Rickettsia prowazekii, 533t
Riftia pachyptila (gusanos tubulares): en ecosistemas de chimeneas hidrotermales, 1209, *1209*
rigor mortis, 855
rincocele en nemertinos, 652
riniofitas, 579
rinitis, alérgica. *Vea* fiebre del heno
rinocerontes, 704t
riñones, 1040-1043, *1041*, *1042*, *1043*
adaptaciones a ambientes terrestres, 693, 1039-1040, 1049
adaptaciones a hábitats de agua dulce/marinos, 1038-1039
desintoxicación o detoxificación en, 94
estructura, 1040, *1041*, 1042-1043, *1042*, 1049
filtración de sangre por los, 1043-1044, *1043*, *1044*
filtrar, 1042, 1044; reabsorción y concentración de, 1044-1046, *1047*
flujo de sangre a través de los, 1043, 1046
funciones, 1042, 1046; regulación de hormonas de, 1046-1048, 1047t, 1050
procesos de producción de orina, 1043-1046, 1049-1050
reabsorción de agua y sal, 1045-1046, *1046*, 1046-1048
regulación de la presión sanguínea y, 954
regulación del pH en la sangre y, 1045
río Kaparuk (Alaska), 1186-1187
ríos, 1228, *1228*, 1229
cambio climático y deltas de ríos, 1258
riquetsias o rickettsias, 528t
riqueza de especies
de tundra, 1220
en bosques lluviosos templados, 1221
en comunidades, 1187, *1187*, 1188-1190, *1188*, *1189*, 1194, 1261
en ecotonos, *1237*
productividad primaria y, 1201, 1220
Ritland, David, 1183
ritmos biológicos
comportamiento y, 1134-1135, 1150
emigración y, 1135-1136
Vea también ritmos circadianos
ritmos circadianos, 816, 819
en animales, 894-895, 1134. *Vea también* ciclo vigilia-sueño (dormir-despertar)
en plantas, 816-817; apertura/cierre de estomas, 736
rituales de cortejo, 8
como aislamiento reproductivo, 429, *429*
rizoides
de *Acetabularia*, *86-87*
de algas pardas, 549, *550*
rizoides, 566, 567, *575*
de hongos, 606, 607
rizomas, 573, *576*, 797, *798*
roble blanco *(Quercus alba)*, 11t
roble blanco de California *(Quercus lobata)*, *730*
robles *(Quercus)*
morfología de las hojas de los, *730*
muerte repentina de un roble, 549
polinización de, 789, *789*
roble blanco de California, *730*
roble blanco, 11t
roca sedimentaria
ciclo del carbono y, 1204
fósiles en, 397, *398*
rocas de Barberton (Sudáfrica), 451-452
roca(s)
rocas de Pilbara/rocas de Barberton, 451
formación de polímeros en, 448
estratos, 455
Rodbell, Martin, 142
Rodentia (orden), 704t
Rodhocetus, 398, *400*
rodopsina(s), 138, 527, 927, 930, 932
Rohypnol (sedante), 907t
Rojstaczer, Stuart, 1201
rosa del pantano *(Helonias bullata)*, 1246
rosas *(Rosa)*, 592
roseta, *710*
Ross, Ronald, 546
rotífero inmortal *(Philodina roseola)*, 427, *427*
rotíferos (animales inmortales), 660, 673
anatomía interna en, *660*
atributos/características, 636t, 671t
inmortal, 427, *427*
clasificación de, *635*, 636t, 648
rotenona (insecticida), 1181
Rousettus aegyptiacus (murciélado egipcio de la fruta), *703*
roya del nogal, 611, 622, 1190
roya negra en el tallo del trigo, *622*, 623
royas: causa de, *622*, 623
RSA (resistencia sistemática adquirida), 817, 819
RsCT. *Vea* receptores de célula T
RsSS (repeticiones de secuencias simples de), 340
RU-486 (píldora abortiva), 1101
Rubella (sarampión alemán o rubéola): causa de, 508t
rubeola (rubéola): causa de, 508t
rubéola alemana *(rubella)*, *510*
causa de, 508t
rubisco (ribulosa-1,5 bisfosfato carboxilasa oxigenasa), 204, 206, 342, 816
RuBP (ribulosa bisfosfato), 204, *205*
Rudbeckia hirta (Susana de ojos negros), *803*
rumiantes, *407*, 1013
mutualismo con bacterias/hongos, 54-55, 530, 615-617
Rusia
cambio climático y agricultura, 1258
deforestación en, 1255
ruta C_4 (fijación del carbono), 207, 208
ruta de dopamina mesolímbica, 899, 905
ruta de simplasto, 763-765, *764*, *765*
ruta del apoplasto, *764*, 765, *765*
ruta MAC (metabolismo ácido de las crasuláceas), 207-208
rutas de señalización, 141, *142*, *150*
quinasa PAM (proteína activada por mitógeno /vías Ras, 147, 148, *149*
rutas EQR. *Vea* ruta PAM quinasa
rutas metabólicas de actividad enzimática, 166, 167, *167*
rutas (vías) bioquímicas: seguimiento, 29
rutas o vías catabólicas, 160, *160*
de nutrientes, *187*, 190
rutas Ras, 148, 844

S. *Vea* entropía
SA. *Vea* síndrome de Algelman
sabana, 1225, *1225*, *1227*, 1239
incendios y, 1213
productividad de, 1201t
sacarosa, 53, *54*, 209
como molécula hidrófila o hidrofílica, 38
formación de, 160
masa molecular de, 32
síntesis de, 205
transporte de, en las plantas. *Vea* traslocación de azúcar en plantas
y cierre de estomas, 736
Saccharomyces cerevisiae (levadura del cervecero/ del panadero), *188*, 251, *603*
como organismo modelo, 376, *377*, 620
en producción de bebidas y alimentos, 619-620
replicación del ADN en, 273, *326*
Saccopharynx lavenbergi (anguila abisal), 1236, *1236*
saco de tinta y tinta en cefalópodos, 656
saco embrionario (de flores), 592-593, *593*, 783
desarrollo del, *785*
saco vitelino, 693, *693*
sacos de aire (en aves), 699, 998, *998*
sacos de polen (microsporangios), 593, *593*, 784
sacos membranosos
cisternas, 91, 92
peroxisomas, 90t, 93-94, *94*
Vea también lisosomas; vesículas
sacro, 846
sáculo, 919, 920, *920*, *921*
saguaro *(Carnegiea gigantea)*, *1224*
Sahelanthropus, 472, 473
sal (NaCl), 31, 35, *35*, 38, 42, 1045, *1045*, 1046, *1046*
concentración corporal de. *Vea* osmorregulación, efectos de la
salamandra ajolote *(Ambistoma mexicanum)*, *441*
salamandras, 686t, 692, 1108
branquias externas, 440, *441*
intercambio gaseoso en, 996
investigación del ecosistema, 1214

pedomorfosis, 692
pulmones, 996, *998*
sales de la bilis (biliares), *59*, 1022
sales disueltas, 42
en el suelo, 778
salicilato de metilo, 818
salinidad, 1228, 1239
en ecosistema de arrecife de coral, 1234
en estuarios, 1231
salinización (del suelo), 778
saliva: respuesta inmunitaria en, 966
Salix (sauces), *730*, 818
salmón del Atlántico, transgénico, 344
salmón: señales olfativas en la emigración, 1136
salmonela (salmonelosis), 533t
Salmonella sp., *518*, 528t, 533t
saltamontes, 663t, 668t, *669*, *842*
salud humana
agotamiento del ozono y, 1260
cambio climático y, 1258
Salvia apiana (salvia blanca), 429, *429*, *431*
salvia blanca *(Salvia apiana)*, 429, *429*, *431*
Salvia mellifera (salvia negra), 429, *429*, *431*
salvia negra *(Salvia mellifera)*, 429, *429*, *431*
salvias *(Salvia)*, 429, *429*, *431*
San Agustín, 482
Sanger, Fred, 333
sangre, *827*, 828, 939, 940-943, *941*
anticoagulantes de, 942
coagulación. *Vea* coagulación en sangre
componentes de, 940-943, *941*, 942t, 960
en lombrices, 940
en sistemas circulatorios abiertos. *Vea* hemolinfa
en vertebrados, 940-943, *941*
filtración de, 1043-1044, *1043*, *1044*
materna vs. fetal, 1118
osmolaridad, 1045
pH de, *41*, 42, 941, 1003, 1004; regulación de, 1045
presión hidrostática, *957*, *958*
presiones parciales de oxígeno en, 1003
sistema amortiguador, 42
transporte de dióxido de carbono en, 1003-1004, 1004, *1005*, 1009
transporte de oxígeno en, 1003-1004, 1009
Vea también circulación sanguínea; presión sanguínea; vasos sanguíneos
sangre humana
valor del pH, 42
volumen, 940
sanguijuelas, 656t, *656*, *658*, *659*
sanguijuelas chupadoras de sangre, 656t, *656*, 658, *659*
sanguijuelas medicinales, *658*, *659*
Sanguinaria canadensis (sanguinaria de Canadá), 795
santuarios marinos, 1249
sapos, 686t, 692
sapos dorados, *1243*
pulmones, 996, *998*
secreciones de la piel, 842
Saprolegnia: ciclo vital, *548*
saprótrofos (descomponedores), 1198
bacterias como, 524, 529t
SAR (sistema de activación reticular), 896
sarampión alemán*(rubeola)*: causa de, 508t
Vea también sarampión alemán
sarcolema, 850, *851*, 852
sarcoma de Kaposi, 985
sarcomas, 831
sarcómeros, 850, *851*, *853*, *854*
sarcoplasma, 850
sarcopterigios, 689
sargazos (algas pardas), 549-550, *550*
Acetabularia, 86, *86*, *86-87*
en zona intermareal rocosa, 1232-1233, *1233*
Enteromorpha, 134-135, *134*
Vea también algas pardas
SARM (*Staphylococcus aureus* resistente a la meticilina), 534, 842
Sarracenia purpurea (plantas del cántaro, insectívoras), 739, *741*
SARV *Staphylococcus aureus* resistente a la vancomicina, 534
satélites (agentes subvirales), 513, 515
satélites (en cromosomas), 348
sauce negro *(Salix nigra)*, *730*
sauces *(Salix)*, *730*, 818
Scarus gibbus (pez loro), *691*
scifozoarios. *Vea* medusas
Sciurus aberti (ardilla Abert), 433, *433*
Sciurus carolinensis (ardilla gris), 1163t
Sciurus kaibabensis (ardilla de Kaibab), 432-433, *433*
Scudderia furcata (catídido de cola horquillada), *668*
Schistosoma (duelas sanguíneas), 650, *650*
Schleiden, Matthias, 75
Schoener, Thomas, 1160
Schwann, Theodor, 75
sebo, 843
sección cesárea, 1096
sección transversal del cuerpo, 631, *631*
secreción tubular, 1045
secreciones: de tejidos epiteliales, 823, 842, 843; de glándulas endocrinas, 1052-1073
secretina, 1022-1023, 1022t, 1054
secuencia codificante del n ARNm, 290-291, *291*, 292
secuencias interrumpidas, 292, 293, *298*
Vea codones; exones
secuencia de bases. *Vea* secuencias del ADN; secuencias del ARN
secuenciación de ADN, 29, 323, 333-335, 345, 348
de alelos, 420
de genomas, 22, 335, 338, 386, *571*, 724, 771; genoma humano, 21, 335
método de terminación de cadena (Sanger), 333-335, *334*, 345
técnicas/máquinas automatizadas, 333, 335; impresión de resultados, 335
secuenciación de ADN por fuerza bruta (técnica genética shotgun o "escopeta" genética, 342
secuenciación de nucleótido. *Vea* secuenciación del ADN
secuenciación del ADN. *Vea* secuenciación de ADN
secuencias de ADN (de bases), 282, *289*, 350-351
amplificación de: clonación, 324-329, 620-621; técnica de reacción en cadena de la polimerasa, RCP , 329-331, *330*, 344
clonación de, 324-329, 620-621
comparaciones de especies, 338, 404-406, *406*, 490-491
detección/identificación/aislamiento de, 326, 327-328, 328-329, *328*
en primates, *406*
etiquetas de secuencia expresada (ESE), 336
genes homeóticos, 381, 385
secuencia normal, *302*
transcripción de. *Vea* transcripción
variaciones en número de copia (VNCs), 420
y secuencias en aminoácidos, 285, 288
Vea también bases de datos de ADN
secuencias de aminoácidos
en la comparación de especies, 405
secuencia de bases nucleótidas del ADN y, 285, 288
y su conformación espacial, 66-67
secuencias de ARN
secuencias de ARNm, 289, 290-291, *291*, 292; secuencias interrumpidas, 292-293, 298. *Vea también* codones; exones
secuencias de ARNr, 491, 525. *Vea también* subunidad pequeña de cadenas de ARN/transcripciones de ARN, 289, *289*, 293
transcripciones ARNm, 291, *291*
Vea también secuencias de codificación ARNm
secuencias génicas repetidas en tándem (numerosas veces), 317
secuencias interrumpidas de codificación en ARNm , 292-293, 298
secuencias líder en el ARNm, 290, *291*
secuencias no codificadoras. *Vea* intrones
secuencias palíndromas, 324
secuencias propias (firma) de ARNr en la subunidad pequeña de los
secuoya de la costa *(Sequoia sempervirens)*, 584
secuoya del amanecer, 584
secuoya gigante *(Sequoiadendron giganteum)*, 584, *744*, 755-756
seda (de arañas), 64, 665-666
sedimentos en el fraccionamiento celular, 80, *81*
Seehausen, Ole, 436, *437*
segmentación
del embrión, 683
en anélidos, 656-657
en artrópodos, 662, 669
en cordados, 681
evolución de, 634, *635*, 652
segregación de alelos, 241, *241*, *413*
seguimiento de secuencias en ARNm, 291, *291*
segunda ley de termodinámica, 156, 158, 169
segundo trimestre, 1120
segundos mensajeros, 143-146, *143*, *144*, *145*, 152, 776, 875, 900, 1059, 1060
seguro de salud: discriminación genética y, 365
selección
artificial, 394, *394*
de células T, 973
indirecta (selección por parentesco), 1146-1147
intersexual, 1143
intrasexual, 1142
natural. *Vea* selección natural
sexual, 436, 1142-1146, 1143-1144
selección artificial en, 394, *394*
selección dependiente de la frecuencia, 421-422, *422*
selección direccional, *418*, 419-420, *419*, 439
selección disruptiva, *418*, 420, 436
selección estabilizadora o equilibradora, 418-419, *418*, *419*, 439
selección indirecta (selección por parentesco), 1146-1147
selección intersexual, 1143
selección intrasexual, 1142
selección *K*, 1162, 1170
selección natural, 14-15, 23, 394, 417-420, 424, 432, 1218, 1238
al nivel molecular, 451
altruismo y, 1146
aprendizaje del comportamiento cultural, 1148-1149
cuidado paternal y, 1144
depredación y, 407-408, *408*, 421-422, *422*, 1180-1182
evidencia de. *Vea* evidencia de evolución
frecuencias de alelos en una población, 1154
reinos biogeográficos y, 1238
selección artificial y, 394
selección dependiente de la frecuencia, 421-422, *422*
selección direccional, *418*, 419-420, *419*, 439
selección disruptiva, *418*, 420, 436
selección estabilizadora o equilibradora, 418-419, *418*, *419*, 439
selección sexual, 1142
tipos de cambio fenotípico/procesos, 418-420, *418*, 424
variación y, 14, 394, 395, 420
vs. probabilidad en la evolución, 396-397
y adaptación, 394, 417-420
y aptitud, 414, 417
y diversidad genética, 421
y equilibrio genético, 414
y evolución, 14-15, 394, 395; evolución rápida, 407-408, *408*
y frecuencias de alelos, 417-418
selección negativa de células T, 973
selección por parentesco (selección indirecta), 1146-1147, 1151
selección positiva de células T, 973
selección *r*, 1162-1170
selección sexual, 436, 1142-1146, 1143-1144, 1150
selecciones clonales, 975
selenio, 27t, 1028t
selva lluviosa de Brasil, 426
semelparidad, 1162, *1162*, 1170
semen, 1082
semillas, 582, *583*
como fuente de alimento, 583
contenido (estructura) de, 790-793, *791*
desarrollo embrionario de, 790, *791*
dispersión de, 775, 794-796, *795*
en el registro fósil, 587
germinación de. *Vea* germinación
glioxisomas en, 94
latencia de, 791-793, 796-797, 811, 812
nutrientes en, 583
producción asexual de, 799
vs. esporas, 582
seno coronario, 956
seno venoso, 946, *947*
senos en sistemas circulatorios abiertos, 654
sensación(es)(percepción(es)), 914
adaptación a, 912-913
intensidad de, 869, 914
sensores (en sistemas de retroalimentación), 834
sentido de brújula (orientación de los animales), 1135
sentido de mapa (orientación), 1135
sentidos, 912
Vea también oído; olfato; gusto; tacto; vista
señales de audición y comunicación animal, 1138
señales en células. *Vea* señales químicas
señales olfativas
e impronta, 1132
y emigración, 1136
señales químicas, 134, 135, 803
amplificación de, 143, 148, *151*
intercepción de, 134-135
recepción de, 136, *136*, 137-141, 151-152
respuesta a, 136, *136*, 147-150, 152
terminación de, 136, 149–150, 152
transducción de, *114*, 115, 136, *136*, 141-147, *143*, *144*, *145*, 152
transmisión de (envío), 135-136, 136-137, *136*, 152
Vea también señalización celular (entre células); mensajeros/mediadores químicos
señales retrógradas, 900
señales visuales en la comunicación animal, 1138
señalización autocrina, 1056
señalización celular (comunicación celular), 8, 107, 134-152
cilios y, 98, 99
en células cancerosas, 831
en células del moho mucilaginoso o moho del fango, 135, *135*
en el cerebro, 865
en plantas: en control de plagas, 817-818; entre raíces y bacterias rizobiales, 771-772, *771*
entre células inmunes, 964
evolución de, 150-151, 152
factores de crecimiento en, 137, 139, 147, 148
hormonas en, 135, 137
integrinas en, 102
neuronas en, 135
nucleótidos en, 68-69
proceso de recepción, 136, *136*, 137-141, 151-152
proceso de respuesta, 136, *136*, 147-150, 152
proceso de transducción, *114*, 115, 136, *136*, 141-147, *143*, *144*, *145*, 152, 772
proceso de transmisión (envío), 135-136, 136-137, *136*, 152

procesos, 135-136, 136-150, *136*, 151-152
repaso de, 135-136, *136*
señalización de adentro-afuera, 147
similitudes en, 150-151
terminación de, 136, 149-150, 152
Vea también receptores; moléculas de señalización
señalización celular desde el interior hacia el exterior, 147
señalización eléctrica
en plantas, 130
y comunicación entre peces, 1138
señalización en las plantas: en control de plagas, 817-818
señalización endocrina, 1055-1057, *1057*, 1074
mecanismos de acción, 1057-1060, 1074
señalización endocrina clásica, 1055
señalización neural, 860-880
a lo largo de neuronas, 865-871, *870*, 879
convergencia de entrada, 878, *878*
divergencia de salida, 878, *878*
eficiencia, *868*
GABA y, 141
integración en. *Vea* integración neural
iones de calcio y, 146
procesos, 861-862, *861*, 878
tipos de conducción, 871, 879
a través de sinapsis, 872-877, *876*, 879. *Vea también* neurotransmisores
señalización neuroendocrina, 1055
señalización paracrina, 1056
señores y señoras *(Arum maculatum)*, 183
sépalos (de flor), 386, 591, *591*, *592*, *710*, 782, *783*
evolución de, 594
septos
en anélidos, 656, *657*
de hifas, *602*, 603
sequía de plantas, 737, *737*
sequía: cambio climático y, 1257
Sequoia sempervirens (secuoya de la costa), 584
Sequoiadendrum giganteum (secuoya gigante), 584, *744*, 755-756
serina, 62, 139, 146
serotonina, 148, 873, 873t, 896
IsSRS, 875
serpiente coral del este *(Micrurus fulvius fulvius)*, *1182*
serpiente de cementerio, 697
serpiente rey escarlata *(Lampropeltis triangulum elapsoides)*, *1182*
serpientes, 697
boa arbórea esmeralda, *395*, *696*
características de, 686t, 695t
carnívoras *(Dromicus)*, *1014*
clasificación de, *694*
mimetismo batesiano en, 1182, *1182*
origen, 459
pérdida de miembros o extremidades, 406. *Vea también* pitones
Vea también serpientes venenosas
serpientes de coral: mimetismo batesiano, 1182, *1182*
serpientes venenosas
veneno, 697
víboras bambú, 697, 915
serpientes venenosas. *Vea* serpientes venenosas
servicios de ecosistemas, 1231, 1239, 1249, 1261
sesgo en experimentos científicos, 19
seta del olivo *(Ohmphalotus olearius)*, *614*
setas alucinógenas, 620
setas psicoactivas, 620
setas puffballs, 612
setas venenosas, *13*, *614*, 620, *621*
Shapiro, Robert, 449
shock insulínico , 1071
SIDA (síndrome de inmunodeficiencia adquirida), 984-985, 1101, 1102t
causa del. *Vea* VIH (virus de inmunodeficiencia humana)
tratamientos para el, 985-986
y el sistema inmunológico, 984-985
sífilis, 533t, 1101, 1102t
causa de, 529t, 533t
sifón exhalante: de bivalvos, 655
sifón inhalante: en bivalvos, 655
sifones
en bivalvos, 655
en cefalópodos, 656
en tunicados, *681*, 682
silenciadores (de transcripción), 317, *317*, 318
silenciamiento de genes NAM/CUC, *731*
silenciamiento de genes o génico (inactivación de genes o génica), 336
metilación del ADN y, 316
y desarrollo de hojas, *731*
silicio: función en los organismos/plantas, 27t, 776, 776t
simbiontes, 530, 1182
en líquenes, 554
Vea también endosimbiontes
simbiosis, 530, 1194
de hongos, 602, 615-619; con rumiantes (ganado), 615-617. *Vea también* líquenes; micorrizas
de plantas con flores y animales, 594, 595-596
de procariotas, 530
de protistas, 538, 543
en comunidades, 1175, 1178t, 1182-1184, *1183*, *1184*
formas de, 530
Vea también comensalismo; endosimbiosis; mutualismo; parasitismo
símbolo de radical*(R)*, 49, *50*
símbolos químicos, 27
notación de punto, 32
simetría bilateral, 630-631, *631*
simetría birradial, 630
simetría corporal, 630-631, *631*
Vea también simetría bilateral; simetría radial
simetría pentarradial, 676, *677*
simetría radial, 630, *631*
simetría pentarradial, 676, *677*
simetría. *Vea* simetría corporal
similitudes/ancestros comunes, 553, 561, 564
simbiosis en líquenes, 554, 617
Vea también Acetabularia; Chlamydomonas; Sipirogyra
simios menores (gibones), *467*, 469, 470, *470*
simios, 467-468, *467*, 469-470, *470*, 704t
y humanos: cercanía, *406*, *467*, 470; ancestro común, 465, *467*; *Vea también* primates
simportadoras (tipo de proteínas de transporte), 123
Simpson, George Gaylord, 396
simulaciones por computadora, 18
sinapomorfías. *Vea* caracteres derivados compartidos
sinápsidos o terópsidos , 693, *694*, 695t, *701*
Vea también terópsidos
sinapsis (de cromosomas homólogos), 230
en híbridos interespecíficos, 430, 434
sinapsis eléctrica, 872
sinapsis química, 872
sinapsis, 136, *137*, 830, *862*, 872
conexiones, 900
plasticidad, 899, 900-901
transmisión/señalización nerviosa a través de, 872-877, *876*, 879
sincitio, 378
Síndrome de Angelman (AS): impresión genómica y, 316, 356-358, *357*
síndrome de cri tu chat, 355-356
síndrome de choque tóxico: causa de, 529t
síndrome de dificultades respiratorias, 1002
síndrome de DiGeorge, 984
síndrome de Down, 224, 352-354, 363
prueba prenatal para, 362-363
tipo de translocación, 355
trisomía 21, 352t, 353-354, *354*
síndrome de edificio enfermo, 622
síndrome de Edwards (trisomía 18), 352t
síndrome de Ellis-van Creveld, 417
síndrome de Klinefelter (cariotipo XXY), 252, 352t, 354
síndrome de Martin-Bell, 356
síndrome de Patau (trisomía 13), 352t
síndrome de Prader-Willis (PWS): impronta genómica y, 316, 356-358, *357*
síndrome de Turner (cariotipo X0), 252, 352t, 354
síndrome del maullido de gato (cri du chat), 355-356
síndrome respiratorio agudo severo. *Vea* SRAS
síndrome X frágil, 356, *356*
Singer, S. Jonathan, 109, 113
Sinornis, 460
síntesis de ADN, 148
en replicación de ADN, 274-275, 275-276
síntesis de ARN, 285
en virus, 509
síntesis del ATP, 94-95, 123
acoplada a la cadena de transporte de electrones, 182-184; o no acoplada, 183
en la fermentación, 188, *188*, 189
en la fotosíntesis, 198, *199*, 202-204, *203*
en respiración aeróbica: quimiósmosis, 182-184, *183*, *185*, 190;ciclo del ácido cítrico, 177, *180*, *181*; glicólisis, 175,*176*, *179*
en respiración anaeróbica, 187-188, 855
MPA o AMP cíclico de, 143, *144*
rendimiento de, en la respiración aerobia, 184-186, *186*
síntesis de deshidratación, 51
sinusitis: causa de, 622
Siphonatera (orden), 668t
Sirenia (orden), 704t
sistema asconoide (en esponjas), 641
sistema binomial de nomenclatura, 11, 482-483
sistema complemento (complemento), 968
activación de, 969
sistema de activación reticular (SAR), 896
Sistema de clasificación de Baltimore, 504
sistema de conducción eléctrica del corazón humano, 857, 949, *949*
sistema de endomembrana, 83, *83*, *84*, *85*, 107
sistema de genes divididos: secuencias de codificación interrumpida en ARNm, 292-293, 298
sistema de índice combinado del ADN (CODIS), 340
sistema de intercambio de gases a contracorriente (en pecesóseos), 996, *997*
sistema de intercambio gaseoso (en aves), 998
sistema de raíces fibrosas (sistema radicular fibroso), 762, *762*
sistema de raíces pivotantes, 762, *762*
sistema de tejido dérmico (en plantas), 709, 711t, *711*, 717-718, 725-726
sistema de tejido vascular (en plantas), 709, 711t, *711*, 714-717, 725
sistema de tejidos fundamentales (en plantas), 709, 709-714, 711t, *711*, 725
sistema leuconoide (en esponjas), 641
sistema libre de células, 287
sistema límbico, 888, 897-899, *897*, 909
sistema motivacional, 897-899
sistema nervioso central (SNC), 861, 885, *885*, 888-901
células gliales en, 863-865, *864*
circuitos y redes neurales, 878
estructuras: división del embrión y, 886; y funciones, 891t
evolución de, 884
integración neural en, 878
membranas que cubren el (meninges), 888, 889
neurogénesis en, 861, 862-863
Vea también cerebro; médula espinal
sistema nervioso entérico: y el sistema digestivo, 1022
sistema nervioso periférico (SNP), 862, 885, *885*, 902-904, 909
sistema nervioso radial, 883
sistema nervioso tipo escalera, 648-649, 883, *883*
sistema parasimpático, 903t, *903*
regulación de la frecuencia cardiaca, *902*, 950-951, *951*, 952
vs. sistema simpático, 902-904, 903t, 909
sistema portal hepático, 956
sistema reproductivo masculino (en humanos), *833*, 1080-1084, *1080*
sistema reproductor femenino (en humanos), *833*, 1084-1093, *1086*
sistema respiratorio de mamíferos, 998-1007
adaptaciones para el buceo, 1006-1007
en humanos, *833*, *999*
intercambio gaseoso en, 1001-1004, *1002*
mecánica de la respiración, 1001-1002, *1001*, 1009
mecanismos de defensa contra el aire contaminado, 1007-1008,1009
mediciones de volumen de aire, 1002
regulación de la respiración, 1004-1006, 1009
vía aérea, 998-1001, 1009-1010
sistema simpático, 903t, *903*
regulación de la frecuencia cardiaco, *902*, 950-951, *951*, *952*
vs. sistema parasimpático, 902-904, 903t, 909
sistema siconoide (en esponjas), 641
sistema urinario (en mamíferos), 1040-1048
en humanos, *833*, *1041*
estructura del, 1040-1043, *1041*, 1049
mantenimiento del balance de fluidos, 1044-1046, 1046-1048
procesos de producción de orina, 1043-1046, 1049-1050
Vea también riñones
sistema vascular acuífero en equinodermos, 676
sistema(s) circulatorio(s), 937-960
adaptado a la vida terrestre, 693
cerrados. *Vea* sistemas circulatorios cerrados
en anfibios, *693*, 946, *947*
en artrópodos, 662, 939, *939*
en aves, 700, 946, *947*
en cefalópodos, 654, 940
en cordados, 681
en crustáceos, 939
en equinodermos, 678, 679
en humanos. *Vea* sistema cardiovascular
en insectos, 939, *939*
en lanceolados, 682
en lombrices de tierra, 658, 939, *940*
en mamíferos, 946, *947*
en moluscos, 654, 939, *939*
en nemertinos, 651, 939
en peces, 946, *947*, 996
en reptiles, 946, *947*
en vertebrados, 684, 940, 946, *947*. *Vea también* sistema cardiovascular
sistema más antiguo, 651
sistemas abiertos, 654, 939, *939*
sistemas de doble circuito, 946
y el sistema respiratorio, 994, 1002
y tamaño del cuerpo, 938
sistema(s) de brotes, 709, 710, 725
Vea también flores; hojas; tallo(s)
sistema(s) cardiovascular(es), 940-960
en humanos, *832*
evolución de, 946, *947*, 961
sistema(s) circulatorio abierto, 654, 939, *939*
sistema(s) digestivo(s)
desarrollo de, 1116
el sistema nervioso y, 1022
en anélidos/lombrices de tierra, 656, 657, 658
en artrópodos, 662
en equinodermos, *678*
en gusanos planarios, 649, 1015, *1015*
en humanos, *833*, 1016-1023, *1016*
en moluscos, 654

en nemertinos, 651
en rotíferos, 660
en tiburones, 688
en vertebrados, 684-685, 1016-1023
músculos en, 685
plano corporal de un tubo dentro de un tubo, 632, *662*, 680-681, *680*, 1015-1016, *1015*
Vea también cavidad gastrovascular
sistema(s) endocrino(s), 1052-1075
en vertebrados, *832*, 1060-1073, *1063*
en vertebrados/insectos, 1060, *1061*, 1074
retroalimentación negativa en. *Vea* regulación de hormonas
y el sistema nervioso, 860, 1053, 1074
Vea también glándulas endocrinas; afecciones por mal funcionamiento endocrino; señalización endocrina; hormonas
sistema(s) esqueléticos, 842-843, 844-848, 858
como necesarios para la vida terrestre, 629, 692
en humanos, *832*, 846-848, *847*
en invertebrados, 844-845
funciones del, 844
sistema(s) inmunológico(s), 963-991
autorreconocimiento en, 964, 973, 986
autotolerancia en, 986
células. *Vea* células del sistema inmune
de humanos, 833
en células vegetales , 817
hipersensibilidad del. *Vea* hipersensibilidad
infecciones fúngicas oportunistas, 621
SIDA y, 984-985
y células cancerosas, 982-983, 991
Vea también respuestas inmunes
sistema(s) linfático(s), 833, 956-957, *956*, 961
sistema(s) muscular(es), 848
de humanos, *832*
de invertebrados, 848-849
de vertebrados, 849-857
sistema(s) nervioso(s), 860, 882-909
bilateral, 648-649, 883, *883*, 908
de humanos, *832*
desarrollo del, 1115-1116, *1115*, 1125
drogas y, 904-907, 909
en anélidos/lombrices de tierra, 657, 658, 883, *884*
en artrópodos, 662, 883, 884, *884*
en aves, 698, 700
en cefalópodos, 884
en ctenóforos, 647
en equinodermos, 676, 678
en invertebrados, 883-884
en platelmintos, 648-649, 883, *883*
en rotíferos, 660
en tiburones, 688
en vertebrados, 884-885, *885*. *Vea también* sistema nervioso central; sistema nervioso periférico
evolución de, 884
regulación de la frecuencia cardiaca, 857, *902*, 950-951, *952*
SIDA y, 985
sistema nervioso tipo escalera, 648-649, 883, *883*
y el sistema digestivo, 1022
y el sistema endocrino, 860, 1053, 1074
Vea también señalización neural; neuronas
sistema(s) radicular, 709, *710*, 725, 762, *762*, 778
Vea también raíces
sistema(s) respiratorio(s), 994-1009
en aves, 699-700, 997-998, 999
en el sistema circulatorio, 994, 1002
en mamíferos. *Vea* sistema respiratorio en mamíferos
Vea también pulmones; respiración
sistemas abiertos, 155, *156*
organismos como, 156
sistemas cerrados, 155, *156*
sistemas circulatorios cerrados, 654, 939-940, *940*, 946
sistemas circulatorios de doble circuito, 693, 946, *948*, 954-956, *954*
sistemas de apareamiento o emparejamiento, 1143-1144
sistemas de cotransporte, 123, *124*, 131
en carga de sacarosa/floema, 756, *757*
sistemas de doble circuito, 693, 946, *948*, 954-956, *954*
sistemas de lanzadera o transbordo de electrones al NADH, 186
sistemas de órganos, 6, 822, 830
en mamíferos, 830, *832-833*, 839
nivel de organización, 6, 7
Vea también sistema(s) cardiovascular(es); sistema(s) circulatorio(s); sistema(s) digestivo(s); sistema(s) endocrino(s); sistema(s) inmune(s); sistema integumentario; sistema respiratorio de mamíferos; sistema(s) muscular(es); sistema(s) nervioso(s); sistema(s) respiratorio(s); sistema(s) sensorial(es); sistema(s) esquelético(s); sistema urinario (en mamíferos)
sistemas de recompensa/circuitos de recompensa, 144-145, 897-899, 905, 1030
sistemas de regulación de la temperatura, 834-835, *835*, *838*
Vea también termorregulación
sistemas de retroalimentación, 834-835, *834*, *835*, *836*
Vea también sistemas de retroalimentación negativa; sistemas de retroalimentación positiva
sistemas de retroalimentación negativa, 834-835, *834*, *835*
en sistemas endocrinos. *Vea* regulación hormonal
factores de crecimiento poblacional dependientes de la densidad, 1158, *1159*
sistemas de retroalimentación positiva, 835, *836*, 1096
sistemas de tejidos de plantas, 709, 711t, *711*, 725-726
en hojas, *711*, *731*
Vea también sistema de tejido dérmico; sistema de tejido subterráneo; sistema de tejido vascular colenquimático; epidermis/células epidérmicas; tejido parenquimático/células del parénquima; floema; tejido esclerenquimático/células de esclerénquima; haces vasculares; xilema
sistemas excretores, 1035, 1036
órganos invertebrados, 649, 669, 1036-1038, *1037*, *1038*,1049
órganos vertebrados, 1039-1040, *1040*. *Vea también* riñones
Vea también sistema urinario (en mamíferos)
sistemas integumentarios, 843, *844*
de humanos, *832*
Vea también piel
sistemas lanzadera de electrones en las mitocondrias, 186
sistemas nerviosos bilaterales, 648-649, 883, *883*, 908
sistemas sensoriales, 911-936
pasos de procesamiento, 912-914, *913*, 933-934
sistemas: sistemas cerrados y abiertos, 155, *156*
Vea también amortiguadores/sistemas amortiguadores; ecosistemas; sistemas de retroalimentación; sistemas de órganos
sistemática evolutiva tradicional, 493, *494*
sistemática filogenética. *Vea* cladística
sistemática fúngica, 605
sistemática molecular, 11, 485, 490-491, 629
máxima probabilidad en, 497
Vea también evo-devo; filogenia molecular
sistemática, 11, 481-500
aproximación a la, 493. *Vea también* cladística
evolución de, 483-485, 488
filogenética. *Vea* cladística
importancia de, 488
sistemática evolutiva, tradicional, 493, *494*
sistemática de hongos, 605
sistemática fenética, 493
sistemática molecular, 11, 485, 490-491; máxima probabilidad en, 497
Vea también clasificación; taxonomía; árbol de la vida
sístole, 949, *950*
sitio A (en ribosomas), 294, *294*, *296*
sitio E (en ribosomas), 294, *294*, *296*
sitio P (en ribosomas), 294, *294*, *296*
sitios alostéricos en enzimas, 167, 310
sitios de restricción en el ADN, 324
sitios de unión de la miosina , 852
sitios frágiles (en cromátidas), 356, *356*
situación o estado social, 1139-1140
smog fotoquímico, 1206
SNC. *Vea* sistema nervioso central
SNP. *Vea* sistema nervioso periférico
sobrenadante en el fraccionamiento de células, 80, *81*
sobrepoblación de consumo, 1169-1170, 1171
sobrepoblación humana, 1169, 1171
sobrepoblación: de humanos, 1169-1170, 1171
sobreproducción (de especies) y selección natural, 14, 394, *395*
sobrevivencia (probabilidad), 1163, 1170-1171
sobrevivencia a la diabetes tipo I, 1163, *1164*, 1170, 1171
sobrevivencia a la diabetes tipo II, 1163-1164, *1164*, 1170, 1171
sobrevivencia a la diabetes tipo III, 1163, 1170, 1171
sociedades altamente organizadas, 1141-1142
sociedades de animales, 1137
sociedades altamente organizadas, 1141-1142, 1148-1149
sociedades de cazadores y recolectores, 478
sociobiología, 1149, 1151
sodio, 31, 1028t
enlace iónico, 35
función en organismos/plantas, 27t, 776, 776t
modelo de Bohr, *28*
potencial de equilibrio, 866
Sol, 1208-1210, *1209*, *1210*
circulación atmosférica global impulsada por el, 1210, *1210*
Vea también radiación solar
y contracción muscular, 139
sólidos: movimiento molecular en, 116
solitaria bovina *(Taenia saginata)*, *651*
solución salina fisiológica, 118
soluciones básicas, 41
soluciones hiperosmóticas, 1035
soluciones hipertónicas, 118, *118*, *119*, 1035
soluciones hipoosmóticas, 1035
soluciones hipotónicas, 118, *118*, *119*, 1035
soluciones isoosmóticas, 1035
soluciones isotónicas, 117-118, *118*, 1035
soluciones molares, 32
solutos. *Vea* sustancias disueltas
solventes no polares, 56
solventes
agua, 36, 37, 38
no polares, 56
somatotropina. *Vea* hormona del crecimiento
sombra de lluvia, 1213, *1213*, 1216
somitas, 683, 1116
sondas de ADN, 328-329, *328*, 344, *347*
sordera: causa de, 923-924
soredios (de liquen), 618, *619*
sorgo: raíces, 767
soros (de helechos), 573, *575*, *576*
Spartina alterniflora (espartina), 1186, *1232*
Sphenodon punctatus (lagarto tuátara), *696*
Sphenodonta (orden), 695t, 696
Spiller, David, 1160
Spinosella plicifera (esponja de tubo), *642*
Spirogyra, 197, *197*, 198, *553*
Sputnik (satélite), 513
SPW. *Vea* síndrome de Prader-Willi
Squamata (orden), 695-696, 695t
Vea también anfisbénidos; iguanas; lagartos; serpientes
SRAS (síndrome respiratorio agudo severo): causa de, 508t
Stahl, Franklin, 267t, 271-272, *272*
Stapelia (planta de carroña), *786*, 787
Staphylococcus (estafilococos), 16, 518, 529t
Staphylococcus aureus, 529t, *534*
Staphylococcus aureus resistente a la meticilina (SaRM), 534, 842
Staphylococcus aureus resistente a la vancomicina (SARV), 534
Staphylococcus aureus. *Vea* SARM (resistente a la meticilina) ; SAVR (resistente a la vancomicina)
Stebbins, G. Ledyard, 396
Stechmann, Alexandra, *555*
Stegosaurus, *460*
Stenaptinus insignis (escarabajo bombardero), *162*, 1181
Sterna Fuscata (golondrinas marina), 1135
Steward, F. C., 372, 723
Stigmatella aurantiaca, *528*
Streptococcus pneumoniae, 519, 533t
Streptococcus pyogenes, *517*
Streptomyces sp., 529t
Strix aluco (búhos leonados), 1162-1163
subducción (de placas tectónicas), 402
suberina, 718, 750, 765
subespecies, 428
submucosa (de tracto digestivo), 1017, *1017*
substrato/fosforilación a nivel de, 175, *179*
rendimiento de ATP, *179*, *186*
substratos bajo acción enzimática, 144-145
complejo de enzima-sustrato, 163
concentración de, y velocidadde reacción, *166*, 167
subunidad pequeña o menor de ARNr (SSU/5S/16S ARNr), 11, 491
clasificación de procariotas con base en la, 485, 491, 525
clasificación de protistas según la, 485
succinato, *181*
succinil coenzima A, *181*
sucesión (comunidad ecológica), 1190-1192
sucesión primaria, 1190–1191, *1191*
sucesión secundaria, 1191
sucrasa (invertasa), 164
Sudáfrica: depósito de fósiles, 451-452, 453
Sudamérica
demografía humana en, 1167
llegada de monos del Nuevo Mundo a, 468
sudoración, 837
suelo aireado, 774
suelo serpentino, 1237
suelo(s), 772-778
agotamiento mineral en, 777
biorremediación de, 392, *531*, 617
capas, *774*
componentes, 773-774, 779
daños provocados por acción humana al, 776-778
en bosques boreales, 1221
en bosques caducifolios templados, 1222
en bosques lluviosos templados, 1221
en bosques lluviosos tropicales, 1226
en chaparrales, 1223
en el desierto, 1224
en la sabana, 1225
en pastizales templados, 1222
en tundra, 1220
erosión del, 436, 777-778
formación de, 567, 772-773, *772*, *779*
iluviación de, 774
lixiviación de minerales del, 774, 775
lombrices de tierra y, 658
materia orgánica en, 773-774
micorrizas en, 609-611, *611*, 617, *618*
nutrientes en, 775-776, 776t

organismos en, 774-775, *774*
porosidad en, 774
potencial hídrico, 754
salinización de, 778
suelo serpentino, 1237
textura de, 773
valor(es) pH: y disponibilidad mineral, 775
y sistema(s) de raíces (sistema radicular), 762
suelos ácidos, 773
suelos arcillosos, 773
formación de polímeros en, 448
suelos arenosos, 773, 774
suelos francos 773
sueño con REM/no REM, 896, *896*
sueño
etapas de REM/no REM, 896, 896-897, *896*
funciones, 897
Vea también ciclo de vigilia-sueño (despertar-dormir);
sulfato: en la cadena de transporte de electrones (respiración)
sulfuro de hidrógeno
en ecosistemas de chimeneas hidrotermales, 1209, *1209*
fotolisis (descomposición por acción de la luz) de, 452
Sulston, John, 383-384
Sumner, James, 283
SUp de ARNr. *Vea* subunidad pequeña de ARNr
superbicho SARMMRSA, 534, 842
superenrollamiento o condensación del ADN: reducción de, 273
superficie aboral del cuerpo, 643-644
superficie dorsal del cuerpo, 630, *631*
superficie oral del cuerpo, 643, 678
superficie ventral del cuerpo, 630, *631*
superficies respiratorias, 994-998, 1009
piel (superficie corporal), 692, 994, *995*
tubos traqueales, 669, 994-996, *995*
supergrupos (de eucariotas), 485, 539-540, *541*, 542t
supersensibles al gusto (supercatadores), 926
surco central, 892, *892*, *894*
surco divisor (en citocinesis de célula animal), 222, *229*
surco neural, 1115, *1115*, 1116
surco primitivo en el embrión, 1114
surcos (en la corteza cerebral), *887*, 888
surco central, 892, *892*, *894*
surfactante pulmonar, 1002
suricato (mangosta africana), 1148, 1149
Susana de los ojos negros *(Rudbeckia hirta)*, *803*
suspensívoros o filtradores, 1014
bivalvos, 655
esponjas, 642
peces cartilaginosos, 688
tunicados, 682
suspensor (ancla embrionaria), 790, *791*
sustancia de retardo de la senescencia en plantas, 810, *811*
sustancia intercelular, 823
sustancia negra, *893*
sustancia P, 873t, 875, 916, 1022
sustancia promotora de floración (florígeno), 812-813, *813*
sustancias disueltas (solutos), 36, *36*, 38, *116*, *117*
sustancias exportadas de las células, 92
sustancias hidrofílicas, 38, 49, 52
aminoácidos, 61, 63
fosfolípidos, *38*, *59*, 107, *110*
sustancias hidrófobas (hidrofóbicas), 38
aminoácidos, 61, *63*
hidrocarbonos, 48
lípidos, 56, *58*, 59
fosfolípidos, *58*, 59, 107, *110*
sustancias químicas de protección. *Vea* defensas químicas
sustentabilidad o sostenibilidad ambiental, 1243
Sutherland, Earl, 143
Sutton, Walter, 214-247
suturas: entre huesos del cráneo, 848
Symplocarpus foetidus (repollo o col fétido), 183
Syncerus caffer (búfalo africano), *3*
Synura, *550*

T3. *Vea* triiodotironina
T4. *Vea* tiroxina
tabaco *(Niccotiana tabacum)*, *94*, 135, 1008, 1009, 1181
células de las hojas, *94*
expresión del gen luciferasa de las luciérnagas en, *288*
floración en, *813*
liberación de metilsalicilato, 818
retardo de senescencia en, 810, *811*
Vea también nicotina
tábano *(Chrysops vittatus)*, *668*
tabique (corazón), 946, 947
tabla periódica, 28, *28*
elementos en la misma columna, 31
tablas de vida, 1163, *1163*, 1170
Tachyglossus aculeatus. *Vea* oso hormiguero espinoso
tacto
receptores del , 916-917, *917*
sentido del, 912
y comunicación animal, 1138, 1139
Taenia saginata (tenia bovina), 651, *651*
Taeniura lymma (mantarraya de arrecife), *688*
taiga. *Vea* bosques boreales
Tailandia
demografía humana en, 1167
tasa de fertilidad en, 1168t
tala: clareado y deforestación, 1255
tálamo, 886t, 888, 891t, 893, *893*, 896, *897*, 916
núcleos geniculados laterales, 933, *933*
tallo(s), 744-759
crecimiento de, 718-720, 719, 746-753; elongación, 808, 809, 810; secundario, 746-750, *748*, *749*, 758
crecimiento secundario en, 746-750, *748*, *749*, 758
disposición de hojas en el, 729, *730*
estolones como, 798, *798*
estructura, 745, 758; en eudicotiledóneas herbáceas, 745-746, *746*; en monocotiledóneas, 746, *747*; en plantas leñosas, 746-750, *748*, *749*
funciones, 594, 744-745
ramificación dicotómica de, 574
sistemas de tejidos, *711*
transporte de agua en, 747, 748, 753-756, 753t, *753*, 759
transporte de minerales en, 753-754, *753*
Vea también rizomas; raíces
Talmage, David, 978-979
talo/talos, 606
de antoceros, 570, *570*
de hepáticas, 567, *569*
de hongos, 606, 607, *607*, *608*, 623
de líquenes, 617
tamaño de alas en mariposas de la fruta, 396, *397*
tamaño de población
cambios cíclicos en, 1159-1160
cambios en el, 1155, 1156-1158
competencia y, 1158, 1160
condiciones atmosféricas y, 1160-1161
densidad de población y, 1154, 1161, 1170
depredación y, 1158, 1159, 1160
enfermedad y, 1158, 1160
factores dependientes de la densidad y, 1158-1160, *1159*, 1161, *1161*, 1170
factores independientes de la densidad y, 1160-1161, 1170
factores que influyen en el, 1153, 1156-1161
modelos matemáticos del, 1156
tasa de natalidad/tasa de mortalidad, 1158, 1159
y deriva génica (genética), 414, 416
y equilibrio génico, 414
Vea también crecimiento de la población
Tamiflu, 512
tapires, 704t, *704*, 1238
tapones de los extremos
tapón de 5′ (cadena ARNm), 291, *292*
telómeros, 277-278, *279*, 280
tardígrados (osos de agua), *37*, 635, 636t, 662, *663*
tardígrados disecados, *37*
tarseros, 467, *467*, *468*
mano y pie, *466*
Tarsiformes (suborden), 467, *467*
tasa de crecimiento (de población), 1170
tasa de fertilidad: en países en desarrollo, 1167-1168, 1168t, 1169
Vea también tasa de natalidad
tasa de nacimientos
crecimiento de la población humana y, 1167
tamaño poblacional y, 1156, 1158, 1159
tasa de mortalidad
de la población humana, 1166
tamaño de población y, 1156, 1158, 1159
tasa de mortalidad infantil: crecimiento de población humana y, 1167
tasa de mortalidad: crecimiento de población humana y, 1167
tasa global de fertilidad, 1167
tasa intrínseca de aumento de población, 1157, *1157*, 1170
tasa metabólica basal (TMB), 1029
tasa metabólica total, 1029
tasa metabólica, 1029
de endotermos vs. ectotermos, 836
hormonas de la tiroides y, 1066
Tatum, Edward, 283-284
taxones (categorías taxonómicas)
categorías tradicionales de Linneo, 11, 483
en sistemática evolutiva, 493
grupos basados en relaciones evolutivas, 491-492, *492*. *Vea también* grupos monofiléticos; grupos parafiléticos
hermanos. *Vea* taxones hermanos
supergrupos (de eucariotas), 485, 539-540, *541*, 542t
Vea también dominios; reinos; especies
taxones hermanos (grupos hermanos), 492, 493, 605
de los vertebrados, 680, 683
taxones parafiléticos/grupos, 492, *492*, 493, *494*
protistas, 539
taxonomía numérica, 493
taxonomía, 11, 427, 482
categorías. *Vea* taxón
de procariotas, 525-526
taxonomía moderna, 488-492, 493
taxonomía numérica, 493
técnica de *patch-clamp* (fijación de membrana), 735, *867*, *868*
técnica de reacción en cadena de la polimerasa (RCP o PCR), 329-331, *330*, 344
técnica RCP (técnica de reacción en cadena de la polimerasa), 329-331, *330*, 340, 344
Vea también clasificación
técnicas bioquímicas para estudiar los componentes de la célula, 79-81, *81*
técnicas de cultivo de tejidos de plantas, 372, *372*, 723
técnicas de transferencia, 331, 333, 345
tecnología de ADN, 323-345
análisis. *Vea* análisis de ADN; secuenciación de ADN
aplicaciones de la, 339-343, 345
clonación, 324-329, 620-621
genómica, 335-339
problemas de seguridad/riesgos, 343-344, 345
Vea también tecnología de ADN recombinante
tecnología de ADN recombinante, 323, 324-331, 344
análisis. *Vea* análisis del ADN
aplicaciones de, 339-343, 345
bibliotecas, 326-328, *327*, 344
corte, 324, 325
de clonación, 324-329
evaluación de riesgo, 343, 344
genómica, 335-339
problemas/riesgos de seguridad, 343-344, 345
restricciones sobre, 343
secuenciación. *Vea* secuenciación del ADN
técnica RCP (reacción en cadena de la polimerasa), 329-331, *330*, 344
tecnología: ciencia y, 22
tecnología reproductiva, *1094*
tecodontos, 458
tejido adiposo (grasa), 183, *827*, 828, *844*
bombas de protones en el , 121-123, *123*, *185*, 201, 202, 735
hormonas producidas por, 1071
transportadores. *Vea* proteínas de transporte
transporte activo indirecto, 121, 123, 131
tejido colenquimático/células, 709, 711t, *712*, 713, 714, *714*, 725
ausencia de, en raíces, 763
en hojas, 732
tejido conectivo denso, 826, 828
tejido conectivo elástico, *826*, 828
tejido conectivo laxo, 825-828, *826*
tejido conectivo reticular, *826*, 828
tejido/células del esclerénquima, 709, 711t, 713-714, *713*, 714, *714*, 725
en hojas, 732
en raíces, 763
en tallos, 745, 746
tejido epitelial/células (epitelio), 77, 127, 822-823, *824-825*, 839, 857
cánceres de, 831
de invertebrados, 843
de vertebrados, 101, 843-844, *844*, 857, *857*
epitelio olfatorio, 926, *927*
funciones del, 842, 843
respuesta inmune en, 966
secreción desde, 842, 843
Vea también células epidérmicas/epidermis; piel
tejido eréctil
en el clítoris, 1088
en el pene, 1083, *1083*
tejido linfático, 956, 957
tejido nervioso, 829-830, *830*
tejido parenquimático/células del parénquima, 709, 710-713, 711t, *712*, 714, *714*, 725
parénquima del corcho, 711t, *717*, 718, 720, 750, *750*
en hojas, 732
asociado al floema, 711t, 716
en raíces: de eudicotiledóneas herbáceas, 763
en tallos, 745
parénquima asociado al xilema, 711t, 716
tejido subcutáneo, 843, *844*
tejidos fundamentales en plantas
en hojas. *Vea* mesófilos
en tallos: en eudicotiledóneas herbáceas. *Vea* corteza (de tallos); médula; en monocotiledóneas, 746, *747*
Vea también tejido colenquimático/células/; tejido parenquimático/células; tejido esclerenquimático/células
tejidos, 6, 627, 631-632, 709, 822-830, 839
agua como porcentaje de, 37
células madre como tejidos de repuesto, 989
de plantas. *Vea* sistemas de tejidos de plantas
expresión génica diferencial en, 308, 319, 321
ingeniería genética de, 339
nivel de organización, 6, 7

origen, *635*
proteínas en, 8
Vea también tejidos específicos
tejidos de plantas. *Vea* tejido colenquimático/células
tejidos primarios en plantas, 745, 746, 747
tejidos secundarios en plantas, 745, 747
Vea también floema secundario; xilema secundario
tejidos vasculares en plantas, 564-565, 571, 584
Vea también floema; haces vasculares; xilema
telarañas, 64
telencéfalo, 886t, *886*, 888
telofase
en meiosis. *Vea* telofase I; telofase II
en mitosis, *219*, 221-222
telofase I (meiosis), *229*, 231
telofase II (meiosis), *229*, 231
telomerasa, 278, 280, 336, 1123
telómeros, 277-278, 279, 280
temas éticos en genética humana, 22, 366
clonación, 375
investigación de células madre, 22, 375
privacidad de información, 22, 365-366, 366
prueba, 339
temblor, 837
en las abejas, 849
Temin, Howard, 300
temperatura, 39
agua y regulación de la, 38-40
cambios estacionales en lagos y, 1230, *1230*
corporal. *Vea* temperatura corporal
óptima de las enzimas, 165, *165*
y ecosistemas, 1208, *1210*, 1215
y entropía, 157
y fluidez de la membrana celular, 110-111
y germinación, 796
temperatura corporal: regulación de la, 835-838, *835, 838*, 840, 915, 946
Vea también termorregulación
temperatura de la Tierra
cambio climático y, 1159-1160, 1204, 1254, 1255-1258
deforestación y, 1254
estaciones y, 1208, *1210*
latitud y, 1208
radiación solar y, 1210, 1215
temperatura global anual media, *1255*
tendones, *826*, 828, 849
tenencia de tierras (registro), 1255
tenias, 649, 650-651, *651*, 1184
Vea también platelmintos
Tenontosaurus, *459*
tensión muscular en excitación sexual, 1097
tensión superficial del agua, 38, *38*
tentáculos
de cefalópodos, 655-656
de cnidarios, *643*, *645*, *646*
de ctenóforos, 647, *647*
teñido de células, 77-78, 78, 79
teoría celular, 2, 75, 102
teoría de la evolución, 14-15, 20, 23, 391, 394-395, 408, 1238
evidencia de. *Vea* evidencia de evolución
pruebas de, 398
síntesis moderna, 395-396, 409, 442-443
Vea también evolución
teoría de la Gran Explosión (Big Bang), 19-20
teoría de la herencia cromosómica, 247
extensiones de la genética mendeliana, 249-260
teoría de Sutton-Boveri, 247
teorías (científicas), 19, 24
teoría celular, 2, 75, 102
teoría de la Gran Explosión (Big Bang), 19-20
Vea también teoría de cromosomas de la herencia; teoría de la evolución
teorías científicas. *Vea* teorías
terapia génica o terapia genética (para enfermedades genéticas), 339, 361-362, *362*, 367
para anemia de células falciformes, 359
terápsidos, 457, 458, 466, 693, *694*, 695t, 700, *701*
teratógenos, 1121
tercer trimestre, 1120
Teredo (teredo), 655
terminación de la señalización celular, 136, 149-150, 152
terminales sinápticas, 862, *862*, *876*, 877
terminología utilizada para las secciones del cuerpo, 630-631, *631*, 643-644
termita subterránea del este *(Reticulitermes flavipes)*, *668*
termitas, 617, 668t, *668*
endosimbiontes en, 55, 454, 543
termoclina, 1230
termodinámica, 155
leyes de, 155-156, 158, 169
termófilos extremos, 165, *165*, 486t, 526-527, *527*, 528t
termófilos. *Vea* termófilos extremos
termorreceptores, 914, 915, 915t, 934
termorregulación, 835-838, *835*, *838*, 840, 915
Vea también hipotálamo
terópodos, 461, 697, 698
evolución de las aves a partir de, 461, 697-699
terrapines, 695t, 697
territorialidad (defensa de territorio), 1140-1141, 1150
testículos, *1063*, 1080-1081, *1080*, 1084t
testosterona, 252, 1054, 1062t, 1072, 1083-1084, 1084t, *1085*
Testudinos (orden), 695, 695t
Vea también tortugas
y dominancia, 1140
tétanos (contracción muscular), 856, *857*
tétanos (enfermedad), 533t
causa de, 520, 529t, 533t
tetraciclinas, 534
tetracloruro de carbono: destrucción del ozono y, 1259, 1260
tétradas (de cromátidas), *228-229*, 230, *230*, *231*
Tetrahymena, *13*
Tetrápodos (superclase), 685
tetrápodos, 685, 697, 706
clasificación, *684*, 685
dígitos, 846; adaptaciones de primates, 466, *466*
evolución de, 443, 457, 690-695
extremidades. *Vea* miembros o extremidades (de tetrápodos)
grupos (clases), *684*, 685, 686t
Vea también anfibios; mamíferos; reptiles
tetrodotoxina (TTX), 867
TFG (trifosfato de guanosina), 68, 295
en transducción de señales, *140*, 142-143, *144*, 1059
Thalassia (fanerógamas marinas), *1234*
THDA. *Vea* trastorno de hiperactividad con déficit de atención
The Beak of the Finch: A Story of Evolution in Our Time (El pico del pinzón: una historia de evolución en nuestros días) (Weiner), 408
The Descent of Man (El origen del hombre, Darwin), 465
Thelonota (pepino de mar), *677*
Vea también pepinos de mar
Thermus aquaticus, 330
Thimann, Kenneth, 807
Thisanura (orden), 668t
Thornton, Alex, 1149
Thuja occidentalis (tuya americana), 584, *585*
Thuja plicata (cedro rojo del oeste), *618*
tiamina (en ADN), 68, *68*, 267
enlace con adenina, 270-271, *270*
tiamina (vitamina B_1), 1027t
tiburones ballena *(Rhincodon)*, 688
tiburones ovovivíparos, 688
tiburones vivíparos, 688-689
tiburones, 457, 686t, 688, *688*, *689*
cerebro en, *887*
desarrollo embrionario en, 688-689
esqueleto, 688
estructura interna, *689*
receptores electro/electromagnéticos en, 688, 916
semejantes a reptiles. *Vea* ictiosaurios
tiempo de duplicación (de la población), 1167
tiempo geológico: eventos biológicos en, 456t
tiempos en la generación de células, 223
tierra de diatomeas, *549*
Tierra
biomasa, 517
cambio climático en la. *Vea* cambio climático
climas, 1212-1213, *1212*
condiciones de su ambiente primitivo, 447, *447*, 463
corteza, 1204
deriva continental, 401-402, *401*
evolución química en la tierra primitiva, 446, 447-449, 463
grandes masas de tierra (continentes), 401-402, *401*, *402*
impactos de objetos extraterrestres en, 442, 458, 460- 461
océanos mundiales, 1211-1212, *1211*
patrones de precipitación, 1212-1213, *1213*, 1216, 1257
placas tectónicas, 402
presupuesto mundial de carbón, 1204
productividad primaria, 1201-1202, *1201*
radiación solar sobre la, 1208, *1209*
rotación, 1211
sol y, 1208-1210, *1209*, *1210*
temperatura mundial anual media, *1255*
temperatura. *Vea* temperatura en la Tierra
vientos, 1210, *1210*, 1211, 1215
tifo, 533t
causa de, 528t, 533t, 671
tigmotropismo (tigmomorfogénesis), 805, 808, 811
Tiktaalik, 457, 691, *692*
tilacoides (en cloroplastos), 96, *96*, 195, 198, *199*
Tilman, David, 1190
Tillandsia usneoides (musgo español), 567, 1184, *1184*
timidina radiactiva, 217
timosina, 1073
tiña o sarna inguinal, 621
tiñas, 621
tioles, 51
tipificación de células (para trasplantes), 989
tipos de herencia de un locus simple, 349, 358-361, 366
desorden recesivo ligado al X, 361, 366
enfermedad dominante autosomal, 360-361, 367
enfermedades recesivas autosomales, 358-360, 367
tipos de nutrición (tipos metabólicos), 9-10, 208-209
en algas , 9-10, 208-209, 538
en animales, 10, 209; adaptaciones, 1013-1015, *1014*
en arqueobacterias, 524t
en bacterias, 9-10, 208-209, 524, 524t
en hongos, 10, 209, 602
en plantas, 9-10, 208-209
en procariotas, 524, 524t, 535
en protistas, 538
Vea también autótrofos; heterótrofos
tipos de sangre, ABO, 256, 256t
tipos metabólicos. *Vea* tipos de nutrición
tipos parentales (de gametos), 249
tipos recombinantes (de gametos), 249
tipos, 3
tirosina, *63*, 139, 146
ruta metabólica, 283, *283*
tirosina quinasas, 139, 146
tiroxina (T4), *1055*, 1062t, 1066
tizón del maíz, *622*, 623
tizón: causa de, *622*, 623
Tjio, Joe Hin, 348
TMB (tasa metabólica basal), 1029
togavirus, 508t
tolerancia de drogas, 904, 905
tolerancia de los cultivos a la salinidad, 778
tolerancia de los pastos a la salinidad, 1231, *1232*
tolvas o saltahojas, 668t, 669
tomografía de emisión de positrones (escaneo TEP o PET), 874
Tonegawa, Susum, 979
Tonicella lineata (quitones cuna de mar), *653*
tonicidad de disoluciones, 117, 117t, 118, *118*, 131
tono (sonido), 922, *924*
tono muscular, 856, 918
tonoplasto, 93
origen y extinción de, 456t
topoisomerasas, 273-274, 274t
topos, 704t
homólogos marsupiales, *702*
tórax, *667*, *669*
torsión en gasterópodos, 655, *655*
tortuga de orejas rojas, 189
tortuga laúd *(Dermochelys coriacea)*, 697, *1136*
tortuga verde *(Chelonia mydas)*, *696*, 1245
tortugas, 695t, 697
tortugas, 696-697, *696*
características de, 686t, 695t
clasificación de, *694*
tortuga de orejas rojas, 189
tortugas de río, *1200*
Vea también tortugas marinas
tortugas de río, *1200*
tortugas marinas, 646, 697
emigración de, 916
tortuga verde, *696*, 1245
tortugas laúd, 697, *1136*
tortugas marinas, 1136
tos ferina o convulsiva (pertussis), 533t
totipotencia (de células/núcleos), 370, 372, *372*, *373*, 388
totipotencia celular, 370, 372, *372*, 388
totipotencia nuclear, 370, 372, 373, *373*, *374*
toxina *Bt*, 343
toxinas (venenos)
aflatoxinas, 621-622
cadenas alimentarias y, 1202, *1202*
de patógenos, 533-534
tetrodotoxina (TTX), 867
Vea también contaminación
trabajo (trabajo biológico), 155
Vea también coníferas: madera (tejido leñoso); monocotiledóneas semejantes a madera
trabajo o labor de parto 1096
tracoma: causa de, 529t
tracto digestivo, 1015-1016
completos, los primeros 651
en lombrices de tierra, *1015*
en vertebrados: humanos, *1016*; partes y digestión en, 1017, 1018-1021, 1022t, 1031; paredes, 1016-1017, *1017*
tractos espinales ascendentes, 889
tractos nerviosos, 886, 889
traducción (de secuencias de ARN), 283, 285, *286*, 293-297, 304
etapa de elongación, 295-296
etapa de iniciación, 294-295, *295*, 526
etapa de terminación, 296-297, *297*
traducción
de azúcar en el floema. *Vea* traslocación de azúcar en plantas
de ribosomas, 295-296, *296*
recíproca: entre cromosomas, 355, *355*
Trametes versicolor (cola de pavo), *615*
transcripción (de secuencias de ADN), 283, 285, *286*, 288-293, *289*, 304
del ADN viral, 509
en bacterias, 289-291, 309-313; como acoplada con la traducción, 297-298; sistema inducible vs. represible, 309-312; mecanismos de control positivos vs. negativos, 312, 314t

en células eucariotas, 289, 289-293, *292*, 298, *298*; regulación de, 317-319, *319*
etapas de, 289-290, *290*
promotores de. *Vea* promotores
sitio de iniciación de, 317
tasa(s)de: creciente/decreciente, 317; tasas baja y alta, *319*
transcripción del ARNm, 291, *291*
transcriptasa inversa, 300, 305, 509, *511*
en la formación de ADNc, 329
transducción de energía en la recepción sensorial, 912, *913*
de la visión, 930-932, *932*, 935
del gusto, 925, 926
del olfato, 926, *927*
Vea también potenciales de acción, generación de
transducción de señales, *114*, 115, 136, *136*, 141-147, *143*, *144*, *145*, 152, *772*, 805
en la señalización endocrina, 1059-1060
en las paredes de las células de las plantas, 710
en reacción cortical, 1108
en recepción sensorial. *Vea* transducción de energía en la recepción sensorial
mecanismo de etileno y, 811
proceso GA, 809-810
ruta BR, 812
ruta de citoquinina, 810
ruta de la auxina, *806*
rutas del fitocromo, 816
y envejecimiento, 385-386
y feromonas, 1139
transducción: de ADN entre bacterias, *522*, 523
Vea también transducción de señales
transferasa peptidil, 295
transferasas, 164, 164t
transferencia de electrones/transporte de electrones, 36-37,161-162, 169-170
en respiración aeróbica, *174*, 175, 177, 186; cadena de, 174t, 175, 177-184, *182*, *185*, 186
en respiración anaeróbica, 187
en fotosíntesis, 198, 200-202, *201*, 206t
transferencia de energía (flujo de energía), 2
en hidrólisis ATP, 100, *159*, 160
en reacciones redox, 161-162, *173*
Vea también síntesis de ATP; transferencia/transporte de
transferencia de energía. *Vea* transferencia de energía
transferencia de genes : vertical, 487, 522
Vea también transferencia de genes horizontal o lateral
transferencia de hidrógeno en reacciones redox, 161-162, *161*
transferencia de información (flujo de información), 2, 6, 8, 23, 75
de ADN a ARN y de éste a proteínas, 285-287, 304. *Vea también* transcripción (de secuencias del ADN); traducción(de secuencias del ARN)
de ARN a ADN, 300. *Vea también* transcriptasa inversa o retrotranscriptasa
Vea también señalización de células; comunicación; transferencia de genes; señalización neural; transducción de señales
transferencia de información. *Vea* transferencia de información
transferencia del grupo de fosfato, 122, *139*, *141*, 142, 159, *160*, *175*, 179, *320*
Vea también fosforilación
transferencia génica vertical, 487, 522
transferencia horizontal o lateral de genes
entre eucariotas, 487-488, *488*
entre genes virales, 512
entre procariotas, 427, 487, *488*, 522-523, 524, 525, 530, 535
transferencia intrafalopio (intratubárica), *1094*
transferencia intratubárica (intrafalopio) de cigotos, *1094*
transferencia intratubárica de gametos (en las trompas de Falopio), *1094*
transferencia lateral de genes. *Vea* transferencia horizontal de genes
transformación (de ADN): en bacterias, 264-265, *264*, 279, 324, *325*, 327, 522-523, *522*
transformación maligna en células, 387, 388
transgenes, 385
transición de pez-tetrápodo, 443, 457, 690-692
transmisión (en señalización celular), 135-136, 136-137, *137*
transmisión (en señalización nerviosa), 861, *913*, 914
a lo largo de neutrones, 865-871, *870*, 879
a través de sinapsis, 872-877, *876*, 879. *Vea también* neurotransmisores
eficiencia, *868*
tipos de conducción, 871
transpeptidasa, 169
transpiración, 736-737, 742, 1208, 1215
transportador de glucosa, TGLU 1, 120, *120*
transportadoras. *Vea* proteínas transportadoras
transportadores ABC, 115, 131
bomba de sodio-potasio, 121, *122*, 123
transporte activo (a través de membranas celulares), *114*, 121-123, 131
endocitosis, 125-127, *126*, 131
energía en el , 121
exocitosis, 123-124, *124*, 131
sistemas de cotransporte, 123, *124*, 131
transporte activo indirecto, 121, 123, 131
transporte a través de membranas celulares, 114, 115
activo. *Vea* transporte activo
de agua, 115-116, 117-119; en raíces, 765, *766*
de glucosa, 115, 120-121, *120*, 123
pasivo (difusión), *114*, 116-121
proteínas en. *Vea* proteínas de transporte
Vea también permeabilidad de membranas
transporte a través del xilema, 747, 748, 753-756, 753t, *753*, 759
transporte cíclico de electrones (en fotosíntesis), 202, 202t
transporte de agua a través de la membrana celular, 115-116, 117-119
en raíces, 765, *766*
transporte de agua en plantas
a hojas, 733-734
en raíces, 763-765, *764*, *765*, 766, 778; a través de membranas celulares, 765, *766*
en tallos, 747, 748, 753-756, 753t, *753*, 759
transpiración y, 737
transporte de electrones no cíclico (en fotosíntesis), 200-202, *201*, 202t
transporte del floema, 747-750, 753t, *753*, 756-757
transporte en células
de orgánulos, 98
de polipéptidos, *90*
de proteínas, 91-92, *92*, 113-114, *113*
transporte retrógrado, 98
transporte en plantas: de azúcares, 29
transporte en. *Vea* transporte en células
transporte mediado por portadores, 115
en raíces, 765
Vea también proteínas portadoras o transportadoras
transporte mineral en las plantas, 737
en las raíces, 763-765, *764*, *765*, 766; a través de las membranas celulares, 765, *766*
en tallos, 753-754, *753*
transporte pasivo (a través de membranas celulares) (difusión), *114*, 116-121
transporte retrógrado, 98
transposones (elementos genéticos transponibles), 300, 303, *303*, 324
virus como originándose desde, 512
transposones de ADN, 303
tráquea, *999*, 1001
tráqueas (tubos traqueales)
en artrópodos terrestres, 662, 994
en insectos, 669, 994-996, *995*; para músculos de vuelo, 849
traqueidas (células xilema), 584, 711t, *715*, 716, *716*
en raíces, 766
en tallos, 745, 747
traslocación de azúcar en plantas, 29, 747-750, 753t, *753*, 756-757, *757*, 759, 766
traslocación en el síndrome de Down, 355
traslocación recíproca entre cromosomas, 355, *355*
trasplantes de córnea, 989
trasplantes de médula ósea, 359
trastorno de hiperactividad con déficit de atención (DHDA o ADHD): causas de, 873, *899*
trastorno del movimiento (cinetosis), 920
trastornos/enfermedades genéticas (humanas)
defectos/deficiencias de enzimas en, 358, 363
edad de los padres y, 353-354
EH. *Vea* enfermedad de Huntington
ELA, esclerosis lateral amiotrófica 101
en modelos de ratón, 351, 356, 359, 360-361, *366*
factores de riesgo, 420
identificación: por análisis de microarreglos o biochips de ADN, 338; por análisis de la genealogía, 349. *Vea también* prueba genética
incidencia/frecuencia, 365
pleiotropía en, 257
por mutaciones, 339, 358-361
procedimiento de genes diana (por recombinación homóloga en), 336
terapia genética para, 339, 359, 361-362, *362*, *366*
Vea también anormalidades de cromosomas; *y otras enfermedades/afecciones específicas*
trastornos de ansiedad: causa de, 873
trastornos del espectro alcohólico fetal, 905
trazas de elementos, 27, 27t, 1027
como cofactores, 164
Tregs (células T reguladoras), 973
trematodos (clase Trematoda), 648, 648t
Vea también tremátodos
trematodos en la sangre, 650, *650*, 1184
tremátodos: deformidades de anfibios y, 1245
treonina desaminasa, *167*
treonina, 61, *62*, 139, 146
Treponema pallidum, 529t, 533t
triacilgliceroles (triglicéridos), 57, *57*, 71, 1024-1025
digestión de, 1022, 1022t
unión de ácidos grasos y monoacilgliceroles en , 1023
Vea también grasas; lípidos
tricomas, 711t, *717*, 718, *720*, 732
tricomonados, 542-543, *542*
tricomoniasis, 543, 1102t
triconinfas, 542-543, *543*
Trichomonas vaginalis, *542*, 543
Trichonympha, *543*
trifosfato de adenosina. *Vea* ATP
trifosfato de guanosina. *Vea* TFG
triglicéridos. *Vea* triacilgliceroles
trilobites, 663, *664*, 673
evolución de, 447, 455, 663
Trimesurus stejnegeri (víbora del bambú), *915*
tripanosomas, 542t, 543-544, *544*
triple X (cariotipo XXX), 352t
tripletes, 1121
triploidía, 352
tripsina, 165, *165*, 1021
triptofano, 61, *63*
trisomía 13 (síndrome de Patau), 352t
trisomía 18 (síndrome de Edwards), 352t
trisomía 21 (síndrome de Down), 352t, 353-354, *354*
trisomía autosómica. *Vea* trisomía 21
trisomía, 352
autosomal. *Vea* trisomía 21
tritio, 29
tritones, 692
Triver, Robert L., 1148
triyodotironina (T3), 1054, *1055*, 1062t, 1066
trofoblasto, 1118
trombina, 943, *943*
trombocitos, 943
trombosis, 959
trompa de Eustaquio, *920*, 921
trompas de Falopio. *Vea* oviductos
troncos matriz“”, *1173*
Tropidacris dux (saltamontes), *842*
Tropiduris (lagartija lava), *1014*
tropismos (en plantas), 804-805, 818
tropomiosina, 850, 852
troponina, 319, 850, 852
trucha marrón, 1229
trufa blanca de Oregon *(Tuber gibbosum), 620*
trufas, 611, 620, *620*
Trypanosoma brucei (parásito de la enfermedad del sueño africana), 338, 544, *544*
TSH. *Vea* hormona estimulante de la tiroides (HST)
Tsuga heterophylla (cicuta occidental), *1191*
TTX (tetrodotoxina), 867
tuátaras, *694*, 695t, 696, *696*, 697
Tuber gibbosum (trufa blanca de Oregón), *620*
tubérculos, 797, *798*
tuberculosis, 533t
causa de, 529t, 533t
tubo de polen, *586*, 587, 593, *593*, 782
crecimiento de, 789, *790*
tubo de polen, señales de atracción, 789
tubo neural, 886, *1115*, 1116
tubo polar (de microsporidios), 609
tubo U: ilustración de ósmosis, 117, *117*
tubos cribosos (en floema), 716
tubos uterinos. *Vea* oviductos
tubulina, *74*, 97, *98*, 219, 874
túbulos de Malpighi, 669, 1038
túbulos distales contorneados, *1041*, 1042, *1042*, *1043*
reabsorción de sal en, 1045-1046, *1046*, 1047-1048
túbulos proximales contorneados, *1041*, 1042, *1042*, *1043*
reabsorción de agua en, 1045-1046, *1046*, 1046-1047, *1048*
túbulos renales, *1041*, 1042, *1042*, *1043*
reabsorción de agua y sales en, 1045-1046, *1046*, 1046-1048
secreción hacia, 1045
túbulos seminíferos, 1080, *1080*, *1081*
túbulos T, 850, *851*, *854*
túbulos transversos. *Vea* túbulos T
tumores, 387, 831, 982-983
benignos/malignos, 831
causa de, 107
tumores benignos/neoplasmas, 831
tumores malignos/neoplasmas , 831
tundra, 1219, 1219-1221, 1220, *1227*, 1239
ecotono, 1237
productividad de, 1200, 1201t
Vea también tundra alpina; tundra ártica
tundra alpina, 1219, 1220
productividad, 1201t
tundra ártica, 1219-1221, *1219*
ciclos poblacionales en, 1159
productividad de, 1201t
vs. tundra alpina, 1220
túnica (de tunicados), 682
tunicados, 637t, 680, 681-682, *681*, 705
clasificación/filogenia, *680*, 683, *684*
organismo modelo, 683
respuestas inmunitarias en, 965
turberas, 567
turberas de musgo: como ecosistema de pantano, 1231
turgencia celular, 989
Turquía: demografía humana en, 1167

tuya americana *(Thuja occidentalis)*, 584, *585*
Tyrannosaurus rex, 440, 460

ubicación celular y expresión génica, 803
ubiquinona (coenzima Q/CoQ), 180, 186
ubiquinona-citocromo *c* oxido reductasa, 180, *182*
ubiquitina, 320, *320*, 805, 807, 811, 818
úlceras pépticas, 533t, 1019
causa de, 532-533, *532*, 533t, 1019
úlceras estomacales. *Vea* úlceras pépticas
úlceras. *Vea* úlceras pépticas
ultraestructura (de células eucariotas), 539, 558
Ulva (lechuga marina), *553*
uma (unidad de masa atómica), 28-29
unicontos (supergrupo), 542t, 554-558, *555*, 559, 605
clasificación, *541*
Vea también amebazoos; opistocontes
unidad de masa atómica (uma), 28-29
unidades de isopreno, 59, *59*
unidades de mapa en genética, 250
unidades de tiempo geológico, 455, 456t
unidades de trabajo/calor, 155
unidades motoras (motoneuronas), 855-856, *856*
uniformidad de especies, 1187, *1187*
unión de antígeno-anticuerpo, 971-972, 975, 977
como microevolución en acción, 978
respuestas de defensa a, 978
uniones adherentes, 128
uniones celulares, 106-107, 115, 127-130, 131
uniones de anclaje, 127-128
uniones de comunicación. *Vea* uniones en hendidura
uniones en hendidura, 129, *129*, 136, 865
en músculo cardiaco, 129, 136, 856-857, 948
en músculo liso, 856
en sinapsis eléctrica, 872
uniones estrechas, 128-129, *128*, 863-865
uniones éter, 525-526
uniones intercelulares, *114*
Vea también uniones celulares
uniones neuromusculares, 856, *856*
uniportadores (proteínas portadoras), 123
uñas
vs. garras, 466
proteínas fibrosas en, 64
uracilo, 68, *68*, 285
uranio 235: datación de fósiles mediante, 400
urea, 164, *1036*
excreciones de, 1038, 1039
síntesis de, 46, 1035-1036
ureasa, 164, 283
ureteres, 1040, *1041*
uretra
en mujeres, 1040
en hombres, 1040, *1041*, *1080*, 1081
Urey, Harold, 448
urocordados. *Vea* tunicados
Urodela (orden), 692
urogallo rojo: tamaño de población, 1154, 1160
Uroplatus sikorae (gecko de cola de hoja musgosa), 1181, *1182*
Ursus arctos (oso gris), *172*, 1136
Ursus maritimus (oso polar), *703*
urticaria (sarpullido), 988
urticaria, 988
Ustilago maydis, *622*
útero, *1086*, 1087, *1087*, 1117t, 1118, *1119*, 1121
utrículo, 919, 920, *920*, *921*
UV. *Vea* radiación ultravioleta

vacas marinas, 704t
vacas. *Vea* ganado
vacunas, 981-983
contra el cáncer, 340, 983
contra el VIH, 986
contra la influenza, 340
vacunas de ADN/ARN, 981-982, 983
vacunas recombinantes, 340
vacunas antivirales recombinantes, 340
vacunas de ADN, 981-982, 983
vacunas de ARN, 981-982, 983
vacunas recombinantes, 340
vacuolas, 82, *83*, *84*, 90t, 93, 103
en fagocitosis, 125, *125*
vacuolas alimenticias, 93, *94*, *547*
vacuolas contráctiles, *78*, 93, 118, *544*, *547*
vacuolas alimenticias, 93, *94*, *547*
vacuolas contráctiles, 78, 93, 118, *544*, *547*
vagina, *1086*, 1087, 1093, 1096, 1097
vaina(s) de melina, 862, *862*, *863*, 865
valina, 61, *62*
Valium, 141, 875, 906t
valor(es) pH, 41, 43
cálculo de, 41, 41t
de aminoácidos, 61
de células, 41
de disoluciones comunes, 41t, 41
de enzimas, 165-166, *165*
de hongos, 602
de sangre, *41*, 42, 941, 1003, 1004; regulación de, 1045
de suelo(s); y disponibilidad mineral, 775
válvula aórtica, 948, *948*
válvula atrioventricular derecha (válvula tricúspide), 947-948, *948*
válvula atrioventricular izquierda (válvula mitral), 947-948, *948*
válvula bicúspide (mitral), 947-948, *948*
válvula mitral, 947-948, *948*
válvula pulmonar, 948, *948*
válvula tricúspide, 947-948, *948*
válvulas
de conchas de bivalvos, 655
en el corazón humano, 947-948, *948*, *950*
venosas, 953, *953*
válvulas atrioventriculares (válvulas AV), 947-948, *948*
válvulas AV (válvulas atrioventriculares), 947-949, *948*
válvulas del corazón, 947-948, *948*
válvulas semilunares, 948, *948*
vapor de agua, 38
enlaces o puentes de hidrógeno en, 39, *39*
vaporización, calor de, 39-40
variabilidad genética. *Vea* polimorfismo genético
variación (en poblaciones), 237, *395*, 411, 420-423, 424
deriva genética y, 416
en la expresión génica, 297-300
entre individuos. *Vea* polimorfismo genético
estimar la, 411, 412-414
flujo de genes y, 417
mutación y, 15, 301, 396, 416
neutral, 422
recombinación genética y, 230, 231
reproducción asexual y, 5
reproducción sexual y, 5, 226, 420
selección dependiente de la frecuencia y, 421-422
variación geográfica, 422-423, *423*
y selección natural, 14, 394, 395, 420
Vea también adaptación(es); frecuencias de alelos; diversidad biológica; genética de poblaciones
variación genética. *Vea* variación
variación geográfica, 422-423, *423*
variación neutral en las mutaciones, 416, 422
variaciones en número de copias de segmentos del ADN (VNCs), 420
variegación, *254*, 255
vasectomía, 1099t, 1100, *1100*
vasocongestión en excitación sexual, 1097
vasoconstricción, 945
vasodilatación, 945
en la respuesta inflamatoria, 969
vaso quilífero, 1023
vasos (en el xilema), 716
vasos (linfáticos), *944*, 956, 957
lactíferos, capilares conectados a , 1023
vasos sanguíneos contráctiles, 939-940
vasos sanguíneos rectos (riñón), 1045-1046
vasos sanguíneos, *944*, 945, 960
en huesos, *829*
en vertebrados, *944*, 945
inhibidores de angiogénesis, 983
medicamentos para inhibir la angiogénesis, formación de , 621
variación de la presión sanguínea en, 953-954, *953*
vasos contráctiles, 939-940
VECJ (variante de la enfermedad de Creutzfeld-Jakob, ECJ), 514
vectores (portadores de ADN), 324, 326
en organismos transgénicos, 341, 342
virus como, 341, 342, 359, 361
Vea también plásmidos
vectores de clonación cósmidos, 326
vegetales: recomendaciones dietéticas, 1026, 1028, 1029
vejiga natatoria (en peces de aletas radiales), 690, *690*, 996
vejiga, urinaria, 1040, *1041*
vellosidades
coriónicas, 1118
intestinales, 1020-1021, *1020*, 1023
Vea también microvellosidades
vellosidades coriónicas, 1118
vellosidades intestinales, 1020-1021, *1020*, 1023
vena cava, *948*
vena cava inferior, *948*, 955-956, *955*
vena cava superior, *948*, 955, *955*
vena media (en hojas), 729, *733*
venación anidada (en hojas), 729, *730*, 732
venación anidada en hojas, 729, *730*
venación en hojas, 729, *730*, 732
venado rojo, 1143
venas (en hojas). *Vea en* haces vasculares
venación palmeada reticular, 729, *730*
venación paralela (en hojas), 729, *730*, 732
venas (vasos sanguíneos), *944*, 945
flujo de sangre a través de las, 953, *953*
pulmonares, 955, *955*
renales, 955, *955*, *1041*, 1043
venas coronarias, 956
venas hepáticas, 955
vena portal, *1021*, 1023
venas ilíacas, 955, *955*
venas pulmonares, 955, *955*
venas renales, 955, *955*, *1041*, 1043
venas subclavias, 955, *955*
venas yugulares, 955, *955*
veneno
de la araña viuda negra, *665*, 666
de serpientes, 697
venenos. *Vea* toxinas (venenos)
venenos: cadenas alimentarias y, 1202, *1202*
ventana oval, *920*, 921, 922
ventana redonda (en el oído), *920*, 922
ventaja de heterocigotos, 359, 360, 421, *421*
ventilación, 994
Vea también respiración
ventrículos (del cerebro), 886, 886t, 888
ventrículos (del corazón), 946, *947*, 948-951, 955-956
en humanos, 948, *948*
en moluscos, 939, *939*
evolución de, 946, *947*
ventrículos laterales, 886t, 888
vertebrados terrestres. *Vea* anfibios; mamíferos; reptiles
vertebrados, 683-705, *680*
almacenamiento de glicógeno en, 54
atributos/características, 637t, 683-685, 705
audición, 920-924
axones en, 862, 871
cerebro en, 684, *885*, 886-888, 886t, *886*, *887*, 908
clasificación de, 637t, *680*, *684*, 685
comunicación y feromonas, 1139
corazón en, 684, 946, *947*
desarrollo embrionario en, 406, *407*, 490; cerebro, 886, 886t, *886*
esqueleto(s) en, 683, 846, 858
estructuras homólogas de extremidades delanteras, 402, *403*
evolución de, 456t, 683-684, *684*, 685; como tetrápodos, 443, 457, 690-692
extinción de, 441-442, 456t, 458, 462
genes *Hox* en, 381, 683
grupo de especies hermanas, 683
grupos (clases), *684*, 685, 686t, 706
huesos en, 846-848
linajes celulares en, *371*
macrófagos en, 966
mantenimiento del equilibrio en, 916, 919-920, *920*, *921*, *922*, 934
oído interno en, 919-920, *920*
ojos en. *Vea* ojos
organismos modelo. *Vea* ratón *(Mus musculus)*; pez globo; pez cebra
órganos excretores en, 1039-1040, *1040*. *Vea también* riñones
orígenes de, 447, 455
osmorregulación y excreción en, 1038-1040, 1049
piel en, 101, 843-844, *844*, 857
planos corporales en, *632*
pulmones en. *Vea* pulmones
rápida evolución entre, 436
reproducción de, 1162
respuestas inmunitarias en, 964-965, 965-966, 989
sangre en, 940-943, *941*
secuenciación genómica en, 338
sistema circulatorio, 684, 940, 946, *947*. *Vea también* sistema cardiovascular
sistema digestivo en, 684-685, 1015-1016, 1016-1023
sistema endocrino/glándulas en, 685, 1060-1073, 1062t, *1063*
sistema respiratorio en, 996-1011
sistema(s) linfático(s), *833*, 956-957, *956*, 961
sistema(s) nervioso(s), 884-910, *885*, *887*. *Vea también* sistema nervioso central; sistema nervioso periférico
sociedades formadas por, 1148-1149
tejidos epiteliales en, 101, 843-844, *844*, 857, *857*
tejidos musculares en, 828
terrestres. *Vea* amniotas
vasos sanguíneos en, *944*, 945
virus que infectan a, 508t
visión en, 928-933
Vea también amniotas; anfibios
vértebras, 683, *684*, 846, *847*
rudimentos, 686
Vertebrata (subfilo), 11, 683
vesícula biliar, *1016*, 1021, *1021*
vesículas (sacos membranosos), 83-86, 92
en complejos de Golgi, *84*, *85*
en endocitosis, 125, *125*, 126, *126*
en exocitosis, 92, 123-124, *124*
formación de, 111, 125, *125*, 126, *126*
recubiertas, 126, *126*
transporte. *Vea* vesículas de transporte
vesículas de transporte, 91, 92, 111, *113*
vesículas revestidas, 126, *126*
vesículas seminales, *1080*, 1082
vesículas sinápticas, 875, *876*
Vestiaria coccinea ('I'iwi), *15*, *442*, 788
vía C_3 (fijación del carbono)(ciclo de Calvin), *199*, 204-206, *205*
vía de renina-angiotensina-aldosterona, 954, 1048
vía isoleucina, *167*
vía PQAM (proteínas quinasas activadas por mitógenos), 147, 148, *149*
vías aéreas (sistema respiratorio en mamíferos), 998-1001, 1009-1010
vías anabólicas, 160, *160*
vías neurales, 863
de la información visual, *933*; en la retina, *931*
víbora bambú, 697, *915*
víbora del bambú *(Trimersurus stejnegeri)*, *915*
Vibrio cholerae, 528t, 533t
vibrios, 518, 528t
vida
ancestros comunes de todo ser viviente, 488, *488*

anillo de la vida, 488, *488*
árbol. *Vea* árbol de la vida
temas biológicos básicos, 2. *Vea* transferencia de energía; evolución; transferencia de información
diversidad biológica y la calidad de, 481-482
historia. *Vea* historia evolutiva
origen, 446-454
Vea también organismos
vida media del ARNm, 291, 298, 310, 319
vida media de los radioisótopos, 398-400
vieiras bahía: fragmentación del hábitat y depredación de, *1247*
vieiras, 655
viento(s)
dispersión de semillas por, 794, *795*
polinización por, 784, 789
vientos alisios tropicales, 1211
vientos del oeste, 1211
vientos, 1210, *1210*, 1211, 1215
corrientes oceánicas y, 1211-1212, *1211*
VIH (virus de inmunodeficiencia humana), 300, *501*, 502, *503*, 509, 984-986
técnica de diagnóstico, 331
infección por, 984-985, *985*; tratamientos contra, 985-986
ciclo vital, *511*
protección contra, 984, 1100
transmisión de, 984
vacunas contra, 986
Vea también SIDA
vinagre: valor pH, *41*
Virchow, Rudolph, 75
viriones: virus como, 502
viroides, 513, 515
virulencia (de bacteria), 264-265
virus, 501-512
ADN en. *Vea* ADN viral
ARN en, 502, 503
ARN. *Vea* virus ARN
bacterianos. *Vea* bacteriófagos
clasificación de, 485, 502, 504, 515
como vectores, 341, 342, 359, 361
como viriones, 502
composición, 502, 515
de vertebrados, 508t
descubrimiento de, 501-502
enfermedades causadas por, 502, 506-512. *Vea también* VIH; influenza
estado vital de, 502, 504
estructura (formas), 502-503, *503*, *504*, 515
evolución de, *509*, 512, *513*, 515
fijación a células de los, 505, *506*, 507-508
patógenos, 506-512, 508t
penetración de células por, 505, *506*, 508-509, *510*
polidnavirus, 512, *513*
poxvirus, 502, 507-508
reproducción. *Vea* reproducción viral
resistencia a medicamentos antivirales, 512
retrovirus. *Vea* retrovirus
síntesis en células, 506, *506*, 509
tamaño, *76*, 502
virus H1N1, 1-2, *1*, 509
virus templados o atenuados, 506
virus virulentos, 505-506
Vea también VIH (virus de inmunodeficiencia humana)
virus ADN, 502, 508t, 509
virus con envoltura , 503, *503*, *504*, 508t, 511
virus de ARN, 502, 507, 508t, 509
ciclo de infección de virus tumorales, 300, *301*
virus de bunya, 508t
virus de Epstein-Barr, 508t
virus de influenza, 508, 508t
evolución del, 509
variedades del, 981
virus de inmunodeficiencia humana. *Vea* VIH
virus de la rubéola, 507-508
virus de viruela, 502
virus del herpes, 508t
virus del mosaico del tabaco (VMT), *503*, 507, *507*
virus del Nilo Occidental, 509
virus del papiloma humano (VPH), 1087, 1101-1102, 1102t
vacuna contra el, 340
virus desnudos. *Vea* virus sin envoltura
virus H1N1, 1-2, *1*, 509
virus helicoidales, 502-503
virus lisogénico o atenuado, 506, *506*
virus poliedrales, 502-503
virus sin envoltura (virus desnudos), 502-503, *503*, *504*, 508t
virus tumorales de ARN:. ciclo de infección de, 300, *301*
virus tumorales. *Vea* virus tumorales de ARN
virus virulentos, 505-506
visión
acomodación en la, 929, *930*
adaptación a la oscuridad/a la luz, 932, *932*
adaptación en primates, 466
áreas de la visión/centros de la visión, 892, *894*
binocular, 928, 929
de color, 929, 932
integración de información, 933
proceso de transducción, 930-932, *932*, 935
receptores sensoriales de la. *Vea* fotorreceptores
requisitos de la, 927
secuencia de eventos en, 929-930
vía nerviosa, *933*
Vea también ojos
visión binocular, 928, 929
visión de las flores por las abejas, *929*
visión del color, 929, 932
visión estereoscópica, 466
visón, 704t
vista. *Vea* visión
vitamina A, 59, *59*, 1026, 1027t
en señalización celular, 141
vitamina B (complejo B), 1023, 1026, 1027t
vitamina B_1 (tiamina), 1027t
vitamina B_{12}, 1027t
vitamina B_2 (riboflavina), 1027t
vitamina B_6 (piridoxina), 1027t
vitamina C, 1026, 1027t
vitamina D, 1026, 1027t
1,25-dihidroxi vitamina D_3, 1042
en señalización celular, 141
vitamina E, 1026, 1027t
vitamina K, 1023, 1026, 1027t
vitaminas del complejo B, 1023, 1027t
vitaminas solubles en agua, 1026
vitaminas solubles en grasa, 1026
vitaminas, 1026, 1027t, 1028
como coenzimas, 165
en algas rojas, 553
producción bacteriana de, 1023
reabsorción de (en riñones), 1044-1045
vitelogenina, 319
Vitousek, Peter, 1201
VNCs (variaciones del número de copias de segmentos del ADN), 420
vocalizaciones(aullidos): como aislamiento reproductivo, 429
volumen corriente, 1002
volumen pulmonar, 1002
volumen residual, 1002
volumen sistólico (del flujo sanguíneo), 951
von Frisch, Karl, 1142
von Tschermak, Erich, 246
vórtice circumpolar, 1260
VPH. *Vea* virus del papiloma humano
vuelo (de aves)
adaptaciones para el, 698, 699-700
evolución del, 461, 697-698
preadaptaciones para el, 440, 461
vuelo (de insectos), 669-670, 848-849
Vea también alas de insectos
vulva
en *C. elegans*, 382, *383*
en humanos, 1088, *1088*

Walker, John, 184
Wallace, Alfred, 1238, 1240
teoría de la evolución, 14, 394-395
Watson, James, 6, 267t, *269*
modelo ADN, 266-267, 269, *269*, 273, 287
Wegener, Alfred, 401-402
Weinberg, Wilhelm, 413
Weiner, Jonathan, 408
Weismann, August, 75
Welwitschia (mirabilis), 589, *589*
Went, Frits, 807
Whittaker, Robert H., 485, 605
Wieschaus, Eric, 376
Wilkesia gymnoxiphium (espada plateada de Haleakala), *443*
Wilkins, Maurice, 267t, 269
Wilmut, Ian, 373
Wilson, Edward O., 1077, 1138, 1149
Wisconsin: bosques en, 1192, *1193*
Wiwaxia fósil, 457
Woese, Carl, 11, 13, 485, 491, 525
Wöhler, Friedrich, 46
Wolbachia en invertebrados, 530
Wolffia microscópica (palmera de agua), *729*
wombats (tipo de marsupiales), 1237
Wright, Sewell, 396

Xanax, 875, 906t
Xenarthra (orden), 704t
xilema, 564, 584, 711t, 716, *716*
células conductoras, *715*, 716, *716*
elementos vasculares en. *Vea* elementos vasculares
en hojas, 732
en raíces: de eudicotiledóneas herbáceas, 766; de monocotiledóneas, 766-767, *767*
en tallos, 745, 746, *746, 747, 748*
funciones, 747-750
secundario. *Vea* xilema secundario
transporte de agua en, 747, 748, 753-756, 753t, *753*, 759
xilema primario, 746, 747, *748*
xilema primario, 746, 747, *748*
xilema secundario
en coníferas, 584
en progimnospermas, 595
en tallos, *720*, 746, 747-750, *748*, *749*
franjas de células en forma de rayos en, 748-750, *749*
Vea también madera (tejido leñoso)
xiloglucano, 714
xilosa, 714

yacimientos fósiles/depósitos de fósiles, 451-452, *452*, 453-454, 455, 458, 460, 461
Vea también yacimiento de Burgess Shale; yacimiento de Chengjiang
yacimientos prehistóricos: datación, 751
yema apical o primordial, 719, *720*
yema o vitelo
patrón de clivaje o segmentación, 1109-1111, 1124
y el patrón de gastrulación, 1113-1114
yemas terminales, 750, *751*
Yerkes National Primate Research Center, 19
Yersinia pestis, 533t
yeyuno, *1016*, 1020
yodo, 27t
yoduro (ioduro), 1028t

Zamia integrifolia (arrurruz de la Florida), *588*
zanahorias: clonación de, 372, *372*, 723
zapateros de agua, *38*, 668t
zarcillos de las uvas, 739, *740*
zarigüeyas, 702, 1238
Zea mays. Vea maíz
Zebrina pendula (judío errante), *732*
zinc, 1028t
función en organismos/plantas, 27t, 776, 776t; función en animales, 1028t
zona abisal (del océano), *1233*, 1234
zona batial (del océano), *1233*
zona béntica (del océano), 1232, 1233-1234, *1233*, 1240
zona de abscisión, 738, 739
zona de audición (corteza cerebral), 892, *894*
zona eufótica (del océano), 1235, 1240
zona H, 852
zona hadal (del océano), 1233, 1234
zona intermareal (del océano), 1232-1233, *1233*, 1239
zona intermareal rocosa, 1232-1233
zona limnética (de lago o estanque), 1229, *1229*, 1230, 1239
zona litoral (de lago o estanque), 1229, *1229*, 1230, 1239
zona pelágica (del océano), 1232, *1233*
zona pelúcida, 1086, *1095*, 1107-1108, 1118
zona profunda (de lago o estanque), 1229, *1229*, 1230, 1239
zonación, 1229, *1229*
zonas adaptativas, 441-444
zonas costeras muertas, 1236
zonas de distribución (de especies), 1237, 1240, 1244, 1257, 1261
zonas de resistencia (de las plantas), 1258
zonas híbridas, 437-438
zooplancton, 666, 667, 681, 1158, 1239
cambio climático y distribución geográfica de, 1257
hábitats oceánicos, 1228, 1235
zoológicos: protección de especies en peligro, 1252
zoosporangio, 548, *548*
de quitriodimicetos *(Allomyces)*, 607, *608*
zoosporas, 553
de quitriodimicetos *(Allomyces)*, 607, *608*, 623
de protistas: algas pardas, 550; algas doradas, 551; algas verdes,553, *554*; mohos del agua, 548, *548*
zooxantelas, 545, 1183-1184, *1183*, 1194, 1234
algas coralinas, 454, 553, 646-647, 1234
zorrillo rayado, 1181
zorrillos, 704t
zorros árticos, 1159
zorros, 704t
árticos, 1159

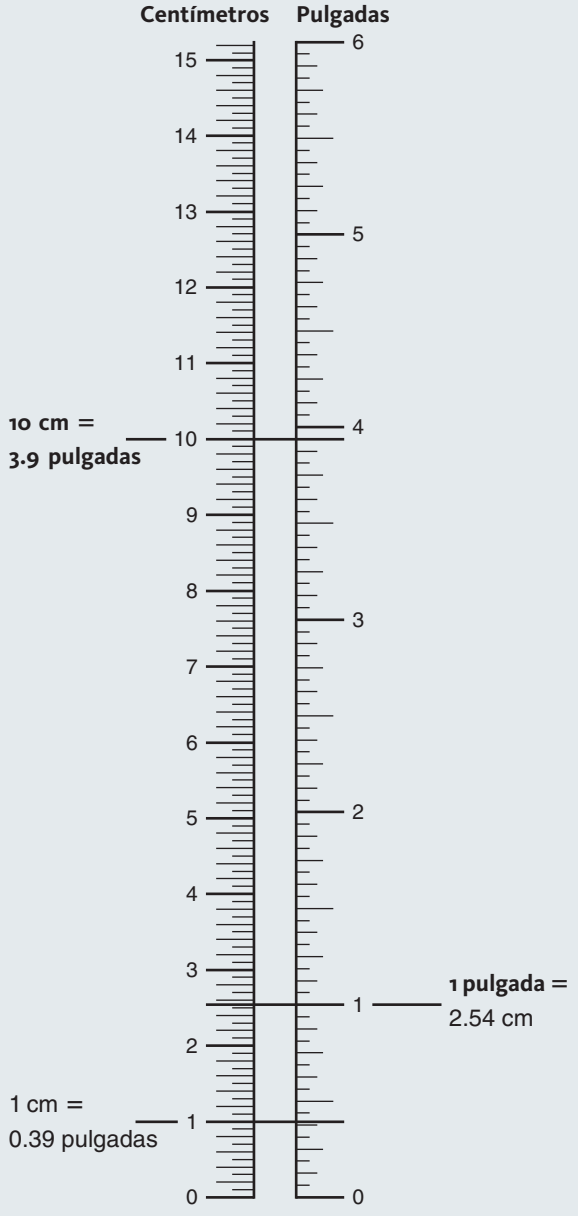
Medición científica

ALGUNOS PREFIJOS COMUNES

		Ejemplos
kilo	1000	un kilogramo equivale a 1000 gramos
centi	0.01	un centímetro equivale a 0.01 metros
mili	0.001	un mililitro equivale a 0.001 litros
micro (μ)	una millonésima	un micrómetro equivale a 10^{-6} (una millonésima) de metro
nano (n)	una mil millonésima	un nanogramo equivale a 10^{-9} (una mil millonésima) de gramo
pico (p)	una billónésima	un picogramo equivale a 10^{-12} (una billonésima) de gramo

La relación entre masa y volumen de agua (a 20°C)

$1\ g = 1\ cm^3 = 1\ mL$



ALGUNAS UNIDADES DE LONGITUD COMUNES

Unidad	Abreviatura	Equivalencia
metro	m	aproximadamente 39 pulg
centímetro	cm	10^{-2} m
milímetro	mm	10^{-3} m
micrómetro	μm	10^{-6} m
nanómetro	nm	10^{-9} m

Conversiones de longitud

1 pulg = 2.5 cm	1 mm = 0.039 pulg
1 pie = 30.48 cm	1 cm = 0.39 pulg
1 yd = 0.9 m	1 m = 39 pulg
1 mi = 1.6 km	1 m = 1.094 yd
	1 km = 0.6 mi

Para convertir	Multiplique por	Para obtener
pulgadas	2.54	centímetros
pies	30.48	centímetros
centímetros	0.39	pulgadas
milímetros	0.039	pulgadas

UNIDADES MÉTRICAS ESTÁNDAR

		Abreviatura
Unidades de masa estándar	gramo	g
Unidades de longitud estándar	metro	m
Unidades de volumen estándar	litro	L

ALGUNAS UNIDADES DE VOLUMEN COMUNES

Unidad	Abreviatura	Equivalencia
litro	L	Aproximadamente 1.06 cuartos
mililitro	mL	10^{-3} L (1 mL = 1 cm^3 = 1 cc)
microlitro	μL	10^{-6} L

Conversiones de volumen

1 cucharada = 5 mL
1 cucharada grande = 15 mL
1 onza líquida = 30 mL
1 taza = 0.24 L
1 pinta = 0.47 L
1 cuarto = 0.95 L
1 galón = 3.79 L

1 mL = 0.03 onzas líquidas
1 L = 2.1 pintas
1 L = 1.06 cuartos
1 L = 0.26 galones

Para convertir	Multiplique por	Para obtener
onzas líquidas	30	mililitros
cuartos	0.95	litros
mililitros	0.03	onzas líquidas
litros	1.06	cuartos

CONVERSIONES DE ENERGÍA

caloría (cal) = energía requerida para elevar la temperatura de 1 g de agua (a 16°C) 1°C
1 caloría = 4.184 joules
1 kilocaloría (kcal) = 1000 cal
1 joule = 0.24 cal
1 kilocaloría = 4.184 kJ

ESCALAS DE TEMPERATURA / CONVERSIONES DE TEMPERATURA

Celsius (Centígrados) = °C	$°C = \frac{(°F - 32) \times 5}{9}$
Fahrenheit = °F	$°F = \frac{°C \times 9}{5} + 32$
Kelvin = K	K = °C + 273

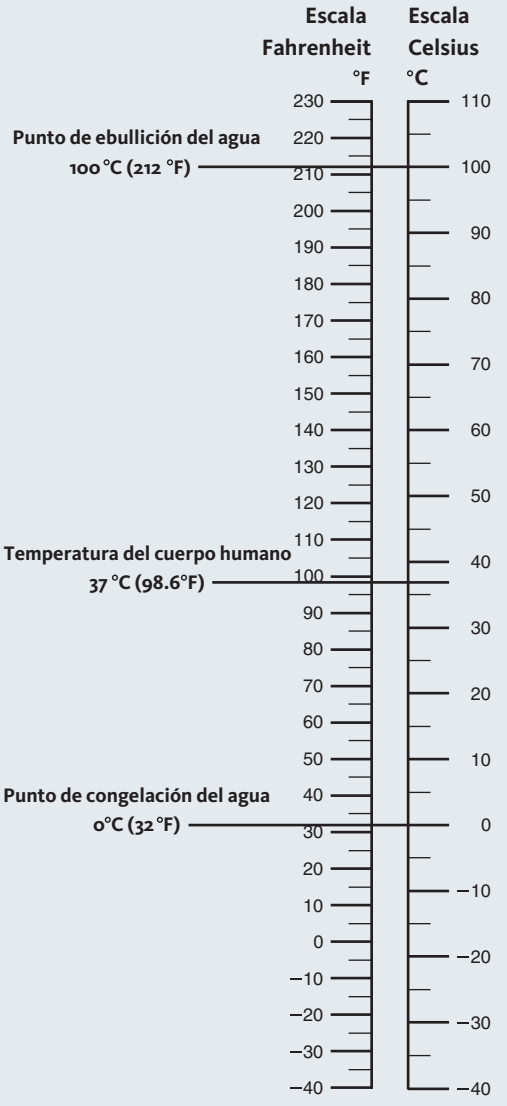
ALGUNAS UNIDADES DE MASA COMUNES

Unidad	Abreviatura	Equivalencia
kilogramo	kg	10^3 g (aproximadamente 2.2 lb)
gramo	g	aproximadamente 0.035 oz
miligramo	mg	10^{-3} g
microgramo	μg	10^{-6} g
nanogramo	ng	10^{-9} g
picogramo	pg	10^{-12} g

Conversiones de masa

1 oz = 28.3 g
1 lb = 453.6 g
1 lb = 0.45 kg

Para convertir	Multiplique por	Para obtener
onzas	28.3	gramos
libras	453.6	gramos
libras	0.45	kilogramos
gramos	0.035	onzas
kilogramos	2.2	libras



unidades de masa atómica (uma) o **dalton:** la masa aproximada de un protón o un neutrón
mol: el peso de la fórmula de una sustancia expresada en gramos
número de Avogadro (*N*) = 6.02×10^{23}: el número de partículas en una mol de cualquier sustancia

Aplia™

Concéntrese. Practique. Comprenda.

Aplia Biología es una solución interactiva de aprendizaje en línea, diseñada para trabajar con el texto y que le ayudará a entender procesos complejos en biología. Trabaje a su propio ritmo, recibiendo al instante, la retroalimentación detallada, para asegurarse de que nunca se pierda. Manténgase al día con las tareas frecuentes **Aplia** y usted dominará concepto tras concepto. Más de un millón de estudiantes han tenido éxito con **Aplia**. ¡Conviértase en uno de ellos!

Refuerzo activo

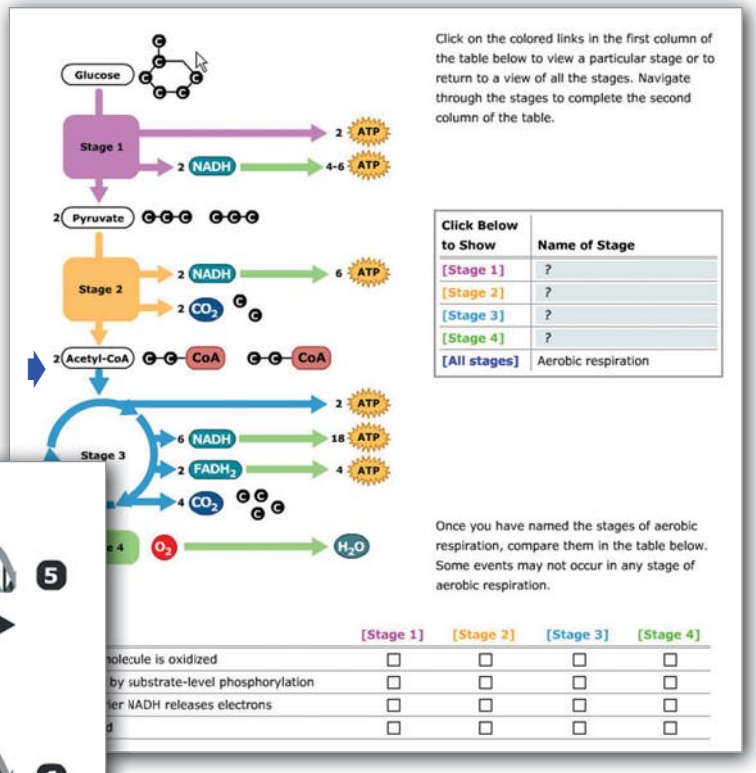
Aplia hace que sea fácil mantenerse en el camino durante todo el plazo. Las herramientas interactivas de **Aplia** le ayudan a seguir trabajando y a construir una comprensión de procesos complejos.

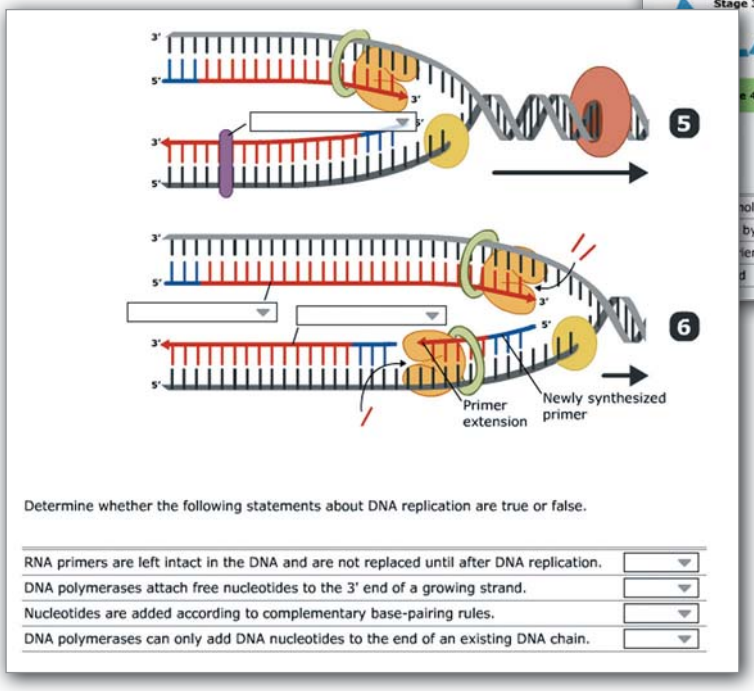
- Problemas de la práctica se pueden repetir para que pueda entender los conceptos clave.
- Problemas graduales en cuenta para la puntuación final y se graban automáticamente en el libro de calificaciones del instructor.

Figuras interactivas

Imágenes vívidas con preguntas relacionadas para ayudarle a asistir a clase preparado y listo para participar.

Las figuras interactivas a menudo tomadas directamente del libro de texto le permiten centrarse en los procesos secuenciales de un paso a la vez sin perder el contexto de todo el proceso.





Videos de acoplamiento

Oportunidades de aprendizaje activo en forma de piezas cortas, interactivas o videos dentro de su asignación para despertar interés y motivarlo a aprender más acerca de este concepto. **Aplia** integra su libro de texto y los medios de comunicación para darle una experiencia integral, visual e interactiva.

Material multimedia refuerza los conceptos clave y enlaza la tarea al libro de texto, lo que ayuda a visualizar procesos biológicos dinámicos.

¡Compre o rente la forma que desee y ahorre! ¡Obtenga la mejor calidad en el menor tiempo posible! Visite www.CengageBrain.com para ver más de 10,000 herramientas de estudio impresas, digitales y de audio.

Visite CENGAGE brain.com

BIOLOGÍA de Solomon / Berg / Martin, a menudo descrito como el mejor texto para aprender biología, es también un programa de enseñanza completa. Los sistemas de aprendizaje magníficamente integrados, basados en la investigación, guían a los estudiantes a través de cada capítulo. Los conceptos clave aparecen claramente al comienzo de cada capítulo y los objetivos de aprendizaje al iniciar cada sección. Luego, los estudiantes repasan los puntos clave al final de cada sección antes de pasar a la siguiente. Al final del capítulo, un resumen especialmente enfocado proporciona un refuerzo adicional de los objetivos de aprendizaje. La novena edición de esta obra ofrece una integración ampliada de tres temas centrales del texto de biología (evolución, transferencia de información y energía para la vida) y los innovadores recursos en línea y multimedia para estudiantes y profesores.

Características:

- El sistema de aprendizaje basado en la investigación guía a los estudiantes a través de cada capítulo. Reforzando el sistema de aprendizaje, están las declaraciones "Punto clave" que acompañan muchas figuras y " Experimento clave" secciones para animar a los estudiantes a evaluar los enfoques de investigación que los científicos reales han tomado.
- "Preguntas acerca de", recuadros que exploran temas relevantes para la vida de los estudiantes, proporcionando un foro para la discusión de temas de actualidad en más detalle. Cientos de ejemplos en todo el libro demuestran las conexiones entre el laboratorio y la vida real.
- Fuerte cierre de capítulo impulsa el pensamiento crítico y la revisión, ofreciendo un resumen detallado con las secciones Términos clave, Análisis de datos, Enlaces de evolución, y preguntas de pensamiento crítico.
- El robusto programa de arte ilustra claramente los conceptos y figuras animadas para que los estudiantes puedan interactuar con el material en línea para reforzar su comprensión.
- Ahorro de tiempo, recursos didácticos incluyen PowerLecture (una herramienta única que permite crear interesantes lecturas, que hacen de las conferencias multimedia un proceso fácil), recursos en línea, tareas y más.

CENGAGE Learning®

Visite nuestro sitio en http://latinoamerica.cengage.com

ISBN-13: 978-607481934-2
ISBN-10: 607481934-3

9 786074 819342